

Г. П. Яковлев
В. А. Челомбитько

БОТАНИКА

УЧЕБНИК ДЛЯ ВУЗОВ

Под редакцией члена-корреспондента РАН,
профессора *Р. В. Камелина*

*Рекомендован
Департаментом образовательных
медицинских учреждений и кадровой политики
Министерства здравоохранения Российской Федерации
в качестве учебника для студентов фармацевтических вузов
и фармацевтических факультетов медицинских вузов*

Санкт-Петербург
СпецЛит
Издательство СПХФА
2001

Рецензенты:

*Г. И. Олешко — заведующий кафедрой фармакогнозии
Пермской фармацевтической академии, профессор*

*И. А. Самылина — заведующая кафедрой фармакогнозии
Московской медицинской академии им. И. М. Сеченова, профессор*

Яковлев Г. П., Челомбитко В. А.

Я47 Ботаника: Учебник для вузов/ Под ред. чл.-корр. РАН, профессора Р. В. Камелина. — СПб.: СпецЛит, Издательство СПХФА, 2001. — 680 с.; ил. — ISBN 5-299-00090-1

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 три царства: протоктисты, грибы и растения. В разделе «Основы ботанической географии» обращено внимание на экологию, охрану редких и исчезающих растений. Практически для каждой таксономической группы приводятся данные о содержании продуктов вторичного метаболизма, используемых в фармацевтических целях, что должно представить определенный интерес для будущих провизоров. Кроме того, приводятся сведения о полезных свойствах и хозяйственном использовании многих растений, в том числе в научной и традиционной медицине.

УДК 598 615

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий учебник составлен в соответствии с программой по курсу ботаники для студентов фармацевтических академий и факультетов, утвержденной Минздравом Российской Федерации в 2000 г.

Он существенным образом дополнен и изменен сравнительно с первым изданием аналогичного курса, увидевшего свет в 1990 г. Это определяется теми «новациями» в биологии и ботанике, которые накопились в науке за истекшее десятилетие.

Ботаника является базовой дисциплиной для фармакогнозии — одного из специальных предметов в системе подготовки провизора. Этим в значительной степени и определялся отбор материала, помещенного в учебнике. Особое внимание уделено анатомии, морфологии, систематике и географии растений, т. е. тем разделам ботаники, которые наиболее тесно связаны с основными разделами фармакогнозии. Значительно менее подробно излагаются сведения по физиологии и размножению растений. Эти сведения студенты могут дополнить в курсах биологии и биохимии. Полностью исключен раздел генетики, поскольку его материал также составляет часть курса биологии. По тем же причинам до минимума сокращен раздел, посвященный эволюционному учению. В учебнике

нашли отражение лишь те сведения, которые необходимы для полноценного восприятия программного материала курса ботаники по разделу систематики.

На практике провизора более всего интересуют полностью выраженные морфологические, анатомические и т. п. признаки. Сами же процессы, определяющие формирование тех или иных структур, с этой точки зрения значительно менее важны и излагаются в учебнике предельно кратко.

Выпускники школы имеют довольно основательные представления о многих биологических закономерностях и общей картине живого мира. Однако мы сочли целесообразным в самой конспективной форме напомнить некоторые главные обобщения и теории, господствующие в современной биологической науке. Это, на наш взгляд, позволит студентам легче уяснить место изучаемых объектов и явлений в общей системе живого.

Раздел систематики существенно расширен по сравнению с предыдущим изданием учебника. Однако это коснулось не всех групп живых организмов. В частности, материалы по подимперии доядерных даны конспективно. Здесь авторы исходили из соображения, что с этими организмами, ныне не относящимися к

растениям, будущие провизоры основательнее ознакомятся в курсе микробиологии.

При характеристике семейств цветковых авторы в большинстве случаев отказались от подробного описания отдельных представителей, так как личный опыт преподавания убедил нас в малой эффективности подобного подхода. Целесообразнее, на наш взгляд, ознакомление с характеристиками семейств. При этом предполагается, что обучающийся, располагая определенным набором гербаризированных растений, в ходе самостоятельной работы выделит главнейшие морфологические черты конкретных семейств. Это позволит ему легче ориентироваться в составе местной флоры в ходе летних полевых наблюдений во время практик по ботанике и фармакогнозии. Полнота характеристик отдельных семейств, разумеется, неодинакова. Это объясняется стремлением авторов в какой-то мере «адаптировать» курс ботаники к ассортименту лекарственных растений, применяемых в научной медицине бывшего СССР. Мы учитывали также, что в некоторых вузах обучаются лица, приехавшие из ряда развиваю-

щихся стран. Создавать специальный учебник ботаники для этого контингента студентов вряд ли целесообразно, но охарактеризовать отдельные семейства, представители которых обычны в субтропических и тропических странах и используются там в научной медицине, мы посчитали необходимым. Сознывая, что учебник должен быть доступен для усвоения основной массой студентов, авторы все же отказались от излишней популяризации и упрощений.

В процессе подготовки рукописи к печати авторы воспользовались консультациями и советами ряда лиц. Это прежде всего чл.-корр. РАН Р. В. Камелин и доктор биол. наук Т. В. Егорова кандидат биол. наук Л. И. Крупкина (БИН РАН). Особую помощь в оформлении рукописи оказали Т. А. Горлина, а также С. Жезняковский (графические иллюстрации). Рисунки были исполнены О. В. Зайцевой. Всем этим лицам авторы приносят самую искреннюю благодарность.

Все замечания и пожелания, касающиеся учебника, авторы просят направлять по адресу: 197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14, СПХФА.

Авторы

ИСТОРИЯ БОТАНИКИ В ДАТАХ

Около 300 лет до Рождества Христова написана «Естественная история растений» — первый, почти полностью сохранившийся до наших дней ботанический трактат ученика Аристотеля Теофраста (371–286 гг. до Р. Х.). Его взгляды на природу растений и их классификацию оказывали влияние на развитие ботаники почти до XVIII в. К. Линней называл Теофраста «отцом ботаники».

I в. после Р. Х. — трактат древнегреческого врача Диоскорида «О лекарственных средствах». Впервые описано около 600 видов растений, преимущественно используемых в медицине.

XIII в. — трактат «О растениях» — 7 книг из энциклопедии крупнейшего средневекового немецкого ученого Альберта Великого (1206–1280), провозвестника возрождения ботаники. Фундаментальная сводка, содержащая описания растений и их свойств, заимствованные в основном у древних.

XIV в. — создание в Италии первых ботанических садов: Салерно (1309), Венеция (1333). Более известны академические и университетские ботанические сады в Голландии — Лейден (1587), во Франции — Монпелье (1593) и Страсбург (1619), Англии — Оксфорд (1621), Германии — Гейдельберг (1593) и Италии — Пиза (1533) и Болонья (1567).

Начало XVI в. — изобретение способа сохранения растений путем их сушки между листами бумаги (начало гербаризации растений) итальянским ученым Лучо (Лукой) Гини (1490–1556). Гербарий ученика

Гини — Ж. Цибо (1532) хранится во Флоренции (Италия).

XVI в. — начало возрождения ботаники; немецкие «отцы ботаники» описывают, зарисовывают с натуры растения местной флоры и составляют первые оригинальные «травники»; 1530–1536 — «Живые изображения растений» О. Брунфельса, 1539 — «Новый травник» И. Бока, 1542 — «История растений» Л. Фукса.

1583 — «16 книг о растениях» итальянца А. Чезальпино (Чезальпино; 1519–1603). Первая искусственная система растительного царства, оказавшая большое влияние на развитие систематики в долиннеевский период.

Около 1600 г. — изобретение микроскопа Захарией Янсенсом.

Конец XVI — начало XVII в. — создание первых хранилищ гербаризованных растений — гербариев.

XVII–XIX вв. — активное изучение флор «экзотических» стран: Эрнандес, Пизон, Маркграф (XVII в.) — Центральная и Южная Америка; Слоан (XVII в.) — Вест-Индия; Румпф (XVII в.) — Молуккские о-ва (Индонезия); Бойм, Кемпфер, Кеннингем (XVII в.), Шерард (XVII–XVIII вв.) — Индия и Китай; Линней — Лапландия Бергиус, Коммерсон, Адансон (XVIII в.), Дефонтен (XVIII–XIX вв.) — Африка; Гмелин, Паллас (XVIII в.) — Сибирь; Крашенинников (XVIII в.) — Камчатка; Биберштейн (XIX в.) — Крым, Кавказ; Гумбольдт и Бонплан (XVIII–XIX вв.) — Америка; Буассье (XIX в.) — страны Востока; Бэнкс (XVIII в.), Браун (XIX в.) — Австралия; Карелин, Кирилов (XIX в.) — Алтай, Казахстан; Турчанинов (XIX в.) — Забайкалье.

1629 — опыты голландского естествоиспытателя Ж. Ван Гельмонта (1577–1644) по корневому питанию растений. Первая работа в области физиологии растений.

Середина XVII в. — немецкий натуралист и философ И. Юнг (1587–1657) закладывает основы описательной морфологии растений.

1665 — открытие клеточного строения организмов английским естествоиспытателем Р. Гуком (1635–1703).

1683 — первое описание инфузорий и бактерий голландцем А. ван Левенгуком (1632–1723).

1686–1704 — публикация «Истории растений» английского биолога Д. Рея (1627–1705), первое научное определение вида у растений. Описано 18 600 видов, введено деление растений на однодольные и двудольные.

1694 — в Париже опубликованы «Элементы ботаники» Ж. Турнефора (1656–1708). При классификации растений впервые использованы четыре систематические категории: класс, секция (близко к понятию отряда в зоологии), род и вид. Введено научное понятие рода.

1694 — экспериментальное доказательство пола у растений немецким ботаником и врачом Р. Камерариусом (1665–1721). Первая работа в области эмбриологии растений.

Вторая половина XVII в. — итальянский ученый М. Мальпиги (1628–1694) и английский — Н. Грю (1641–1711) закладывают основы анатомии растений.

1709 — «Растения, погребенные потоком» швейцарского ученого И. Шейхцера (1672–1733). Заложены основы палеоботаники.

1714 — создание «аптекарского огорода» (рис. 1), позднее Ботанического сада и Ботанического инсти-

тута (ныне единое учреждение — Ботанический институт им. В. Л. Комарова в Санкт-Петербурге).

1727 — работы английского естествоиспытателя С. Гейлса (1677–1761) по корневому питанию растений.

1735 — «Система природы» К. Линнея (1707–1778) — венец искусственных систем в систематике растений.

1749–1788 — «Естественная история» французского естествоиспытателя Ж. Бюффона (1707–1788). Научные доказательства изменчивости видов.

1753 — «Виды растений» К. Линнея. Введение бинарной номенклатуры у растений. День выхода этого сочинения — 1 мая 1753 г. — позднее стал считаться исходной датой при определении приоритета в описании новых видов растений.

Середина XVIII в. — «Лестница существ» швейцарского натуралиста Ш. Бонне (1720–1793); неорганические тела — растения — животные — человек.

Вторая половина XVIII в. — работы немецкого ботаника И. Гедвига (1730–1799). Заложены основы науки о мхах — бриологии.

1756–1760 — первые опыты по гибридизации растений немецкого ученого И. Кельрейтера (1733–1806).

1763 — «Естественные семейства растений» французского естествоиспытателя М. Адансона (1727–1806), первая естественная система растений. Постулат одинаковой значимости всех признаков для классификации (принцип Адансона) используется до настоящего времени в ряде подходов к классификации растений.

1774 — первые опыты по фотосинтезу английского ученого Д. Пристли (1733–1804). Открытие выделения кислорода растениями.

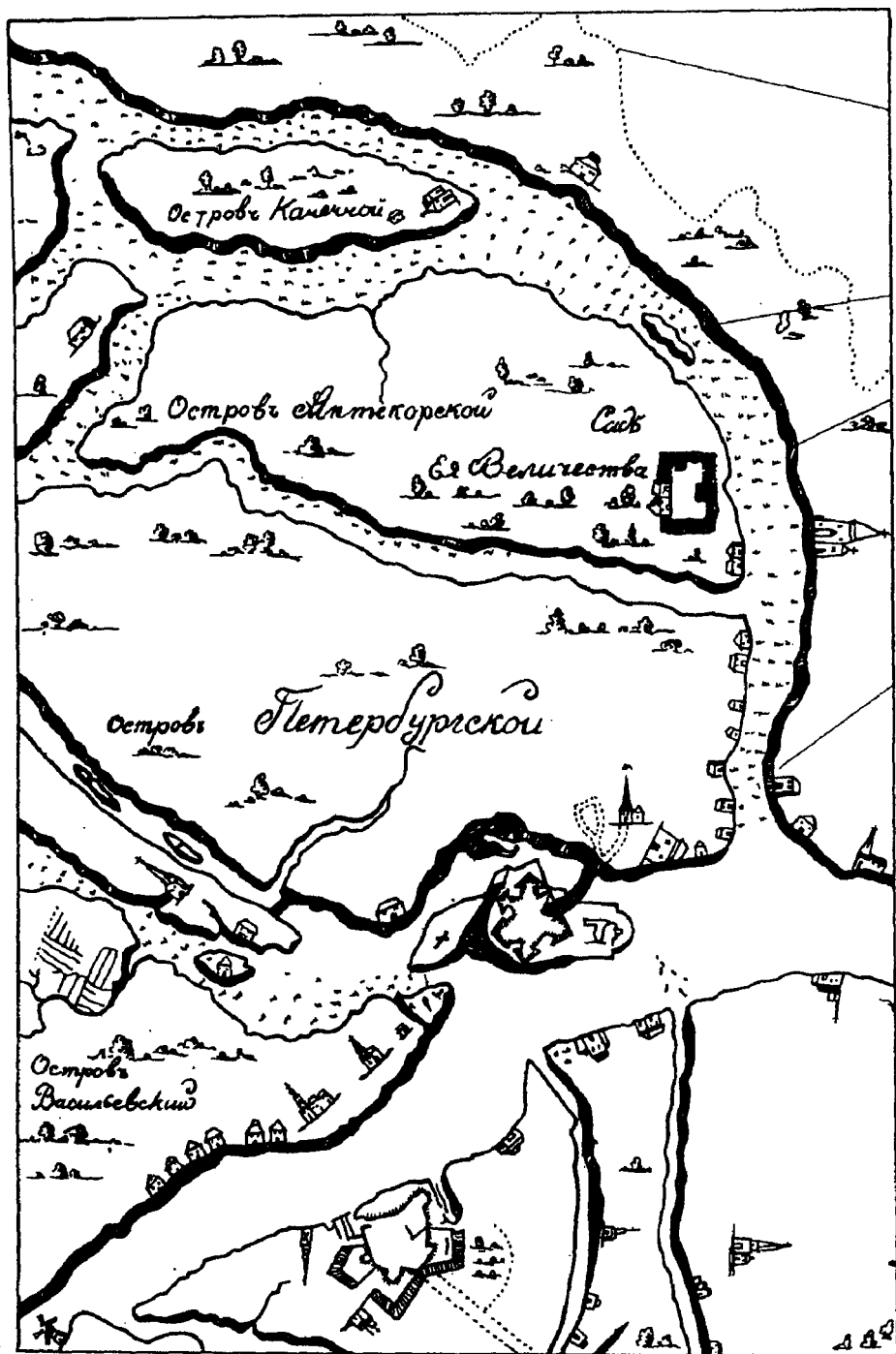


Рис. 1. Первое ботаническое учреждение в России на карте Петербурга 1725 г.

1779 — открытие фотосинтеза голландским естествоиспытателем Я. Ингенхаузом (1730–1799).

1782 — работа швейцарского ученого Ж. Сенебье (1742–1809) по изучению воздушного питания растений. Внедрение понятия «физиология растений» (1791).

1789 — «Роды растений» французского ботаника А. Жюссье (1748–1836), революционная работа, положившая конец созданию искусственных систем в ботанике. Впервые намечено 100 естественных семейств, большинство из которых сохранилось в науке до нашего времени.

1789–1814 — работы шведского ученого А.-Э. Ахариуса (1757–1819), основателя лихенологии. Русский термин «лишайник» был предложен А. Н. Бекетовым в 1860 г.

1790 — «Опыт объяснения метаморфоза растений» И. Гете (1749–1832), великого немецкого поэта и естествоиспытателя. Научное обоснование идеи единства и видоизменения органов растений. Заложены основы сравнительной морфологии. Термин «морфология» введен Гете в 1817 г.

1793 — открытие перекрестного опыления с помощью насекомых немецким ботаником Х. Шпренгелем (1750–1816). Заложены основы антропологии растений.

1804 — швейцарский химик и физиолог растений Н.-Т. Соссюр (1767–1845) разработал основы теории дыхания растений и показал роль CO_2 и участие воды в процессе фотосинтеза.

1809 — первая эволюционная теория французского естествоиспытателя Ж.-Б. Ламарка (1744–1829).

1813 — «Элементарная теория ботаники» швейцарского ботаника О. Декандолля (1778–1841). По его

системе составлялись флористические сводки на протяжении целого века, многие таксоны, им установленные, сохранились в ботанике до наших дней. В монументальном многотомном труде, начатом О. Декандоллем (продолженном его сыном Альфонсом и внуком Казимиром Декандоллями) — «Введение в естественную систему растительного мира» (1818–1874), описано около 75 000 видов растений.

1822 — открытие осмоса французским исследователем Г. Дютроше (1776–1847). Открытие метода мацерации тканей.

Начало XIX в. — работы немецкого естествоиспытателя А. Гумбольдта (1769–1859), заложившие основы географии растений.

1823 — «Основы общей географии растений» датского ботаника И. Скоу, положившего начало флористическому районированию земного шара.

1825 — английский ботаник Р. Броун (1773–1858) установил основные различия между голосеянными и покрытосемянными растениями.

1828–1837 — «История ископаемых растений» французского ботаника А. Броньяра (1801–1876); создание палеоботаники.

Первая половина — середина XIX в. — работы шведских ученых отца и сына Агардов в области изучения водорослей; оформляется наука альгология.

Первая половина XIX в. — работы основателей микологии (науки о грибах) Х. Персона (1755–1837) и Э. Фриза (1794–1878).

1831 — открытие клеточного ядра английским ботаником Р. Броуном (1773–1858).

1838 — обоснование клеточной теории немецкими учеными — бота-

ником М. Шлейденом (1804–1881) и зоологом Т. Шванном (1810–1882).

1840 — опубликован труд немецкого агрохимика Ю. фон Либиха (1803–1873) «Питание растений минеральными веществами. Опровержение теории гумуса». Установлено, что в питании растений основу составляют неорганические вещества почвы и углекислый газ воздуха.

1844–1846 — введение термина «протоплазма»; работы немецкого ботаника Х. фон Моля (1805–1872) по ее строению.

1849–1851 — открытие и обоснование понятия гомологии при смене поколений у высших растений немецким ученым В. Гофмейстером (1824–1877).

1855 — «Основания географии растений» швейцарского ученого А. Декандолля (1806–1893), сына О. Декандолля. Фитогеография (география растений) становится наукой, использующей количественные методики.

1855 — сформулирован постулат немецкого исследователя Р. Вирхова (1821–1902) — «каждая клетка от клетки». Клеточная теория приобретает современное «звучание».

1858 — теория немецкого исследователя Г. фон Негели (1817–1891) о мицеллярной структуре протоплазмы.

1859 — «Происхождение видов» Ч. Дарвина (1809–1882). Заложены научные основы современной теории эволюции.

1860 и последующие годы — изучение фотосинтеза немецким физиологом растений Ю. Саксом (1832–1897) с использованием водных культур растений.

1860 — опыты одного из основателей микробиологии Л. Пастера (1822–1895), показавшие несостоятельность теории самозарождения жизни.

1862–1883 — «Роды растений» — капитальный труд английских ботаников Д. Бентама (1800–1884) и Д. Гукера (1817–1911), последняя по времени создания и наиболее значимая естественная система растений.

1864 — первая попытка создания генеалогической системы высших растений немецким ботаником А. Брауном (1805–1877).

1865 — «Опыты над растительными гибридами» Г. Менделя (1822–1884). Сформулированы главные законы наследования признаков (позднее названные «законами Менделя»), составившие основу генетики.

1866 — биогенетический закон развития Э. Геккеля (1834–1919): филогенез отраженно повторяется в онтогенезе. Позднее получил название «закона Геккеля–Мюллера».

1866 — «Руководство к опытной физиологии растений» Ю. Сакса — основы современной экспериментальной физиологии растений.

1872 — «Растительность земного шара» немецкого географа растений Г. Гризебаха (1814–1879). Заложены основы геоботаники (фитоценологии).

1874 — И. Д. Чистяков (1843–1877) описал ряд фаз митоза в спорах плаунов. Полное описание митоза у растений осуществлено в 1876–1879 гг. немецким исследователем Э. Страсбургером (1844–1912).

1877 — изучение осмотических явлений в живой клетке немецким физиологом растений В. Пфеффером (1845–1920).

1882 — «Физиологическая анатомия растений» австрийского ученого Г. Габерландта (1854–1944), первая современная классификация растительных тканей, основанная на их функциях.

1884 — «Сравнительная морфология и биология грибов и бактерий» немецкого миколога Г. де Бари (1831–1888), одна из основополагающих работ по микологии.

1884 — датский бактериолог Х. Грам (1853–1938) открыл способ окраски стенок бактерий (окраска по Граму).

1884 — открытие оплодотворения у цветковых растений Э. Страсбургером (1844–1912).

1885–1886 — Г. Хельригель и Г. Вильфарт доказывают, что фиксация азота в бобовых растениях коррелирует с образованием корневых клубеньков, которое зависит от инфекции, вызываемой почвенными бактериями.

1887 — многотомный труд *Die natürlichen Pflanzenfamilien* немецких ботаников А. Энглера (1844–1930) и К. Прантля (1849–1893). Это крупнейшее издание в области систематики растений всех времен. Система Энглера использовалась ботаниками до 80-х гг. XX в.

1888 — М. Бейеринк (1851–1931) выделяет чистую культуру из корневых клубеньков бобовых растений.

1892 — русский микробиолог Д. И. Ивановский (1864–1920) открыл вирус табачной мозаики. Термин «вирус» введен в 1898 г. голландским ученым М. Бейеринком.

1893 — сформулирована эвантиевая (эвантовая) гипотеза происхождения цветка американским ботаником Ч. Бесси (1845–1915). В 1896 г. эти же воззрения независимо были высказаны немецким ботаником Г. Галлиром (1868–1932).

1893 — бельгийский ученый Л. Долло (1857–1931) обосновывает положение о необратимости биологической эволюции, позднее получившее название правила Долло.

1893 — русский ботаник С. И. Коржинский (1861–1900) обосновывает морфолого-географический метод в систематике растений, детально разработанный в 1898 г. австрийским ботаником Р. Веттштейном (1863–1931).

1895 — «Экологическая география растений» датского ботаника И. Варминга (1841–1924). Отчасти заложены основы современной экологии растений.

1898 — открытие двойного оплодотворения у покрытосемянных растений русским ботаником С. Г. Навашиным (1857–1930).

1900 — повторное открытие законов наследственности Менделя Э. Чермаком (1871–1962), К. Корренсом (1864–1933) и Г. де Фризом (1848–1935).

1901 — разработка теории мутаций Г. де Фризом.

1907 (и позднее) — разработка псевдантовой (псевдантливой) гипотезы происхождения цветка ботаником Р. Веттштейном (1863–1931) и его последователями.

1907 — разработка эвантовой теории цветка (в более широком смысле стробилярной теории) Н. Арбером и Д. Паркином.

1910 — открытие хромосом американским генетиком Т. Морганом (1866–1945).

1912 — разработка русским ботаником В. Л. Комаровым (1869–1945) представлений о виде — расе, позднее использованных при работе над «Флорой СССР».

1913 — выдвижение американским зоологом и экологом В. Шелфордом (1877–1968) основного положения закона толерантности, получившего позднее название правила Шелфорда. Вместе с законом Либиха объединяется в принцип лимитирующих факторов.

1913 — выяснение структуры хлорофилла группой немецкого химика Ф. Вильшtedтера (1872–1942).

1915 — изложение русским ботаником В. Н. Сукачевым (1880–1967) основных направлений и методов геоботаники (фитоценологии).

1915–1917 — Ф. Творт и Ф. Герель описывают вирусы бактерий (бактериофаги).

1916 — «Эволюция путем гибридизации» голландского ботаника Я. Лотси (1867–1931).

1920 — Н. И. Вавилов (1887–1943) формулирует закон гомологических рядов.

1920 — работа американских исследователей В. В. Гарнера (1875–1941) и Г. А. Алларда (1880–1963) о значении света в детерминации процессов развития растения.

1922 — работы шведского эколога Г. Турессона (1892–?) в области экологии вида. Установлено существование у растений наследственно закрепленных форм — экотипов.

1922 — сформулирована гипотеза дрейфа материков немецким географом А. Вегенером (1880–1939), тем самым заложена основа современной теории тектоники плит, важной для формирования многих положений географии растений.

1924 — «Происхождение жизни» А. И. Опарина (1894–1980). Впервые сформулирована естественно-научная теория возникновения жизни на Земле. Независимо сходные представления изложены в 1929 г. английским ученым Дж. Холдейном (1892–1964).

1925 — французский биолог Э. Шаттон установил различия между прокариотической и эукариотической клеткой.

1926 — открытие голландским исследователем Ф. Вентом (1903–

1991) специфических гормонов роста — ауксинов.

1926 — «Биосфера» В. И. Вернадского (1863–1945).

1926 — работа отечественного генетика С. С. Четверикова (1880–1958) по обобщению биолого-генетических основ микроэволюции.

1926–1928 — первые публикации отечественного фитогеографа М. Г. Попова (1891–1955), разработавшего оригинальную гипотезу формирования флор путем «сверхгибридизации».

1928 — публикация основной работы швейцарского геоботаника А. Браун-Бланке (1884–1980), где им сформулирован флористический подход к изучению растительности.

1930 — теломная теория происхождения органов сосудистых растений немецкого систематика и эволюциониста В. Циммермана (1892–1980).

1930 — исследования физиолога растений М. Х. Чайлахяна (1902–1991) по гормональному контролю роста и развития растений.

1931–1933 — Э. Руска (1907–1988) сконструировал электронный микроскоп. Нобелевская премия 1986 г. совместно с Г. Бинингом и Г. Рорером.

1933 — Ф. Зернике изобретает фазово-контрастный микроскоп; его изготавливает фирма Carl Zeiss, Jena (около 1946 г.). Нобелевская премия 1953 г.

1933 — новая теория биологического окисления немецкого ученого Г. Виланда (1877–1957). Нобелевская премия 1927 г. Независимо и ранее разрабатывалась в России В. И. Палладиным (1859–1922).

1934–1964 — выходит 30-томное издание «Флоры СССР», крупнейшей сводки такого рода. В ней описано около 18 000 видов расте-

ний, произрастающих на территории бывшего Советского Союза.

1935 — разработка английским геоботаником А. Тенсли понятия экосистемы. Начало работ в 20-х гг. XX в.

1935 — кристаллизация вируса табачной мозаики американским вирусологом У. Стенли (1904–1971).

1937 — установление американским биохимиком Х. Кребсом (1900–1981) цикла превращений в организме органических кислот (цикл Кребса).

1937 — изучение фотосинтеза английским биохимиком Р. Хиллом. Фотолиз воды с помощью изолированных хлоропластов.

1939 — разработка теории климакса растительных сообществ американским ботаником Ф. Клементсом (1874–1945).

1940 — теория циклического старения и омоложения растений, сформулированная российским ботаником Н. П. Кренке (1892–1939).

Начало 40-х гг. — селекционные работы под руководством американского селекционера Н. Борлоуга (р. 1914) по созданию новых высокопродуктивных линий пшеницы — начало «зеленой революции» в мировом сельском хозяйстве. Работы проводились в Мексике.

40-е гг. — разработка Ф. Уайтом, П. Нобе и Р. Готре метода культуры изолированных органов и тканей растений на жидкой и твердой питательных средах. В 1958 г. Ф. Стьюард и в 1964 г. Р. Г. Бутенко (р. 1920) получили методом культуры изолированных клеток целое растение — регенерант.

1942 — работой «Эволюция. Современный синтез» Дж. Хаксли (1887–1975) заложены основы синтетической теории эволюции.

1944 — американские исследователи О. Эвери, К. Мак-Леод и М. Мак-Карти установили генетическую ак-

тивность ДНК, благодаря которой изолированная ДНК встраивается в геном бактерий, изменяя их фенотип.

1950 — монументальная итоговая сводка анатомических данных по всем крупным таксонам «Анатомия двудольных» английских ботаников К. Меткафа и Л. Чока.

1953 — первый абиогенный синтез аминокислот, осуществленный американским биохимиком С. Миллером (р. 1930).

1953 — выяснение строения и создание модели ДНК американским биологом Дж. Уотсоном (р. 1928) и английским генетиком Ф. Криком (р. 1916).

Середина 50-х гг. — получение американским генетиком Дж. О'Марой с помощью мутагенного алкалоида колхицина гибрида пшеницы и ржи — тритикале, у которого сочетались высокая урожайность и неприхотливость.

1956 — создание «Геоботанической карты СССР» в масштабе 1:4 000 000 коллективом российских геоботаников под руководством Е. М. Лавренко (1900–1987) и В. Б. Сочавы (1905–1978).

1957 — американский биохимик М. Кальвин (р. 1911) открыл цикл темновых реакций в фотосинтезе (цикл Кальвина).

1959 — вышел в свет первый том «Полевой геоботаники» (к настоящему времени издано 5 томов). Это крупнейшее руководство в практической работе отечественных геоботаников при изучении растительности.

60–90-е гг. — разработка трех альтернативных систем цветковых растений А. Л. Тахтаджяном (р. 1910), А. Кронквистом (1919–1992) и Р. Торном (р. 1920).

1960–1963 — теория гонофиллы английского ботаника Р. Меллвила.

1961 — подтверждение Ф. Криком, Л. Барнетом, С. Бреннером и Дж. Уотсоном универсальности генетического кода.

1961 — американский биохимик М. Ниренберг (р. 1927) расшифровал генетический код ДНК. Нобелевская премия 1968 г. совместно с Р.-У. Холли и Х.-Г. Кораной.

1961–1966 — английский биохимик П. Митчелл (1920–1982) разработал хемиосмотическую теорию, объясняющую механизм преобразования энергии в биологической мембране при синтезе АТФ (Нобелевская премия за 1978 г.).

1962 — Р. Стайнер и К. ван Нейл формулируют различия между прокариотическими и эукариотическими клетками на основе исследований с помощью электронного микроскопа.

1963 — Р. Сокэлом и П. Снитом сформулированы принципы нумерической систематики. Позднее они были положены в основу так называемых фенетических классификаций.

1965–1972 — сформулирована теория антокорма голландским фитоморфологом А. Мееузе (Мёзе). Во многих положениях она перекликается с теорией гонофилла Р. Меллвила.

1966 — в книге «Филогенетическая систематика» немецкого ботаника В. Хеннига разработаны новые

подходы к классификации организмов, позднее получившие название кладистического метода.

1968 — начало осуществления грандиозного проекта *Flora neotropica*, по реализации которого будет охарактеризовано примерно 200 000 видов флоры неотропического царства.

1969 — новая концепция царств живых организмов, предложенная американским экологом Р. Уиттейкером (1920–1981).

70-е гг. — открытие архебактерий К. Воезе (Вузом) и его последователями.

1973–1974 — начало использования методов генной инженерии С. Козном и Г. Бойером.

1978 — опубликована книга российского ботаника А. Л. Тахтаджяна (р. 1910) «Флористические области Земли».

70–80-е гг. — разработка теории эндосимбиоза Л. Марголис и ее последователями. Идеи эндосимбиотического происхождения эукариотической клетки были высказаны в начале XX в. русским биологом К. С. Мережковским (1855–1921).

1999–2000 — полная расшифровка генома ряда бактерий и дрожжей. В последние годы поступают сообщения о полной расшифровке генома человека.

ВВЕДЕНИЕ

Все, окружающее нас, существует в двух основных формах — живого и неживого. Спорно лишь положение вирусов, но большинство специалистов относят их к живым организмам.

Жизнь — это фактически форма существования живого. В самом общем смысле жизнь можно определить как активное самоподдержание, самовоспроизведение и саморазвитие специфической структуры, идущее с затратой энергии, полученной извне. 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 науки наряду с космологией и познанием тайн строения материи. Жизнь, по-видимому, зародилась самопроизвольно, как закономерный результат космических процессов, и явилась завершением химической эволюции — естественного образования и накопления органических соединений. Темпы этой эволюции, если исходить из идеи хиральной чистоты молекул живого, могли быть достаточно стремительными.

Современная наука не располагает прямыми доказательствами того, как и где возникла жизнь. Относительно этого 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 возникновению живого в условиях юной Земли, а более точно — в первичных океанах, которые покрывали Землю четыре миллиарда лет назад. Теории такого рода в 20-х годах нашего столетия выдвинули А. И. Опарин (1894–1980) и англичанин Дж. Холдейн (1892–1964). Недавно они были дополнены гипотезой хиральной чистоты, выдвинутой Л. Л. Морозовым (1946–1984). Основы этих теорий 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 каким-либо иным образом. Такого рода гипотезы (вечность жизни в Космосе — панспермия) тесно связаны с идеей полифилетического, т. е. неоднократного, зарождения жизни и в свое время поддерживались создателем учения о биосфере В. И. Вернадским (1863–1945).

Однако обе группы гипотез (или теорий) сталкиваются с вопросами о переходе от преджизни к жизни. Ибо как это произошло, мы не знаем, хотя возможность абиогенного синтеза органических соединений типа аминокислот, пуринов, пиримидинов, сахаров и т. д. в условиях древнейшей Земли была подтверждена экспериментально в 50–60-х годах (вспомните эксперименты С. Миллера), но в то же время органические,

довольно сложные молекулы найдены в околозвездном пространстве, т. е. они могли быть занесены на Землю из космоса.

Главная сложность решения данного вопроса связана не с доказательствами возможности образования органики на Земле или в космосе, а с проблемой возникновения генетического кода. Иначе говоря, ключевой и до сего времени не решенный 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, и все существующие на этот счет гипотезы пока малоубедительны. В настоящее время лишь известно, что примерно 3,9 миллиарда лет назад появилась высокоорганизованная молекула ДНК. Эта молекула явилась базой генетического кода и стала основой жизни на Земле.

Главнейшие принципы организации живого

Живое характеризуется некоторыми типичными чертами. Главнейший внешний признак живого — *физическая, или функциональная, дискретность*, т. е. существование в виде отдельных организмов или их общественных конгломератов (пчелиные семьи, колонии кораллов), 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*, внутри

ее и одновременно с внешней средой на основе затраты получаемой извне энергии и информации. Параллельно метаболизму в любом организме осуществляются постоянные передачи энергии и информации.

С точки зрения термодинамики все живые системы — это системы открытые, способные к любому обмену вещества и энергии. Без поступления энергии и информации извне эти системы не могут существовать и поддерживать свою целостность и высокую степень упорядоченности в среде с меньшей упорядоченностью.

Обмен веществ и энергии в живых организмах в процессе жизни позволяет им самосохраняться, расти, развиваться и самовоспроизводиться в условиях окружающей их среды, а также адаптироваться, т. е. приспосабливаться к ней и ее изменениям. Как явствует из сказанного, следующее главнейшее свойство живых организмов — *способность к самовоспроизведению* (произведению себе подобных), обеспечивающая непрерывность и преемственность жизни.

Живые организмы — это самоорганизующиеся системы, т. е. они способны к *саморегуляции*. Путем саморегуляции автоматически устанавливаются на определенном уровне те или иные физиологические процессы, обеспечивая гомеостаз.

Перечисленные основные свойства в конечном итоге определяют большую сложность живых систем, резко отличающую их от систем неживых.

Химический состав живых организмов

Два класса химических соединений — *белки и нуклеиновые кислоты* определяют природу живого. Причем

в живых организмах в отличие от неживого вещества эти соединения характеризуются так называемой хиральной чистотой. В частности, белки построены только на основе *левовращающих* (поляризующих свет влево) аминокислот, а нуклеиновые кислоты включают исключительно *правовращающие* сахара. Эта хиральная чистота сложилась на самых начальных этапах эволюции живого вещества. Считается, согласно гипотезе Л. Л. Морозова, что минимальное время глобального перехода от полного хаоса к хиральной чистоте составляет от 1 до 10 млн лет. Следовательно, в этом смысле зарождение жизни могло произойти на Земле относительно мгновенно — за отрезок времени, в 5 тыс. раз меньший предполагаемого возраста планеты.

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.

В живых системах найдены многие химические элементы, присутствующие в окружающей среде, однако необходимы для жизни лишь около 20 из них. Эти элементы получили название *биогенных*. В среднем

около 70 % массы организмов составляет кислород, 18 % — углерод, 10 % — водород (вещества-органо-гены). Далее идут азот, фосфор, калий, кальций, сера, магний, натрий, хлор, железо. Эти так называемые универсальные биогенные элементы, присутствующие в клетках всех организмов, нередко называют *макроэлементами*.

Часть элементов содержится в организмах в крайне низких концентрациях (не выше тысячной доли процента), но они также необходимы для нормальной жизнедеятельности. Это биогенные *микроэлементы*. Их функции и роль весьма разнообразны. Многие микроэлементы входят в состав ряда ферментов, витаминов, дыхательных пигментов, некоторые влияют на рост, скорость развития, размножение и т. д.

Присутствие в клетках живых организмов целого ряда 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 или в океане. 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 метаболизм¹, — это совокупность протекающих в организме химических пре-

¹ В принципе, эти два понятия не вполне идентичны, но здесь, как и вообще в учебной литературе, они рассматриваются в качестве синонимов.

вращений, обеспечивающих их рост, развитие, адаптацию к изменениям окружающей среды и воспроизведение. В ходе метаболизма происходит также постоянный контакт с окружающей средой и обмен с ней веществом. В процессе обмена веществ внутри организма происходит расщепление и синтез молекул, входящих в состав клеток, образование, разрушение и обновление клеточных структур и межклеточного вещества.

Интенсивность и направленность метаболизма на уровне клетки обеспечивается путем достаточно сложной регуляции химического синтеза, распада и активности ферментов, а также изменением степени проницаемости биологических мембран. На уровне целостной многоклеточной особи имеются механизмы гормональной регуляции (у растений — *фитогормоны*, несколько отличающиеся по характеру действия от гормонов животных).

Обмен веществ сводится к двум противоположным по своему характеру и одновременно взаимосвязанным процессам: *анаболизму* и *катаболизму*. Первый сводится к построению вещества в результате реакции 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. Процессы вто-

ричного метаболизма и сами продукты *вторичного метаболизма* (их часто называют вторичными метаболитами) 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 и углеводы, менее энергоемки 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 фото- (фототрофы) или хемосинтеза (хемотрофы). *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.

Готовые сложные органические соединения дают гетеротрофам энергию, необходимую для их жизнедеятельности, а также служат источником специфических атомов и молекул, идущих на поддержание клеточной структуры и новообразование протопласта в процессе роста. Вместе с пищей гетеротрофы получают также коферменты и витамины, которые не синтезируются у большинства из них, а между тем абсолютно необходимы для целого ряда клеточных процессов.

Способы добывания и поглощения пищи у гетеротрофов весьма разнообразны, но путь превращений питательных веществ в усвояемую форму у большинства из них очень сходен. По существу он состоит из двух основных процессов, первый из которых — расщепление больших и сложных молекул на более мелкие — простые и растворимые, а второй — всасывание последних и транспортировка к собственным тканям и клеткам организма.

Известны четыре главнейшие типа питания гетеротрофов — голозойный, сапротрофный, симбиотический и паразитический.

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

В «экономике» живой природы различные типы организмов занимают различные места в пищевой цепи. Организмы-автотрофы (*продуценты*) занимают здесь первое место. Гетеротрофы располагаются в этой цепи вслед за автотрофами. Они делятся на две категории — *консументы* и *редуценты*. Первые потребляют готовые органические вещества, синтезируемые автотрофами-продуцентами, но не доводят разложение органических соединений до минеральных составляющих. К консументам относятся по преимуществу животные, включая, естественно, и человека.

Редуценты — заключительное звено в пищевой цепи и экологической пирамиде. В ходе своей жизнедеятельности они превращают органические соединения (часто это органические остатки) в неорганические вещества. Именно благодаря редуцентам осуществляются биогеохимические циклы на Земле, и прежде всего в биосфере.

Рост, развитие, онтогенез, эволюция и самовоспроизведение

Рост в самом широком смысле — это количественные изменения, происходящие в организме и приводящие к необратимым увеличениям сухой массы протопласта. Рост приводит к возрастанию массы и объема индивида или его органов (частей), увеличению числа и размеров клеток в результате преобладания процессов анаболизма над процессами катаболизма. У растений и грибов рост нередко продолжается всю жизнь, хотя обычно его интенсивность снижается с возрастом. У животных рост ограничен во времени. При количественных измерениях роста удается выделить ряд фаз (лаг-фаза, логарифмическая фаза и т. д.).

Развитие — необратимый процесс качественных изменений организма. Оно проявляется в дифференцировке клеток тканей, морфогенезе органов, созревании, старении и т. п. Эти два процесса — рост и развитие, — как правило, осуществляются параллельно и трудно расчленяемы, однако несводимы друг к другу.

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, сопровождающиеся изменением генетического состава популяций и выражающиеся в формировании адаптаций при образовании экотипов, рас, разновидностей и подвидов.

Макроэволюция — это образование таксонов видового и более высокого ранга — родов, семейств, порядков и т. д. Ход макроэволюции определяется микроэволюционными процессами. Макроэволюция реализуется в филогенезе, т. е. в процессе исторического становления и развития отдельных видов и других таксономических групп более высокого ранга. Как и вся эволюция, филогенез связан с онтогенезом и гологенезом.

Самовоспроизведение. По-видимому, это одна из основных особенностей живых организмов. У всех организованных групп самовоспроизведение осуществляется в виде размножения¹. Способность размножаться — это способность производить новое поколение особей того же вида. В процессе размножения происходит передача генетического материала от родительского поколения дочернему поколению, что обеспечивает воспроизведение признаков не только данного вида, но и конкретных родительских особей или одной особи (бесполое размножение). Смысл размножения состоит прежде всего в замещении гибнущих особей, что обеспечивает непрерывность существования данного вида; кроме того, при подходящих условиях оно лежит в основе возможного увеличения его численности.

Существуют два основных типа размножения — *бесполое* и *половое*. Бесполое осуществляется без образования гамет. В нем участвует лишь один организм. При половом размножении обязательно слияние специальных половых клеток — гамет, обладающих разными физиологическими знаками. В этом случае может участвовать также один организм или два разных организма, производящих гаметы разного физиологического знака.

Уровни организации живого

Проявления жизни на Земле чрезвычайно многообразны.

При всем, казалось бы, бесконечном многообразии живого можно выделить несколько разных уровней организации живых систем и, соответственно, несколько уровней в их изучении.

Главнейшие уровни строения живого: молекулярно-генетический, клеточный, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотический. Каждый уровень организации обусловлен группой системообразующих факторов, но везде присутствует организующая роль обмена веществ. 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.

¹ Строго говоря, размножение — это самовоспроизведение, в результате которого происходит увеличение числа особей в последующем поколении.

На клеточном и онтогенетическом уровнях элементарной структурой живого следует считать клетку или особь, индивид, а элементарным явлением — онтогенез. Основу популяционного уровня представляет популяция, а элементарное явление — процесс свободного скрещивания (*панмиксии*). Наконец, биогеоценотический уровень жизни характеризуется элементарной структурой — *биогеоценозом*, а элементарное явление — обмен веществ и энергии в нем.

Для удобства изучения живого иногда выделяют большее количество уровней: молекулярный, клеточный, тканевый, органный, онтогенетический, популяционный, видовой, биоценотический, 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 уровнях тканей и органов — *анатомией*, *гистологией* и *морфологией*, а также *физиологией*; на популяционном — *популяционной генетикой*; на видовом — *систематикой*; на биоценотическом и биогеоценотическом — *геоботаникой*, *экологией* и *биогеоценологией*; на биосферном — *биогеоценологией*.

Этапы эволюции живого

Согласно современным представлениям, Вселенная образовалась в результате так называемого большого взрыва, произошедшего порядка 13 или несколько более млрд лет назад.

Исследования лунных пород показывают, что Земля и ее спутник сформировались как плотные тела около 4,6 млрд лет назад. Этой цифрой датируется начало первой надэры — так называемого *гадейского эона* (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 в конце гадея, 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», служащий источником питания древнейшим гетеротрофам. *Архейский эон*, или *архей*, охватывает период от 3 900 до 2 600 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), Варавуна (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.

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 археобактерий 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 формирование 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, стр. 24)

* Существуют и иные геохронологические шкалы.

Все организмы, существовавшие в архее, 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 H_2 . 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 пур-

пурные и зеленые серные фотобактерии. Донором электронов в процессе фотосинтеза у них служил главным образом H_2 , а не H_2O . Микроорганизмы-продуценты уже могли 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 (круговорот 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 круговорота восстановленных соединений типа сероводорода, аммиака и т. п.

Положение существенно изменилось в протерозойской зоне, или протерозое, начавшемся примерно 2600 млн и закончившемся 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 протерозойской зоны или даже в конце архея. Она обладала способностью к оксигенному фотосинтезу, т. е. могла использовать воду в качестве донора электронов, при этом свободный кислород выделялся в атмосферу. Появление цианобактерий привело к поистине 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 современного¹. 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 биологиче-

¹ Существует гипотеза абиогенного происхождения кислорода в атмосфере протерозоя.

ского 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 многими биологами, эукариоты — это продукты внутриклеточного симбиоза каких-то анаэробных микроорганизмов с разными типами оксифотобактерий.

В конце протерозоя, очевидно, существовали многоклеточные фотосинтезирующие и не фотосинтезирующие протоктисты и грибы, но их ископаемые остатки почти не сохранились. Что касается древнейших многоклеточных животных, то они появились примерно 0,95 млрд лет назад. В это время начали 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 зона — фанерозоя — уже существовала развитая система сообществ, в которых преобладали планктонные и бентосные, т. е. донные, водоросли и многоклеточные растительноядные животные. Что касается роли оксифотобактерий и прочих прокариот в формировании основной массы биогеоценозов позднего протерозоя, то она, очевидно, была весьма скромной.

Фанерозойский зон, или *фанерозой*¹ (надэра явной жизни), начался примерно 570 млн лет 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 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

¹ Растения в узком понимании, принятом в учебнике, появились в фанерозое.

История развития жизни в фанерозое

Эры	Периоды	Начало, млн лет назад	Длительность, млн лет	Растительный и животный мир
Кайнозойская, или кайнозой	Четвертичный	1,8–2	1,8–2 продолжается в настоящее время	Состав флоры и фауны приближается к современному; климатически обусловленные растительные зоны
	Третичный (неоген, палеоген)	67±3	65	Господство покрытосемянных, однако многочисленны некоторые ныне реликтовые хвойные (мамонтово дерево, болотный кипарис и т. д.). Расцвет млекопитающих
Мезозойская, или мезозой	Мел	137±5	70	В раннем мелу продолжают господствовать голосемянные, но архаичные формы, например беннеттиты и часть саговников, вымирают. Первые покрытосемянные появляются в раннем мелу, примерно 120 млн лет назад, в позднем мелу обильны покрытосемянные, 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 голосемянные (хвойные, гинкговые, отчасти саговники) и многие папоротники. Расцвет рептилий. Обычны гигантские ящеры. Появляются первые птицы
	Триас	230±5	35	Главную роль в формировании растительного покрова играют голосемянные — саговники и беннеттиты, а также гинкговые и хвойные. Семенные папоротники вымирают. Появляются первые млекопитающие, но господствуют разнообразные рептилии

Эры	Периоды	Начало, млн лет назад	Длитель- ность, млн лет	Растительный и животный мир
Палеозой- ская, или палеозой	Пермь	285±10	55	В поздней перми начинается господство голосемянных: обычны саговники, архаичные хвойные, первые гинкговые. Вымирают древовидные хвощевидные и плауновидные, а из голосемянных — 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 голосемянные, в частности птеридоспермы. Риниофиты вымирают в позднем девоне. В раннем девоне они господствуют в растительном покрове. Животный мир — древние амфибии, бескрылые насекомые, 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

вымерших растений, исключая покрытосемянные. Однако господствующими формами в течение всего палеозоя начиная с середины девона были различные споровые: хвощевидные, плауновидные и папоротниковидные, древовидные формы которых нередко образовывали древнейшие леса.

Голосемянные 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 назад, появляются покрытосемянные, которые к середине верхнего мела занимают господствующее

положение. Это положение они сохранили в течение всего кайнозоя вплоть до нашего времени.

Гипотеза эндосимбиоза (симбиогенеза)

Эта гипотеза была выдвинута еще в конце XIX — начале XX в. Современный этап ее развития связан с работами американского биолога Линн Марголис, которая объясняет происхождение эукариотической клетки результатом нескольких последовательных эндосимбиозов (симбиотического существования одной клетки внутри другой) каких-то анаэробных прокариот, способных

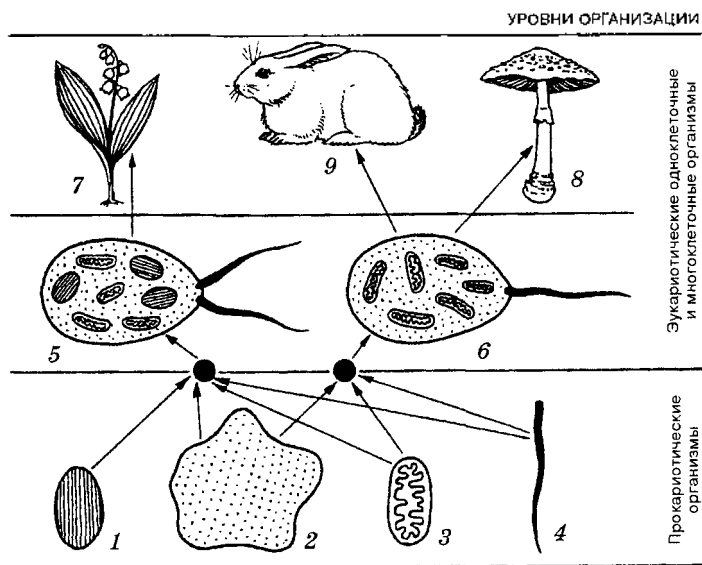


Рис. 2. Происхождение эукариотических клеток путем эндосимбиоза:

1 — аэробные фотосинтезирующие прокариотические организмы, обладающие различными пигментами (предшественники хромофоров и хлоропластов), 2 — крупные анаэробные гетеротрофные прокариотические организмы (предполагаемая клетка-хозяин), 3 — аэробные гетеротрофные прокариоты (предшественники митохондрий), 4 — подвижные спирохеты, или спироплазмы (предшественники ундулиподиев), 5 — древнейший автотрофный эукариотический подвижный организм, 6 — древнейший гетеротрофный эукариотический подвижный организм, 7 — растения (автотрофная линия эволюции), 8 — грибы, 9 — животные (гетеротрофные линии эволюции).

Черными кружками обозначены этапы становления симбиоза прокариотических организмов

к процессу брожения, с различными прокариотическими аэробами. Согласно одному из вариантов теории, клетки эукариот сформировались в результате симбиоза между чрезвычайно далекими друг от друга видами прокариот: нуклео- и цитоплазма образовались из организмов-хозяев, митохондрии — из бактерий, дышащих кислородом, пластыды эукариот — из разных групп бактерий, способных к окисленному 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, структурные элементы которых образовали систему микротрубочек митотического веретена.

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 предполагаемого процесса эндосимбиоза показана на рис. 2.

Более крупные гетеротрофные клетки, предшественницы эукариотических клеток, очевидно, защищали симбиотически возникшие органоиды от различных неблагоприятных условий окружающей среды. В свою очередь, прокариотические симбионты оказались полезными благодаря способности использовать энергию солнечного света (фотосинтез) и возможности использовать молекулярный кислород для окисления органических веществ. В результате высокоспециализиро-

ванные эукариоты смогли заселить сушу, а также ту часть водной среды (обычно с высокой pH), где прокариоты относительно немногочисленны.

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, а также открытие в конце XIX в. вирусов побудили 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, Н. Воронцов, Т. Кавалир-Смит и др.). Количество выделяемых царств в этих системах колеблется от трех до десяти и более¹.

В предыдущем издании этого учебника, опубликованном в 1990 г., была принята макросистема А. Л. Тахтаджяна, предложенная им в 1973 г.

Однако достижения биологии за последние два десятилетия свидетельствуют о необходимости перехода к более современным макросистемам. 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.

¹ Желающим ознакомиться с этой проблемой подробнее мы рекомендуем обратиться к монографии О. Г. Кусакина и А. Л. Дроздова «Филема органического мира. Ч. 1. Прологомены к построению филемы» (СПб, 1994).

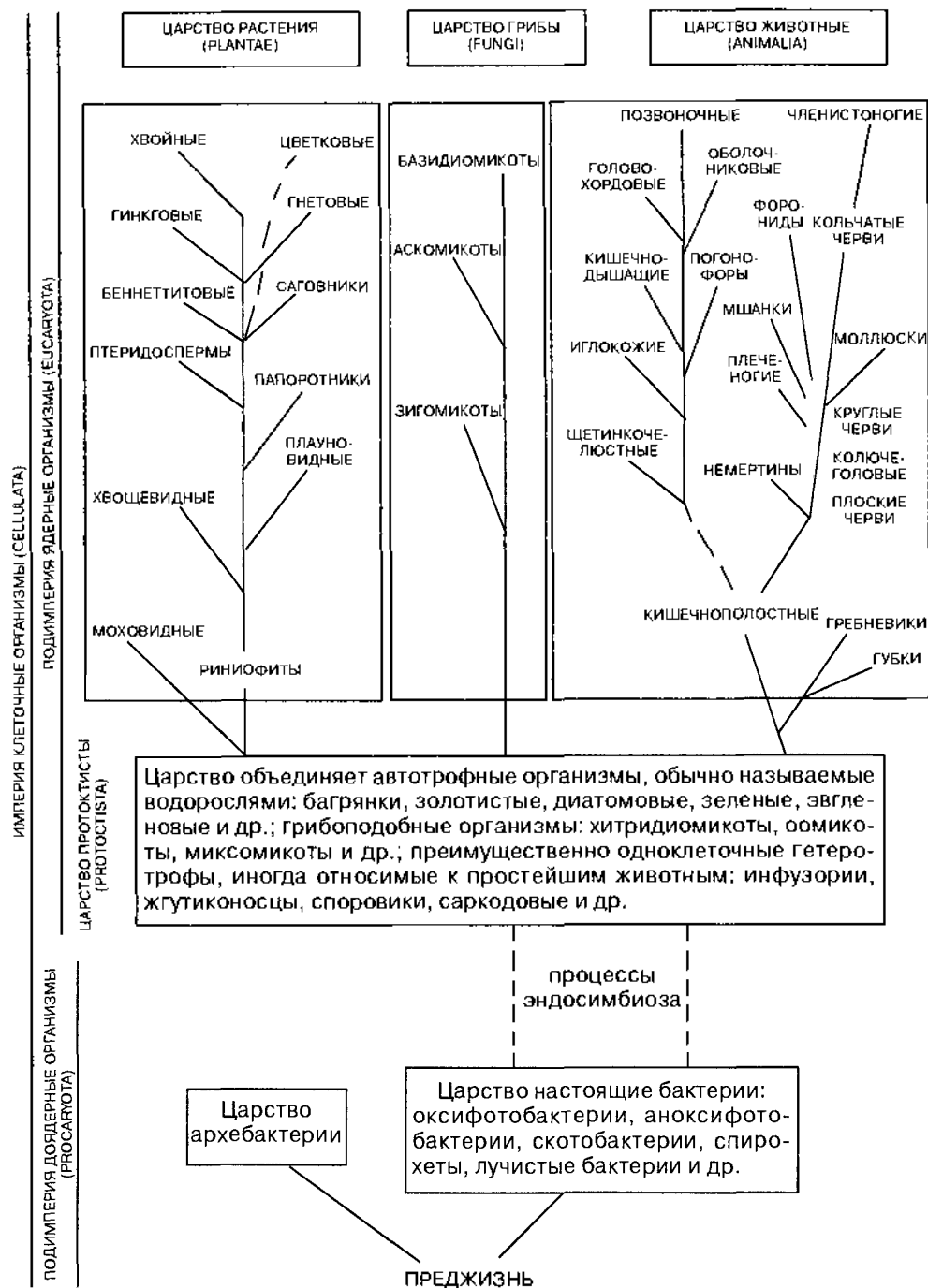


Рис. 3. Возможная схема эволюционных отношений главных групп живых организмов

I. Империя неклеточные организмы — Noncellulata

Организмы, не имеющие морфологически оформленной клетки. Только одно царство вирусы — *Virae*.

II. Империя клеточные организмы — Cellulata

Основная обязательная структурная единица любого организма — клетка.

1. Подимперия доядерные, или предядерные, организмы — Procarvota

Организмы не имеют морфологически оформленного ядра.

Подимперия объединяет два царства: архебактерии и настоящие бактерии, или зубактерии.

а. Царство архебактерии — Archaeobacteria, или Archaeobacteriobionta

В основе клеточных стенок этих прокариот лежат кислые полисахариды, но всегда отсутствует муреин.

б. Царство настоящие бактерии, или зубактерии, — Eubacteria, или Eubacteriobionta

Клеточные стенки всегда содержат в качестве основного структурного компонента гликопептид муреин.

2. Подимперия ядерные организмы, или эукариоты, — Eucaryota

Организмы всегда имеют морфологически оформленное ядро.

Эукариотические организмы подразделяют на четыре царства: протоктисты, животные, грибы и растения.

а. Царство протоктисты — Protoctista

Автотрофы или гетеротрофы. Тело не расчленено на вегетативные органы или одноклеточное; у всех представителей отсутствует стадия зародыша. Гаплоидные или диплоидные организмы. Царство объединяет

ряд отделов: водоросли, грибоподобные организмы и т. п.

б. Царство животные — Animalia

Гетеротрофы; питание преимущественно путем заглатывания (т. е. голозойное) или реже всасывания (абсорбция). Плотная клеточная стенка отсутствует. Диплоидные организмы; имеется чередование ядерных фаз.

в. Царство грибы — Fungi, Mycota, или Mycetalia

Гетеротрофы; питаются путем всасывания веществ (абсорбция). Обычно имеется плотная клеточная стенка, в основе которой хитин. Гаплоидные или дикарионтические организмы.

г. Царство растения — Plantae, или Vegetabilia

Автотрофы; питаются за счет процесса аэробного фотосинтеза. Тело расчленено на органы и ткани. Имеется плотная клеточная стенка, в основе которой лежит целлюлоза. Характерно чередование гаплоидного и диплоидного организмов (чередование поколений). Преобладают диплоиды.

К растениям относятся ныне вымершие риниофиты и зостерофиллофиты и современные таксоны: моховидные, хвощевидные, плауновидные, папоротниковидные, голосемянные и покрытосемянные.

Каждая из основных групп организмов является предметом изучения самостоятельной науки или нескольких наук (табл. 3). В частности, прокариоты изучает бактериология, микробиология, интересующаяся всеми микроскопическими организмами, и отчасти (цианобактерии) альгология, раздел биологии (или ботаники), исследующий водоросли.

Протистология исследует протоктисты. Одновременно в связи со

Главнейшие группы (таксоны) организмов и науки, их изучающие

Группы организмов	Основная наука
Вирусы	Вирусология
Прокариоты	Бактериология, микробиология, отчасти альгология
Эукариоты	
1. Протоктисты	Протистология, микробиология, альгология, отчасти микология
2. Грибы	Микология, микробиология
3. Животные	Зоология и протистология
4. Растения	Ботаника

сборностью этой группы ею занимаются микологи (специалисты по изучению грибов) и альгологи (специалисты по изучению водорослей), ибо именно к протоктистам ныне принято относить эукариотические водоросли. Грибы исследуют микологи, а микроскопические их формы — и микробиологи.

Ботаника изучает царство растений. Наконец, зоология занимается животными организмами.

Ботаника ее разделы

Человек рано осознал свою зависимость от растительного мира, поэтому зачатки практических знаний о растениях восходят к древнейшим этапам развития человеческих цивилизаций. Первые датированные 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 гг. до н. э.) назван К. Линнеем «отцом ботаники». После общего упадка естествознания в средние века ботаника на-

чинает интенсивно развиваться с XVI в. В XVIII–XIX вв. происходит интенсивная дифференциация ее на отдельные дисциплины, и к первой половине XX в. складывается весь комплекс наук о растениях.

Ботаника — комплекс биологических наук, исследующих растения. По традиции иногда к объектам изучения ботаники относят грибы и часть прокариот (синезеленые водоросли, т. е. цианобактерии). Следует отметить, что существует ряд организмов (около 30 тысяч видов), которые ботаниками классифицируются как растения, а зоологами — в качестве животных. Эти группы низших прокариот Паттерсон (1986) очень метко назвал двучастственными, но, исходя из современных представлений, они не могут, очевидно, относиться ни к тем, ни к другим, а должны быть отделены в различные самостоятельные царства. Поэтому в этой книге они рассматриваются скорее как дань традиции.

Крупнейший раздел ботаники — *систематика растений*. Систематика изучает их номенклатуру, классификацию и филогению, т. е. родство таксонов. Это одна из старейших и,

может быть, старейшая по времени возникновения ботаническая дисциплина. *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, как и в морфологии, главные открытия в этой области знаний были также сделаны в XIX и XX вв. *Эмбриология* — ботаническая дисциплина, изучающая закономерности образования и развития различных структур, обеспечивающих половое размножение растений. Основы эмбриологии заложены во второй половине XVIII в., но фундаментальные открытия здесь 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 совершающихся в растениях процессов: фотосинтеза, транспорта веществ, водного обмена, роста, развития и т. д. *География растений* (нередко рассматриваемая как часть биогеографии) зародилась в начале XIX в. Она занимается изучением закономерностей формирования растительного покрова, распространения растительности типов и отдельных таксонов растений. 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 с другими организмами. Она возникла в середине XIX в. и затем стала ос-

новой общей экологии. 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 ресурсосведение*, или *экономическая ботаника*, *этноботаника* (термины западноевропейских ботаников). В этих науках рассматриваются все аспекты использования растений человеком.

В зависимости от объектов и методов их изучения, а также практических потребностей выделяют ряд других узких ботанических дисциплин. В пределах морфологии растений выделяют *карпологию* — раздел знаний о плодах, в анатомии — *пальмологию*, изучающую строение пыльцы. Предметом исследования *палеоботаники* являются ископаемые растения. У палеоботаники свои методы изучения, близкие к методам палеонтологии (науки о любых ископаемых организмах).

Альгология изучает водоросли, *бриология* — мхи, *птеридология* — папоротники и т. д. *Дендрология* исследует разнообразные аспекты жизни деревьев и кустарников.

Автотрофы и биосфера

Особая роль автотрофов (точнее, фототрофов), куда относятся и растения, в жизни Земли состоит в том, что без них было бы невозможно существование животных и человека. Только содержащие хлорофилл и способные к фотосинтезу фототрофы в состоянии аккумулировать энергию Солнца, создавая органические вещества из неорганических. Будучи, таким образом, первичными продуцентами органических соеди-

нений, фототрофы являются определяющим звеном в сложных цепях питания всех других существ, населяющих Землю. Большинство гетеротрофов современного мира просто прекратило бы свое существование в достаточно краткое время в случае исчезновения фототрофов.

Следует также иметь в виду, что фототрофы в процессе аэробного фотосинтеза извлекают из атмосферы диоксид углерода (углекислый газ) и выделяют кислород, поддерживая тем самым ее постоянный состав.

Благодаря фотосинтезу и непрерывно действующим круговоротам биогенных элементов создается устойчивость всей биосферы Земли и обеспечивается ее нормальное функционирование. Произрастая в неодинаковых условиях, растения — эти главные фототрофы современного живого мира — формируют разнообразные биогеоценозы, обуславливающие разнообразие ландшафтов и экологических условий для других организмов. При непосредственном участии растений формируется почва, а в прошлом именно растения были основой образования бурого и каменного углей, торфов и т. д.

Глубокие нарушения растительного покрова Земли неизбежно влекут за собой разнообразные и подчас необратимые изменения биосферы и могут в будущем оказаться губительными 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 источник сырья для

промышленности и хозяйственной деятельности человека; 3) как лекарственные средства и сырье для получения медицинских препаратов; 4) в декоративном озеленении и 5) в охране и улучшении среды обитания.

Пищевое значение растений общеизвестно. В качестве продуктов питания человека и кормов для животных, как правило, используются части, содержащие запасные питательные вещества или сами эти вещества, извлеченные тем или иным способом. 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, произведенных из них, осуществляется по нескольким основным направлениям. Наиболее широко применяются древесина и волокнистые части растений. Древесина используется при изготовлении строительных и иных конструкций, мебели, а также в 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.

Несмотря на широкое распространение синтетических волокон, растительные волокна, получаемые

из хлопчатника (морфологически это волоски, трихомы), льна, конопли и джута (это лубяные волокна), 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 стран бывшего 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).

Не менее 15 000 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, растительные ресурсы и человеческие цивилизации

Растения, уже используемые человеком или которые могут быть использованы им в будущем, составляют *растительные ресурсы*. Растительные ресурсы относятся к категории восполняемых (при правильной эксплуатации) в противоположность, например, невозполняемым минеральным ресурсам. Чаще всего растительные ресурсы делят на ресурсы природной флоры (сюда относятся все дикорастущие виды) и ресурсы культивируемых растений. По объ-

ему 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. Оптимизация¹ этой части растительных ресурсов возможна в сравнительно ограниченных пределах. Наиболее широко дикорастущие растения используются в качестве источников технического сырья, в хозяйственной деятельности человека, а также как лекарственные средства.

Интродукция, введение растений в культуру и формирование таким образом дополнительных (или восполняющих природные) растительных ресурсов связано со становлением древнейших человеческих цивилизаций. Существование этих цивилизаций могло обеспечиваться только определенным «ассортиментом» 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 покрытосемянным. 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, так и за счет улучшения агротехники и выведения высокопродуктивных сортов. Считалось, что полная моби-

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

лизация восполняемых ресурсов, включая растительные, может обеспечить существование на Земле не менее 6 млрд человек.

Центры происхождения культурных растений

Переходящие к земледелию племена часто независимо друг от друга вводили в культуру растения окружающей их дикой флоры. Можно выделить ряд основных центров (очагов) древнейшего земледелия, называемых еще центрами происхождения культурных растений. Учение о центрах происхождения культурных растений впервые было разработано Н. И. Вавиловым¹. Согласно его представлениям, существовало восемь таких центров. В настоящее время выделяют десять-двенадцать центров происхождения культурных растений (рис. 4). Эти центры являются древними макроареалами тех или иных культурных растений, а частично и их диких сородичей. Внутри них выделяют локальные центры (микроцентры) возникновения отдельных культур.

У европеоидных народов с примыкающей к ним цивилизацией коптов и эфиопов отмечены четыре центра древнего земледелия: Средиземноморский (1), Переднеазиатский (2), Среднеазиатский (3), Эфиопский (4).

Монголоиды имели один очаг — Китайский (5).

У народов юго-востока и юга Азии земледелие развивалось автономно (т. е. независимо) в двух оча-

гах: Индийском (6) и Индо-Малайском (7).

У коренных народов американского континента возникли Мексиканский (8) и Перуанский (9) центры. Негроидные народы тропической Африки имели один основной очаг земледелия — Западно-Суданский (10).

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

Переднеазиатский очаг расположен в Малой Азии, Закавказье (Армения), Иране. Это родина пшеницы однозернянки и двузернянки, твердой пшеницы, ржи, ячменя, груши, миндаля, айвы, сливы, вишни.

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

Эфиопский очаг расположен на территории Эфиопии и Сомали. Это родина сорго, кунжута, клещевины, кофейного дерева, некоторых форм овса, финиковой пальмы.

Китайский очаг располагается в умеренной зоне бассейна реки Хуанхэ. Здесь сформировались культуры проса, китайского сорго (гаоляна), чумизы, гречихи, сои, ряда листопадных плодовых деревьев, таких как хурма, китайские сорта сливы и вишни.

¹ Вавилов Николай Иванович (1887–1943) — выдающийся биолог и генетик, основоположник современного учения о биологических основах селекции и учения о центрах происхождения культурных растений. Мужественно защищал генетику в борьбе с «учением» Т. Д. Лысенко. Погиб в сталинской тюрьме в Саратове.

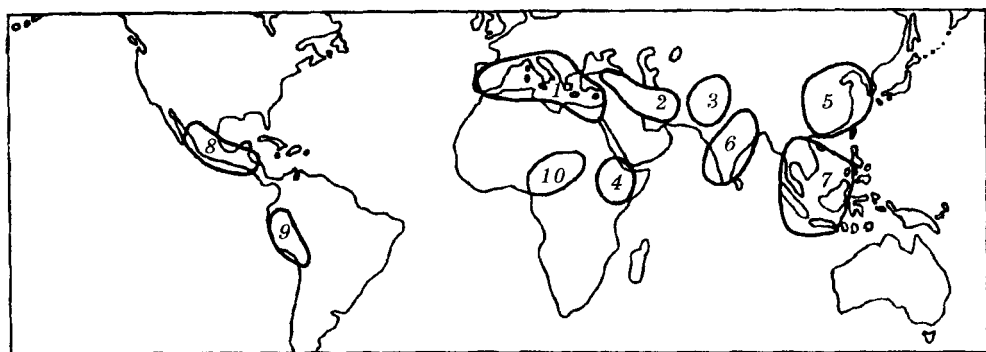


Рис. 4. Центры происхождения культурных растений:

1 — Средиземноморский, 2 — Переднеазиатский, 3 — Среднеазиатский, 4 — Эфиопский, 5 — Китайский, 6 — Индийский, 7 — Индо-Малайский, 8 — Мексиканский, 9 — Перуанский, 10 — Западно-Суданский

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 фасолей (маша), азиатских хлопчатников, манго, культурных форм огурца и баклажана.

Индо-Малайский очаг занимает главным образом территорию Индокитая и Западной Малазии. Здесь находится родина ямса, хлебного дерева, мангустана, бананов, дуриана, а возможно, и кокосовой пальмы. Очаг дал миру важнейшие пряные растения, такие как черный перец, кардамон, гвоздичное дерево и мускатный орех.

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

Южно-Американский (Перуанский) очаг занимает территорию Перу, Эквадора, Боливии, Чили и части Бразилии. Отсюда происходят картофель, томат, длинноволокнистый «египетский» хлопчатник, ананас и табак. В новейшее время отсюда вывезено и окультурено хинное дерево.

Западно-Суданский очаг расположен на части территории тропической Африки. Отсюда началась культура масличной пальмы, орехов кола и 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 разбираться. 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 или на теле жертвы 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 фарма-

кологически активными и используются в медицинской практике.

С культивированием лекарственных растений провизор сталкивается относительно редко, но заготовка дикорастущего лекарственного растительного сырья осуществляется 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.

Глава 1

КЛЕТКА. СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Основной структурно-функциональной единицей тела живого организма является клетка (*cellula*). Лишь вирусы лишены клеточной структуры. Клетка может существовать либо как отдельный (одноклеточный) организм (бактерии, многие водоросли и грибы), либо в составе тела многоклеточных протоктистов, животных, растений и грибов.

Исследование клетки стало возможно после изобретения в 1590 г. братьями Янсен первого светового микроскопа. Световой, или оптический, микроскоп оставался почти единственным инструментом изучения клетки на протяжении 350 лет. Лишь в 40-х годах прошлого столетия ученые получили в руки новое мощное орудие изучения клетки — электронный микроскоп, позволивший сделать ряд крупнейших открытий¹. Электронный микроскоп обладает почти неограниченной разрешающей способностью.

Впервые клеточное строение у растений наблюдал и описал англи-

чанин 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 гг. 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 роста². Позднее, в

¹ Электронный микроскоп был сконструирован Э. Руска в 1931–1933 гг.

² Вирусы тогда были неизвестны.

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 вещества.

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

ПРОКАРИОТИЧЕСКАЯ И ЭУКАРИОТИЧЕСКАЯ КЛЕТКИ

Прокариотические клетки в большинстве в своем мельче эукариотических. Их размеры обычно не превышают 10 мкм и часто составляют лишь 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, ограниченном от осталь-

ной 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 — *органойды (органеллы)*, отсутствующие в прокариотической клетке (рис. 5).

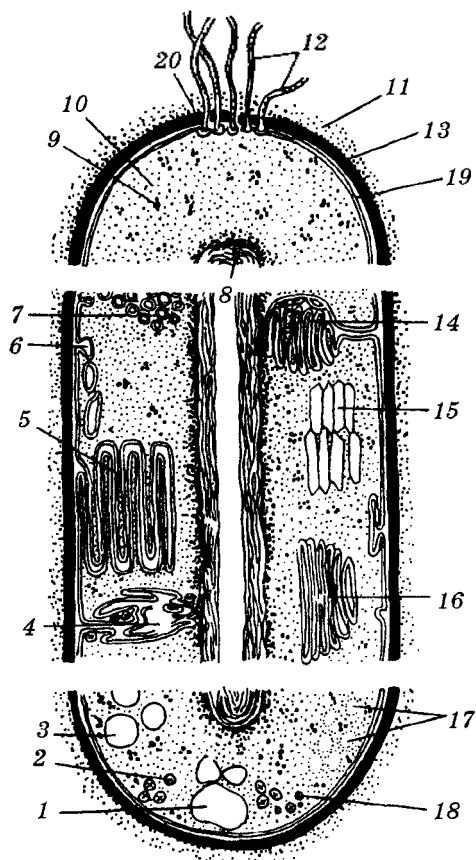
Прокариотические клетки могут делиться перетяжкой на равные части или почковаться, т. е. образовывать дочернюю клетку меньшего размера, чем материнская, но никогда не делятся путем митоза. Клетки эукариотических организмов, напротив, делятся путем митоза (исключая некоторые очень архаичные группы). Хромосомы 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, одинаковый и идентичный объем 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, так как в их цитоплазме отсутствует цитоскелет, имеющийся в клетках эукариот. Прокариотической клетке в процессе метаболизма, т. е. обмена веществ, не требуется аскорбиновая

Рис. 5. Обобщенная схема внутреннего строения 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 — хроматофоры (участки протопласта, несущие пигмент), 8 — нуклеоид, 9 — рибосомы прокариотической клетки, 10 — цитоплазма, 11 — слизистая капсула, 12 — жгутики, 13 — клеточная оболочка, 14 — мезосома, 15 — газовые вакуоли, 16 — ламеллярные структуры, 17 — гранулы полисахаридов, 18 — гранулы полифосфатов, 19 — цитоплазматическая мембрана, 20 — базальное тельце.

Основные структуры бактериальной клетки представлены в верхней части рисунка, дополнительные, мембранные структуры, имеющиеся у фототрофных и нефототрофных бактерий, — в средней части, а включения запасных веществ — в нижней части



кислота, но эукариотические клетки не могут без нее обходиться.

Существенно различаются подвижные формы прокариотических и эукариотических клеток. Прокариоты имеют двигательные приспособления в виде жгутиков, 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

Четыре главнейшие группы организмов — протоктисты, животные, растения и грибы — являются эукариотами. Однако строение их клеток неодинаково¹ (рис. 6). Эти различия наряду с особенностями питания и

¹ Строение клеток представителей протоктист весьма различно и в этой главе отдельно не рассматривается.

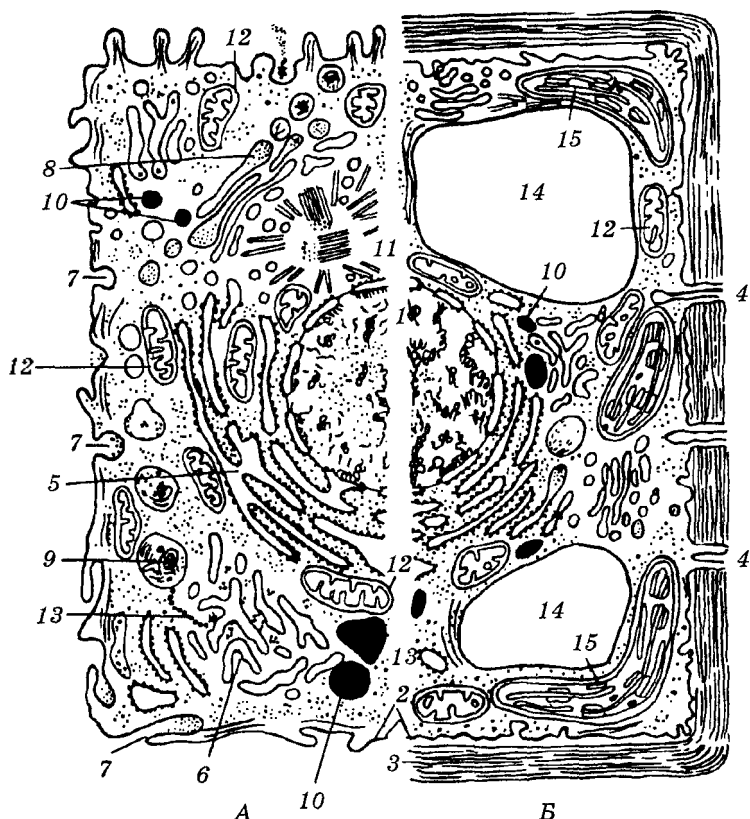


Рис. 6. Схема внутреннего строения эукариотической клетки животного (А) и растения (Б):

1 — ядро, содержащее хроматин и ядрышко, 2 — плазматическая мембрана, 3 — плотная клеточная стенка, 4 — плазмодесмы, 5 — гранулярная эндоплазматическая сеть (с прикрепленными к ней «эукариотическими» рибосомами), 6 — гладкая (агранулярная) эндоплазматическая сеть, 7 — пиноцитозные вакуоли, 8 — аппарат Гольджи, 9 — лизосомы, 10 — включения жира, 11 — центриоль и микротрубочки, 12 — митохондрии, 13 — полирибосомы, 14 — вакуоли, 15 — хлоропласты

строения тела легли в основу систематического деления эукариот.

Животная клетка не имеет клеточной стенки. В ней отсутствуют пластиды, а также вакуоли, характерные для растений, однако имеются центриоли. В качестве резервного энергетического вещества обычно накапливается полисахарид гликоген. Большинство клеток растений и грибов, подобно клеткам прокариот,

окружено твердой стенкой. Однако ее химический состав различен. В то время как основой стенки растительной клетки является полисахарид целлюлоза, **грибная клетка** окружена стенкой, в значительной части состоящей из азотсодержащего полимера хитина.

Клетки растений всегда содержат пластиды, в то время как у грибов и животных пластид нет. Центри-

оли отсутствуют. Резервным веществом у большинства растений служит полисахарид крахмал, а у основной массы грибов, как и у животных, — гликоген.

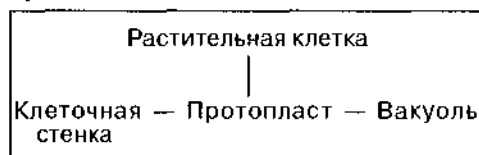
СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Размеры клеток большинства растений колеблются от 10 до 100 мкм. Гигантских размеров достигают лишь некоторые специализированные вытянутые клетки. Так, одноклеточные волоски семян у некоторых сортов хлопчатника достигают 5 см длины, а одноклеточные волокна растения рами — даже 55 см. Однако поперечник этих клеток составляет всего 50–100 мкм. Число клеток в теле высших растений очень велико. Сообщалось, что один крупный 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 размер приблизительно одинаков во всех трех измерениях. *Прозенхимные* клетки вытянуты в длину, которая превышает их ширину в 5–6 и более раз.

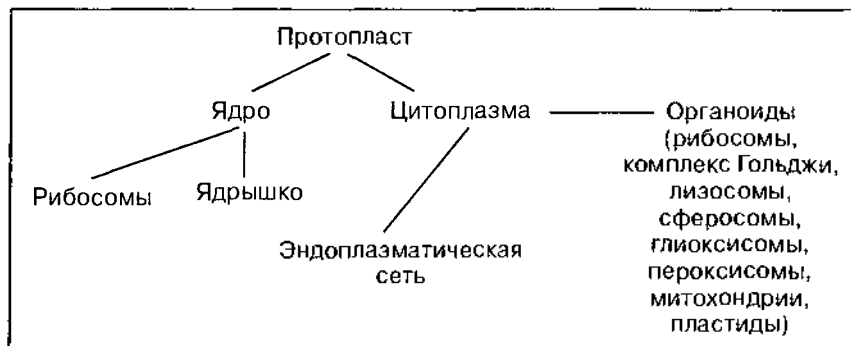
Соматическая растительная клетка обычно окружена клеточной стенкой, состоящей в основном из

целлюлозы. Живое содержимое клеток получило название протопласта. Основной компонент протопласта — белок. У многих зрелых растительных клеток центральную часть занимает крупная, заполненная клеточным соком вакуоль, главное содержимое которой — вода с растворенными в ней минеральными и органическими веществами. Клеточная стенка и вакуоль представляют собой продукты жизнедеятельности протопласта.



Протопласт

Протопласт — активное живое содержимое клетки. Большую часть протопласта растительной клетки занимает цитоплазма, меньшую по массе — ядро. От вакуоли протопласт ограничен биологической мембраной, называемой *тонопластом*, от клеточной стенки — другой мембраной — *плазмалеммой*. В протопласте осуществляются все основные процессы клеточного метаболизма (обмена веществ). Наследственный материал клетки главным образом



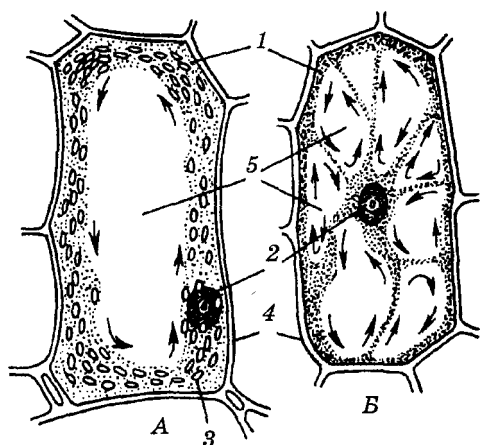


Рис. 7. Движение цитоплазмы:

А — вращательное (в листе южного растения элодеи); Б — струйчатое (в клетке волоска кожицы арбуза): 1 — цитоплазма, 2 — ядро с ядрышком, 3 — хлоропласты, 4 — клеточная стенка, 5 — вакуоль

сосредоточен в ядре. От цитоплазмы ядро также отделено мембранами.

Протопласт представляет собой, многофазную коллоидную систему, где отдельные его части могут находиться в разном физическом состоянии. Обычно это гидрозоль, где дисперсной средой является вода (90–95 % массы протопласта), а дисперсной фазой — перечисленные ниже вещества. Иногда, например в покоящихся семенах, протопласт находится в состоянии геля, но легко (в частности, при прорастании) переходит в состояние гидрозоля. Гель — гидрозоль взаимнообратимы. Основными классами соединений, составляющими протопласт, являются белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы. В живой растительной клетке содержимое протопласта находится в постоянном движении, особенностями которого различны (вращательное, струйчатое и др.). Можно видеть, как органоиды и другие

включения вовлекаются в это движение, называемое *током цитоплазмы*, или *циклозом*. Циклоз прекращается в мертвых клетках. Следует сказать, что основное назначение циклоза неизвестно, хотя считается, что он обеспечивает лучшую транспортировку веществ и способствует аэрации клетки (рис. 7).

Основные химические компоненты протопласта. Белки — биополимеры, образованные мономерами-аминокислотами, соединенными пептидными связями ($-\text{CO}-\text{NH}-$). Они составляют основную массу 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. Они постоянно обновляются, что лежит в основе обмена веществ.

Нуклеиновые кислоты — высокомолекулярные органические соединения, полинуклеотиды, открытые еще в 1869 г. швейцарским ученым Ф. Мишером. В природе существуют нуклеиновые кислоты двух типов, различающиеся по составу, строению и функциям, — ДНК и РНК. ДНК служит носителем генетической информации. РНК «считывает» и передает генетическую информацию с ДНК в цитоплазму на белоксинтезирующую систему полирибосом. По значению это вторая важнейшая группа биополимеров протопласта. Содержание нуклеиновых кислот невелико, обычно не более 1–2 % массы протопласта клетки, но роль, как явствует из сказанного, огромна.

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

Липиды — различные по структуре жироподобные вещества, входящие в состав всех живых клеток. Обычно липиды содержатся в количестве 2–3 %. Их функции очень разнообразны. Часть липидов представляет запасные энергетические вещества, другие, имея полярные молекулы, входят в состав клеточных биологических мембран, являясь структурными компонентами клетки.

Углеводы — первичные продукты (мономеры) фотосинтеза и исходные компоненты биосинтеза других веществ растительной клетки. В состав живой клетки углеводы входят либо в виде мономеров и олигомеров (*глюкоза, фруктоза, сахароза*), либо в виде полимерных соединений, так называемых полисахаридов. К последним относятся прежде всего *крахмал* — резервный энергетический полисахарид многих растительных клеток и *целлюлоза* — основной компонент клеточной оболочки. Они также входят в состав полимерных соединений — *кутина, слизи и камедей*.

Среди мономеров (*моносахаридов*) по характеру карбонильной группы различают *альдозы* (содержат *альдегидную группу*) и *кетозы* (содержат *кетонную группу*), а по числу углеродных атомов — *триозы, тетрозы, пентозы, гексозы* и т. д. В природе наиболее распространены *пентозы* и *гексозы*. Моносахариды отличаются высокой реакционной способностью и нередко образуют химические соединения с самыми различными компонентами протопласта, образуя сложные вещества, так называемые *гликозиды*.

Помимо перечисленных классов соединений, в клетке обычно имеет-

ся от 2 до 6 % неорганических веществ (в виде солей); **витамины**, контролирующие общий ход обмена веществ, и **фитогормоны** — 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 и веществ, поступающих извне. 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 веществ*. Они образуются непосредственно в протопласте и отчасти сохраняются в нем в растворенном виде либо в форме включений. В значительно больших количествах эргастические вещества концентрируются вне протопласта, образуя клеточную стенку. Другая часть накапливается в клеточном соке вакуоли в виде растворов или откладывается в цитоплазме в виде разного рода включений. Природа и основные функции эргастических веществ различны. Главнейшие из этих веществ: *простые белки*, некоторые *углеводы*, в частности *глюкоза, сахароза* и *крахмал* или близкий к нему *инулин*, а также *целлюлоза*, *запасные жиры* и *жироподобные вещества* — соединения первичного метаболизма; *продукты вторичного метаболизма* — *таннины, полифеноль-*

ные соединения, алкалоиды, изопренпроизводные и др. К эргастическим веществам относится также обычный во многих растениях оксалат кальция. Вещества вторичного метаболизма, как сказано выше, нередко химически связаны с моно- и олигосахарами, образуя 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 главной функции в известной мере условно.

Важнейшая группа эргастических веществ — запасные вещества. Это белки, перечисленные выше углеводы, исключая целлюлозу, и жиры. Их образование и формы накопления будут подробно рассмотрены в разделе «Включения». Целлюлоза и близкие к ней по химической природе *гемицеллюлозы* и *пектиновые вещества* — структурные компоненты клеточной стенки. Продукты вторичного метаболизма выполняют различные функции, но главнейшая из них связана с «организацией» защиты от поедания 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. Вторично используется в процессах активного метаболизма оксалат кальция крайне редко.

Большинство эргастических веществ физиологически активно. Многие из них накапливаются в значительных количествах и имеют исключительное значение в хозяйственной деятельности человека и в медицине. Общеизвестно многообразное использование целлюлозы, или клетчатки. В технике, пищевой промышленности и медицине широко используются крахмал, глюкоза и сахароза. Танины, или дубильные вещества, полифенольные соединения — основа для получения ряда лекарственных средств. Пектиновые вещества широко применяются в кондитерской промышленности, а также в медицине.

Некоторые из эргастических веществ крайне ядовиты. Чаще это алкалоиды, некоторые гликозиды, полипептиды (у бледной поганки).

Цитоплазма — часть протопласта, заключенная между плазмалеммой и ядром. В цитоплазме осуществляется большая часть процессов клеточного метаболизма, исключая синтез нуклеиновых кислот, происходящий в ядре. Основу цитоплазмы составляет ее *матрикс*, или *гиалоплазма*, — сложная бесцветная, оптически прозрачная коллоидная система, способная к обратимым переходам из гидрозоля в гель. Важнейшая роль гиалоплазмы заключается в объединении всех клеточных структур в единую систему и обеспечении взаимодействия между ними в процессах клеточного метаболизма.

Исследования животных клеток под электронным микроскопом позволяют думать, что основное вещество цитоплазмы представляет собой трехмерную решетку, построенную из тонких (диаметром 3–6 нм) тяжей, заполняющих клетку. Подобная структура получила название *микротрабекулярной* (буквально: микроперегородчатой) *решетки* (или

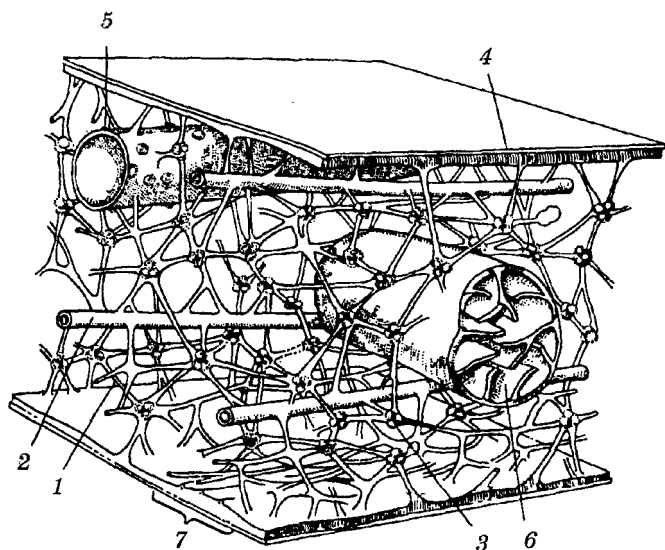


Рис. 8. Микротрабекулярная сеть гиалоплазмы:

1 — трабекулярные нити, 2 — микротрубочка, 3 — полисомы, 4 — клеточная мембрана, 5 — эндоплазматический ретикулум, 6 — митохондрия, 7 — микрофиламенты

цитоскелета, рис. 8). Другие компоненты цитоплазмы «повешены» к этой решетке. Микротрабекулярная решетка делит цитоплазму на две фазы: богатую белком (тяжи решетки) и богатую водой (пространство между тяжами). Есть свидетельство того, что и клетки растений имеют сходную микротрабекулярную решетку. Считается, что к микротрабекулярной решетке прикреплены органоиды; она осуществляет связь между отдельными частями клетки и направляет внутриклеточный транспорт.

В цитоплазме растительных клеток имеются небольшие тельца, или органоиды (органеллы), выполняющие специальные функции. Это пластиды, комплекс Гольджи, митохондрии и т. д. Вся цитоплазма пронизана так называемой *эндоплазматической сетью*, или *ретикулумом* (ЭР). В основе этой сети лежат биологические мембраны, которые также формируют оболочки большинства

органоидов. *Биологические мембраны* — тончайшие (4–10 нм) пленки, построенные в основном из *фосфолипидов* и *липопротеидов*.

Структура и модели биологических мембран многократно уточнялись. По современным понятиям — это представляет липидный бислой, «начиненный» молекулами белка и заключенный в ажурный каркас, состоящий из гликопротеидов с разветвленными углеродными и гликолипидов с неразветвленными цепями. С внутренней стороны мембраны связаны с динамическим «цитоскелетом». Более толстые из элементов скелета, полые внутри, называют микротрубочками, а более тонкие — микрофиламентами (рис. 9).

Встроенные молекулы мембранных белков в большинстве являются ферментами. Считается, что в клетке содержится около 10 тыс. разных типов ферментов, насчитывающих

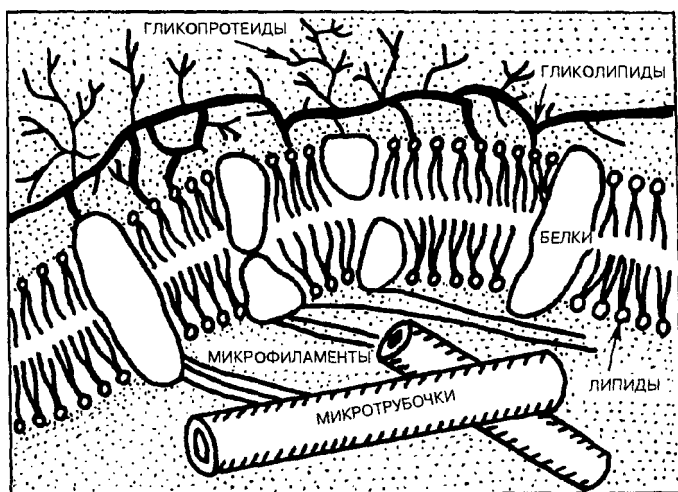


Рис. 9. Молекулярная организация биологической мембраны

до 50 млн молекул. 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 (цистернах), образованных эндоплазматической сетью.

Мембраны прежде всего отграничивают цитоплазму от клеточной стенки и вакуоли, а внутри цитоплазмы, как сказано, образуют *эндоплазматическую сеть* — систему мелких вакуолей и канальцев, соединенных друг с другом. Эта система трехмерна, а ее форма и протяженность зависят от типа клетки, ее метаболической активности и стадии дифференцировки. Например, в клетках, синтезирующих белки, цистерны эндоплазматической сети

имеют форму плоских мешочков с многочисленными рибосомами, связанными с ее внешней поверхностью. Такая сеть с закрепленными группами рибосом, или *полирибосомами*, получила название *шероховатой* (гранулярной). *Полисомы* (*полирибосомы*) и шероховатая эндоплазматическая сеть — основные места синтеза белка. Клетки же, секретирующие липиды, имеют большую систему трубчатых цистерн, лишенных рибосом (*агранулярная, гладкая эндоплазматическая сеть*).

По-видимому, эндоплазматическая сеть функционирует как коммуникационная система клетки и используется для транспортировки веществ. Эндоплазматические сети соседних клеток соединяются через цитоплазматические тяжи — *плазмодесмы*.

Эндоплазматическая сеть — основное место синтеза прочих клеточных мембран. Возможно, здесь образуются мембраны ядра, вакуолей, микротелец, а также цистерны диктиосом.

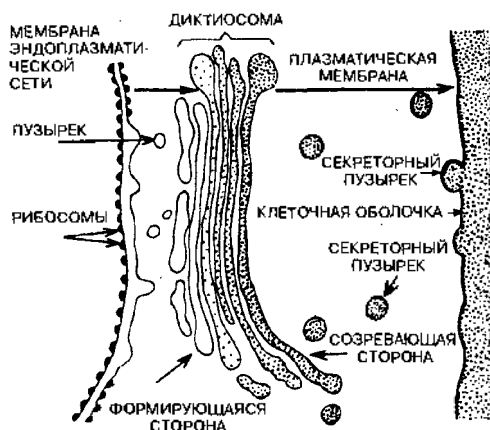


Рис. 10. Взаимодействие и функционирование эндоплазматической сети и аппарата Гольджи (жирной стрелкой показан направленный транспорт синтезируемых веществ)

Существует предположение, что эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи образуют функциональное целое, в котором диктиосомы играют роль промежуточных структур в процессе преобразования мембран (рис. 10).

Рибосомы. В цитоплазме, а также в ядре, митохондриях и пластидах всегда находятся мельчайшие гранулы, выявляемые на ультратонких срезах под электронным микроскопом. Это *рибосомы*, представляющие собой безмембранные частицы, образованные рибонуклеопротеидами (рибосомной РНК) и молекулами белка. Их величина у эукариотических клеток колеблется от 17 до 23 нм. Каждая клетка содержит десятки и сотни тысяч рибосом. Располагаются рибосомы поодиночке

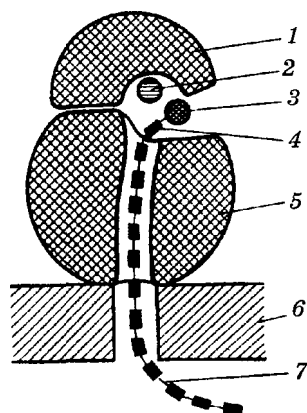


Рис. 11. Схема строения рибосомы, сидящей на мембране ЭР:

1 — малая субъединица, 2 — иРНК, 3 — аминокислота, 4 — аминокислота, 5 — большая субъединица, 6 — мембрана ЭР, 7 — синтезируемая полипептидная цепь

либо группами (полисомы), где отдельные рибосомы связаны между собой нитевидной молекулой информационной РНК, несущей информацию о первичной структуре белка. Рибосомы эукариотических организмов состоят из двух неравных по величине субъединиц, по-видимому, объединенных ионами Mg^{2+} . Рибосомы нередко прикреплены к мембранам эндоплазматической сети или свободно располагаются в гиалоплазме. Рибосомы (точнее, полисомы) — центры синтеза белка (рис. 11). Сами рибосомы, возможно, образуются в ядре.

Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи) назван в честь итальянского ученого К. Гольджи, впервые описавшего его. Комплекс состоит из отдельных диктиосом и пузырьков

¹ В цитоплазме эукариотических клеток присутствуют рибосомы 80 S, состоящие из субъединиц 40 S и 60 S. Клеткам прокариот, а также пластидам и митохондриям свойственны рибосомы 70 S с субъединицами 30 S и 50 S. S — единица Сведберга, характеризующая скорость оседания микрочастиц клетки при ультрацентрифугировании.

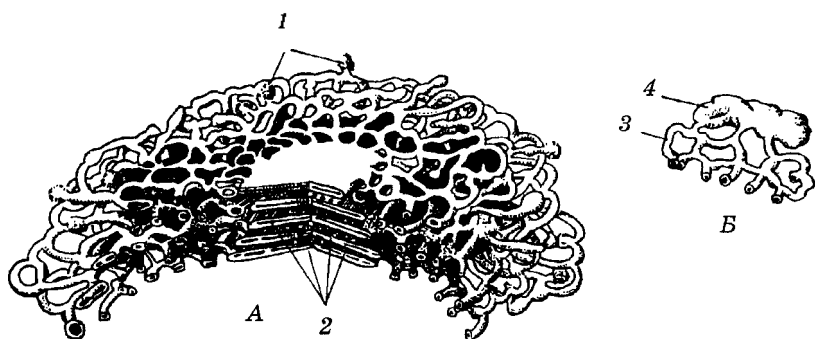


Рис. 12. Строение аппарата Гольджи (А) и образование отдельного пузырька в крупном масштабе (Б):

1 — пузырьки Гольджи, 2 — цистерны-диктиосомы, 3 — каналы аппарата Гольджи, 4 — развивающийся пузырек

Гольджи. Диктиосомы представляют собой стопку плоских, не соприкасающихся друг с другом дисковидных цистерн, ограниченных мембранами. 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 вакуоли (рис. 12). Считается, что в диктиосомах синтезируются полисахариды. Пузырьки Гольджи транспортируют образовавшиеся полисахариды, которые у растений нередко участвуют в формировании срединной пластинки и клеточной стенки. Кроме того, комплекс Гольджи, по-видимому, участвует в формировании вакуолей.

▮ **Лизосомы** — органоиды, главным образом, грибов и животных, в последние годы найденные и в клетках растений. Они представляют собой мелкие (0,2–18 мкм) цитоплазматические пузырьки, окруженные мембраной. Образуются в комплексе Гольджи или в эндоплазматической сети. Содержат на-

бор гидролитических ферментов. С их помощью осуществляется внутриклеточное пищеварение. Полагают, что функция лизосом — пополнение питательных веществ при временном их недостатке за счет использования резервов протопласта. Лизосомы могут также лизировать стареющие органоиды.

Сферосомы — мелкие тельца, размером от 0,2 до 1,3 мкм, первоначально окруженные биологической мембраной и содержащие специфические ферменты. Функция сферосом состоит в накоплении жира. Зрелая сферосома обычно представляет собой каплю жира, окруженную биологической мембраной или белковой оболочкой.

Мелкие сферические или эллипсоидальные органоиды размером от 0,2 до 1,5 мкм, окруженные одной мембраной, получили название микротелец. Наиболее известные из них — глиоксисомы и пероксисомы.

Глиоксисомы содержат ферменты, необходимые для превращения жиров в углеводы, что происходит во время прорастания семян. В них осуществляется цикл глиоксильной кислоты.

Пероксисомы обнаружены с помощью электронного микроскопа в большинстве типов клеток. Функции пероксисом зависят от типа клетки. Подобно пластидам и митохондриям, пероксисо-

мы до известной степени автономны. В ряде случаев они имеют непосредственное отношение к фотодыханию, играя важную роль в метаболизме гликолевой кислоты.

Парамуральные тельца — особые тельца, первоначально возникающие в виде впячиваний в вакуоль плазмалеммы. Такие впячивания позднее могут отделяться от плазмалеммы и внедряться в цитоплазму либо оставаться в вакуоли во взвешенном состоянии. Первоначально они были обнаружены в 1968 г. у грибов и получили название ломасом. Позднее для всех мембранных структур, связанных с плазмалеммой был предложен термин «парамуральные тельца». Возможно, эти образования принимают какое-то участие в построении клеточной стенки и, вероятно, во взаимодействиях между клеточной стенкой и цитоплазмой.

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 генной инженерии в качестве молекулярных переносчиков чужеродной ДНК. Наиболее изучены бактериальные плазмиды.

Митохондрии и пластиды. Оба типа этих органоидов двумембранны. Существует гипотеза о том, что в известной степени автономные и несущие определенное количество собственной ДНК митохондрии и пластиды представляют собой видоизмененные мелкие прокариотические организмы, которые нашли «убежище» в более крупных гетеротрофных клетках-хозяевах, которые и стали предшественниками эукариотических клеток (см. также стр. 26). Все или почти все ныне живущие эукариоты содержат в своих клетках митохондрии, а все автотрофные эукариоты также и пластиды. Нукле-

отидные последовательности РНК рибосом митохондрий и пластид резко отличаются от последовательностей РНК, кодируемых в клеточном ядре. Возможно, митохондрии и пластиды были приобретены в результате независимых случаев эндосимбиоза. И пластиды, и митохондрии способны синтезировать собственные белковые молекулы, так как обладают собственной ДНК.

Митохондрии — неотъемлемая часть почти всех живых эукариотических клеток. Форма, величина и их число постоянно меняются. Число митохондрий варьирует от нескольких до сотен тысяч. Особенно их много в секреторных тканях растений. Длина этих органоидов не превышает 10 мкм. По форме они чаще всего эллиптические или округлые, но могут напоминать палочки, мелкие зерна и т. д. Снаружи митохондрии окружены оболочкой, состоящей из двух мембран, которые не связаны с эндоплазматической сетью цитоплазмы. Внутренняя мембрана образует выросты в полость митохондрии в виде листовидных пластин (кристов) или трубочек. Кристы и трубочки бывают различных типов. Пространство между кристами и трубочками заполнено однородным прозрачным веществом — *матриksom митохондрий* (рис. 13). В матриксе встречаются рибосомы, подобные по величине рибосомам прокариотических клеток, и собственная митохондриальная ДНК, которая не связана с гистонами в отличие от ДНК ядра и заметна под электронным микроскопом в виде тонких кольцевых нитей.

Митохондрии способны к независимому от ядра синтезу своих белков на собственных рибосомах под контролем митохондриальной ДНК. Митохондрии образуются, по-видимому, только путем самостоятельно-

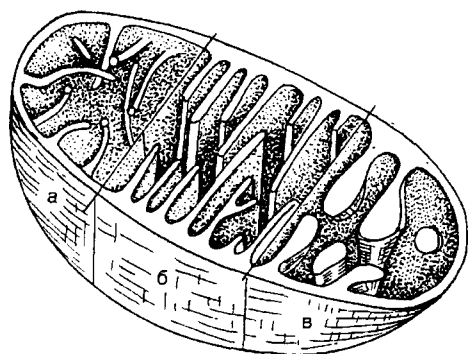


Рис. 13. Три различных типа внутренней структуры митохондрий (полуобъемное изображение):

а — тубулярный (трубчатый), *б* — с кристами, *в* — с мешочковидными карманами

го деления, хотя и под контролем ядра.

Основная функция митохондрий состоит в обеспечении энергетических потребностей клетки в процессе дыхания. Богатые энергией молекулы АТФ синтезируются из АДФ при реакции *окислительного фосфорилирования*. Энергия, запасаемая АТФ, получается в результате окисления в митохондриях различных энергетически богатых веществ, главным образом сахаров. Механизм окислительного фосфорилирования путем хемиосмотического сопряжения был открыт в 1961 г. английским биохимиком П. Митчеллом.

Пластиды. Пластиды характерны лишь для растений. Близкие к пластидам образования, иногда называемые хроматофорами, имеются у фототрофных протоктист (главным образом, водорослей). Ни грибы, ни животные, а также гетеротрофные протоктисты пластид не имеют.

Впервые эти образования были описаны итальянским ученым А. Компаретти в 1791 г., а примерно через

100 лет немецкий ботаник А. Шимпер ввел и сам термин «пластиды».

Предшественниками пластид являются так называемые *пропластиды*, мелкие обычно бесцветные образования, находящиеся в делящихся клетках корней и побегов. Если развитие пропластид в более дифференцированные структуры задерживается из-за отсутствия света, в них может появиться одно или несколько *проламеллярных телец* (скопления трубчатых мембран). Такие бесцветные пропластиды называются *этиопластами*. Этиопласты превращаются в хлоропласты на свету, а из мембран проламеллярных телец формируются тилакоиды. В зависимости от окраски, связанной с наличием или отсутствием тех или иных пигментов, различают три основных типа пластид: *хлоропласты* (зеленого цвета), *хромoplastы* (желтого, оранжевого или красного цвета) 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 у растений — достигают в длину 4–10 мкм и 2–4 мкм в ширину и хорошо различимы в световой микроскоп. Форма хлоропластов чаще всего линзовидная или эллипсоидальная. Лейкопласты и хромопласты могут иметь различную форму. В клетках встречаются, как правило, несколько десятков пластид, но у фотосинтезирующих протоктист, где хроматофоры нередко крупны и разнообразны по форме, число их иногда невелико (1–5).

Хлоропласты встречаются во всех зеленых органах растений, а также в зародышах части растений, лейкопласты весьма обычны в клет-

ках органов, скрытых от солнечного света, — корнях, корневищах, клубнях, а также в сидовидных элементах некоторых покрытосемянных. Хромопласты содержатся в клетках лепестков многих растений, зрелых окрашенных плодах (томаты, шиповник, рябина и др.), иногда — в корнеплодах (морковь).

Строение пластид может быть рассмотрено на примере хлоропластов (рис. 14). Они имеют оболочку, образованную двумя мембранами: наружной и внутренней. Наружная мембранная оболочка отграничивает все содержимое хлоропласта от гиалоплазмы клетки, внутренняя — содержимое хлоропласта, называемое стромой, или матриксом. Эта внутренняя мембрана вдается в полость хлоропласта выростами. 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. Эти тилакоиды образуют стопки (наподобие стопки монет), или *гранны*. Тилакоиды стромы (*фреты*) 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 и иной нуклеотидной последовательностью. Часто имеются одно или несколько небольших зерен первичного ассими-

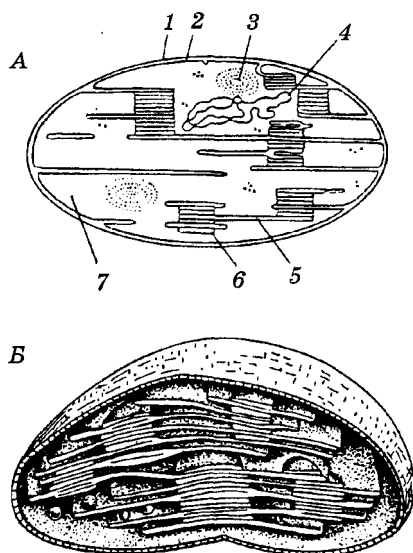


Рис. 14. Хлоропласты:

А — строение хлоропласта (схема): 1 — внешняя мембрана, 2 — внутренняя мембрана, 3 — крахмальное зерно, 4 — ДНК, 5 — тилакоиды стромы (фреты), 6 — тилакоиды внутренней мембраны (граны), 7 — матриксы (строма); Б — хлоропласт в разрезе, в объемном изображении

ляционного крахмала. Генетический аппарат хлоропластов автономен, они содержат свою собственную ДНК в виде кольцевых нитей.

Хроматофоры большинства фотосинтезирующих протоктисты (водорослей) не имеют гран, но содержат пиреноиды — округлые плотные участки стромы, пронизанные небольшим числом тилакоидов. Пиреноиды служат местом формирования крахмала или капелек жира, которые их окружают (рис. 15).

Основная функция хлоропластов — фотосинтез. Центральная роль в этом процессе принадлежит пигменту хлорофиллу, точнее, несколькими его модификациям. Световые реакции фотосинтеза осуществ-

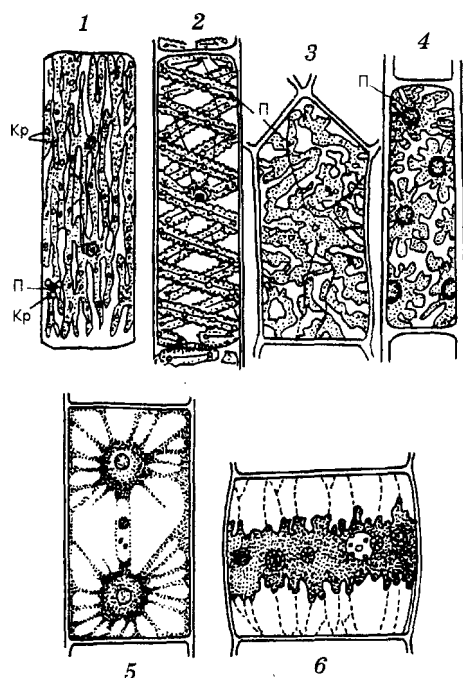


Рис. 15. Хроматофоры водорослей:

1 — сетевидный (зеленая водоросль эндогониум), 2 — спирально-лентовидный (спирогира), 3 — дольчатый (бурая водоросль эктокарпус), 4 — зубчатый (красная водоросль родохортон), 5 — звездчатый (зигнема), 6 — дольчатый (драпарнольдия); П — пигменты, Кр — крахмальные зерна

ляются преимущественно в гранах, темновые — в строме хлоропласта.

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

В лейкопластах пигменты отсутствуют, но здесь может осуществляться синтез и накопление запасных питательных веществ, в первую очередь крахмала, иногда белков, редко жиров. Очень часто на основе лейкопластов формируются зерна вторичного запасного крахмала.

Лейкопласты, где синтезируется и накапливается вторичный крахмал, называют амилопластами, белок — протеинопластами, липиды — элайопластами.

Лейкопласты на свету могут превращаться в хлоропласты.

Красноватая или оранжевая окраска хромопластов связана с присутствием в них каротиноидов (восстановленных каротина и ликопина и окисленных — ксантофилла). Считается, что хромопласты — конечный этап в развитии пластид, иначе говоря, это стареющие хлоропласты и лейкопласты. Наличие хромопластов отчасти определяет яркую окраску многих цветков, плодов и осенних листьев. Точные функции хромопластов неизвестны.

Пигменты пластид. Пигменты, локализуемые 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, но (хлорофиллы и каротиноиды) с белками связаны слабо, что и позволяет довольно легко извлекать сами пигменты тем или иным растворителем.

В основе строения хлорофиллов лежит так называемый Mg-порфириновый скелет. Кроме того, имеются различные заместители, например дитерпеновый спирт фитол, придающие молекуле хлорофилла способность встраиваться в липидный слой биологических мембран (рис. 16).

Существует несколько модификаций хлорофиллов (a, b, c, d), отличающихся системой сопряженных связей в молекуле и заместителями, а следовательно, и спектрами поглощения. Все растения, фотосинтезирующие протоктисты, и оксифото-

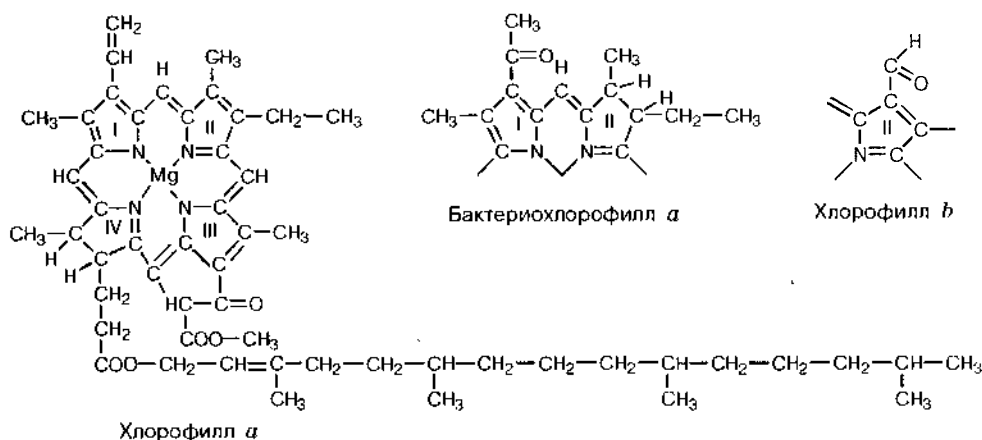


Рис. 16. Структурные формулы важнейших хлорофиллов

бактерии в качестве основного пигмента содержат сине-зеленый хлорофилл *a*, а в качестве дополнительных — зелено-желтый хлорофилл *b* (все растения, а среди протоктистов зеленые и эвгленовые водоросли). У бурых и диатомовых водорослей и динофлагеллят вместо хлорофилла *b* функционирует хлорофилл *c*, а у багряннок — хлорофилл *d*¹.

В хлоропластах хлорофилл и другие пигменты, погруженные в тилакоиды, собраны в функциональные единицы (по 250–400 молекул), называемые *фотосистемами*. Большая часть молекул хлорофилла (антенные пигменты) поглощает энергию света, что сопровождается их возбуждением, т. е. запасанием энергии внутри молекул, которая передается реакционным центрам фотосистемы. Меньшая часть молекул хлорофилла включена в состав этих реакционных центров и непосредственно участвует в фотохимических реакциях.

Хлорофиллы легко извлекаются из растений и могут использоваться

в качестве естественных зеленых красителей в пищевой промышленности и медицине.

Каротиноиды — желтые, оранжевые или красные пигменты, синтезируемые растениями (а также некоторыми бактериями и грибами), не растворимы в воде. Каротиноиды отчасти выполняют роль дополнительных фотосинтезирующих пигментов, но при этом могут осуществлять и другие функции, с фотосинтезом не связанные. К каротиноидам относятся широко распространенные каротины и ксантофиллы (окисленные каротины). По химической природе это изопреноидные углеводороды, содержащие 40 углеродных атомов (рис. 17). Особенно богаты каротиноидами зеленые листья некоторых растений (например, шпината), корнеплоды моркови, плоды шиповника, смородины, томата и др. У растений каротиноиды представлены главным образом физиологически наиболее активным β-каротином. Каротины

¹ Фотосинтезирующие бактерии (не цианобактерии) содержат особые пигменты — либо бактериохлорофилл (пурпурные бактерии), либо хлоробийум-хлорофилл (зеленые серные бактерии). Хлоробийум-хлорофилл содержит вместо остатка фитола остаток сесквитерпеноидного соединения фарнезила.

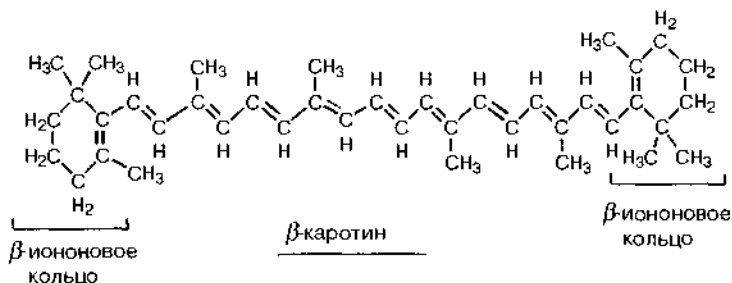


Рис. 17. Структурная формула β-каротина

наряду с ксантофиллами нередко обуславливают окраску тех или иных организмов. Например, окраска пурпурных бактерий объясняется наличием ксантофиллов типа родопсина и спириллотоксина; коричневая — бурых и диатомовых водорослей — фукоксантином.

Животные и человек не способны к синтезу каротиноидов, но, получая их с пищей, используют для синтеза витамина А. Каротиноиды легко извлекаются из растений жирными маслами и крепкими спиртами и используются в качестве лекарственных средств и красителей.

Фикобилины — пигменты, прочно связанные с белками, — образуют пигмент-белковые комплексы — фикобилипротеиды.

Фикобилипротеиды характерны для хлоропластов растений, хрома-

тофоров, багрянок и криптофитовых водорослей, а также цианобактерий. Они, как и каротиноиды, участвуют в фотосинтезе, доставляя поглощенную энергию света к молекулам хлорофилла. В основе фикобилипротеидов лежат хромофорные группы, близкие к желчным пигментам. Наиболее известны два типа фикобилипротеидов: синие фикоцианины и красные фикоэритрины (рис. 18).

Ядро. Ядро — обязательная и существеннейшая часть живой клетки всех эукариотических организмов. Это место хранения и воспроизведения наследственной информации, определяющей признаки данной клетки и в конечном итоге 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. В живых клетках ядро отсутствует в норме лишь в зрелых члениках ситовидных трубок флоэмы.

Чаще всего в клетках эукариот имеется лишь одно ядро, редко — два или несколько (протоктисты). Нормальное длительное существование в одной клетке двух неслив-

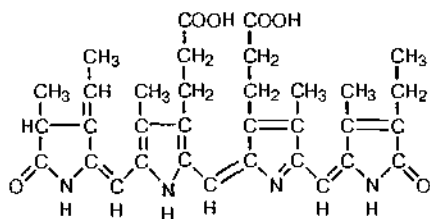


Рис. 18. Предполагаемая структура хромофорной группы фикобилипротеида фикоцианобилина

шихся 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, особенно меристематических, клетках оно занимает центральное положение, но позднее обычно смещается к оболочке, отесняемое растущей вакуолью.

Общий план строения ядра сходен у большинства эукариотических организмов. Снаружи оно окружено двойной мембраной — ядерной оболочкой, пронизанной порами, на краях которых наружная мембрана переходит во внутреннюю. Наружная мембрана ядерной оболочки в некоторых местах объединяется с эндоплазматической сетью. По-видимому, ядерная оболочка — специализированная часть этой сети.

Содержимое интерфазного неделящегося ядра составляет *кариоплазма* (или *ядерный сок*), близкая

по структуре к гиалоплазме. В кариоплазму погружены оформленные элементы: хроматин (плотное вещество ядра, хорошо окрашиваемое основными красителями) и ядрышки, а также рибосомы. В процессе клеточного деления хроматин все более уплотняется и в конце концов собирается в хромосомы.

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 заметно одно или несколько *ядрышек*. Подобно хроматину, ядрышки не имеют мембраны и свободно лежат в кариоплазме, состоя в основном из белка. Они содержат около 5 % РНК и имеют большую плотность, чем ядро. Основная функция ядрышек — синтез некоторых форм РНК (в основном рибосомной) и формирование предшественников рибосом (субъединиц).

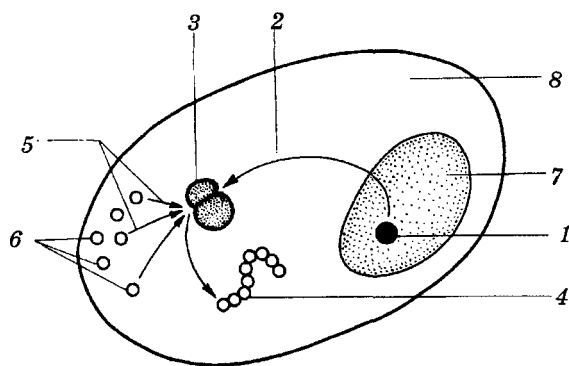


Рис. 19. Роль рибонуклеиновых (РНК) и дезоксирибонуклеиновых (ДНК) кислот в синтезе белка:

1 — ядерная ДНК, несущая информацию о строении белка, 2 — информационная РНК, переносящая информацию о структуре белка в цитоплазму, 3 — рибосома — органелла, где происходит связывание аминокислот и построение белковой молекулы (4) в соответствии с информацией, заключенной в информационной РНК, 5 — транспортная РНК, доставляющая отдельные аминокислоты (6) к рибосоме, 7 — ядро клетки, 8 — цитоплазма

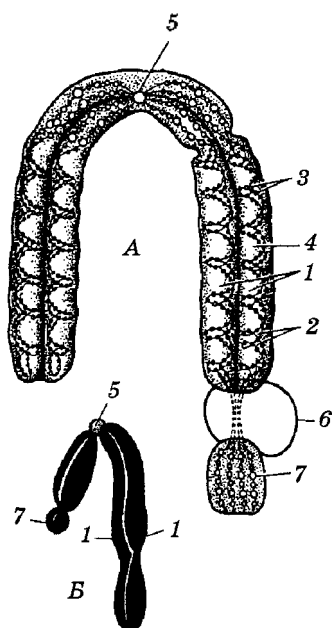


Рис. 20. Строение хромосом (схема):

А — внутренняя структура; Б — общий вид:
1 — две хроматиды, т. е. половины хромосом, на которые она расщепляется продольно во время деления, 2 — хромомеры внутри хроматид, 3 — хромомеры, 4 — белковый матрикс хромосомы, 5 — первичная перетяжка с центромерой, 6 — ядрышко, 7 — спутник хромосомы

Хромосомы — органоиды делящегося клеточного ядра, являющиеся носителями генов. Основу каждой хромосомы составляет одна непрерывная двуцепочечная молекула ДНК, связанная преимущественно с особыми белками (гистонами) в *нуклеопротеид*. Строение молекулы ДНК обеспечивает хранение наследственной информации. Управление синтезом белков осуществляется через посредство информационной РНК, образующейся в ядре под кон-

тролем ДНК и переходящей в цитоплазму (рис. 19). Хромосомы становятся видимыми во время клеточного деления и незаметны в покоящейся клетке. Они образованы двумя сложенными по длине одинаковыми нитями ДНК — *хроматидами* (рис. 20). Близ середины хромосомы имеют перетяжку, скрепляющую хроматиды, — *центромеру*. В клетках тела растений каждая пара хромосом представлена двумя гомологичными хромосомами, происходящими одна от материнского, а другая от отцовского организма (двойной, или *диплоидный*, набор хромосом). Половые клетки содержат по одной хромосоме из каждой пары гомологичных хромосом (половинный, или *гаплоидный*, набор). Число хромосом у разных организмов варьирует от двух до нескольких сотен. Все хромосомы в совокупности составляют хромосомный набор. Как правило, каждый вид имеет характерный и постоянный набор хромосом, закрепленный в процессе эволюции данного вида¹. Совокупность признаков хромосомного набора (число, размер, форма хромосом), характерная 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*, некротное изменение хромосомного набора (например, на 1, 2 или несколько хромосом) называют *анеуплоидией*. Исследование кариотипа играет существенную роль при изучении систематики организмов (кариосистематика).

¹ Пустынный однолетник гаплопappус изящный (*Haplopappus gracilis*) имеет только 4 хромосомы, капуста — 20, пшеница — 42, человек — 46, а один из видов папоротника-ужовника (*Ophioglossum*) — 1 250 (максимально известное число хромосом).

Растения-полиплоиды часто характеризуются более крупными размерами, повышенным содержанием ряда веществ, устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды и другими хозяйственно полезными свойствами. Они представляют большой интерес как исходный материал для селекции и создания высокопродуктивных сортов растений.

Цитокинез, митоз и мейоз. Живая эукариотическая клетка, способная к делению, проходит ряд этапов, составляющих клеточный цикл — период между двумя последовательными митотическими делениями. Большая часть цикла падает на интерфазу, меньшая — на процессы митоза и цитокинеза. В интерфазе осуществляется общий рост клетки и

редупликация органоидов, происходит синтез ДНК и наконец формируются структуры, необходимые для митотического деления.

Деление и образование новых эукариотических клеток (цитокинез) тесно связано с митотическим делением ядра. Это два частично перекрывающихся процесса. Новые ядра всегда возникают в результате деления уже существующих. Деление ядра сходно у подавляющего большинства организмов. 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 (рис. 21).

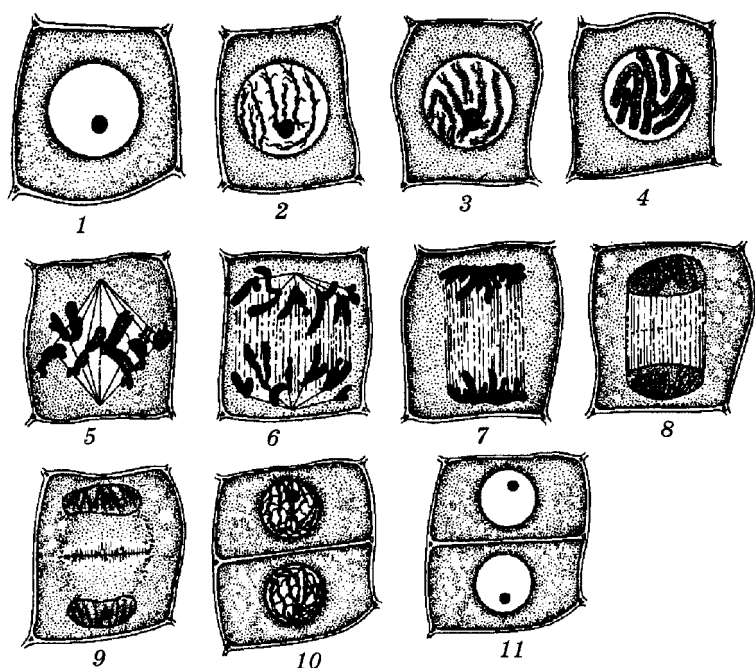


Рис. 21. Фазы митоза и цитокинез в клетке кончика корня лука (схема):

1 — интерфаза, 2, 3, 4 — профаза, 5 — метафаза, 6 — анафаза, 7, 8, 9 — телофаза, 10 — цитокинез, 11 — дочерние клетки

Различают *профазу, метафазу, анафазу и телофазу*. 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 (или метафазной) пластинке*, на месте бывшего ядра. Хроматиды начинают отделяться друг от друга, оставаясь связанными лишь в области центромер. Микротрубочки в это время образуют ряд нитей, располагающихся между полюсами ядра подобно веретену (*митотическое веретено*). В *анафазе* происходит деление центромер, каждая хромосома разделяется на две самостоятельные хроматиды, которые становятся дочерними хромосомами и с помощью нитей веретена перемещаются 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 самой клетки, или *цитокинез*. В процессе цитокинеза между двумя дочерними клетками образуется срединная пластинка, состоящая из пектиновых веществ. Первоначально *срединная пластинка*, или *фрагмопласт*, имеет форму диска, растущего по направлению к стенкам мате-

ринской клетки за счет полисахаридов, доставляемых пузырьками Гольджи. Позднее со стороны каждой из дочерних клеток на срединную пластинку наслаиваются клеточные оболочки, формирующие клеточную стенку. Дочерние клетки вдвое меньше материнской, но затем растут, достигают определенного размера и могут вновь делиться, проходя в инициалах меристематических тканей неограниченный ряд клеточных циклов, или начинают специализироваться и теряют способность к цитокинезу. Митоз у многоклеточных организмов определяет рост тела растения, поэтому его нередко называют *соматическим делением*.

Мейоз — 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 растений — спорогенеза, т. е. процесса образования спор. Мейоз состоит из двух последовательных делений ядра, что сопровождается редукцией (уменьшением) числа хромосом, и клетка из диплоидного состояния ($2n$) переходит в гаплоидное (n). Отличительной особенностью первого деления мейоза является сложная и сильно растянутая во времени профаза (профаза I). Далее деление ядра протекает как и при митозе, однако на стадии анафазы I каждое из формирующихся диплоидных ($2n$) ядер разделяется еще раз, приводя к образованию гаплоидных ядер (n). При втором делении мейоза наблюдаются стадии, аналогичные стадиям митоза, — профазы II, метафазы II, анафазы II и телофазы II. При мейозе из 1 диплоидной клетки образуется 4 клетки с гаплоидным (половинным)



Рис. 22. Фазы мейотического деления ядра растительной клетки:
1–4 — профазы I, 5 — метафаза I, 6 — анафаза I, 7 — метафаза II, 8 — анафаза II, 9 — поздняя телофаза II и образование 4 гаплоидных клеток

набором хромосом. Последовательные стадии мейоза показаны на рис. 22.

Вакуоль

Вакуоли — полости в протопласте эукариотических клеток. У растений вакуоли — производные эндоплазматической сети, ограниченные мембраной — *тонопластом* и заполненные водянистым содержимым — *клеточным соком*. По-видимому, существенную роль в образовании вакуолей имеет деятельность аппарата Гольджи.

В молодых делящихся растительных клетках вакуоли представляют систему канальцев и пузырьков (*провакуоли*), 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 пристенного слоя. В основном увеличение размеров клетки происходит за счет роста вакуоли. В результате этого возникает тургорное давление

и поддерживается упругость клеток и тканей.

Содержимое вакуоли — *клеточный сок* — представляет собой слабощелочной (рН 3–5) водный раствор различных органических и неорганических веществ¹. 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 вакуоли в значительных количествах либо полностью исчезать. Наиболее обычны различные углеводы, играющие роль запасных энергетических веществ, а также органические кислоты. Вакуоли семян нередко содержат и белки-протеины. Растительные вакуоли часто служат местом концентрации разнообразных вторичных метаболитов — полифенольных соединений: *флавоноидов*,

¹ В незрелых плодах многих растений или в зрелых плодах лимона клеточный сок имеет сильнокислую реакцию.

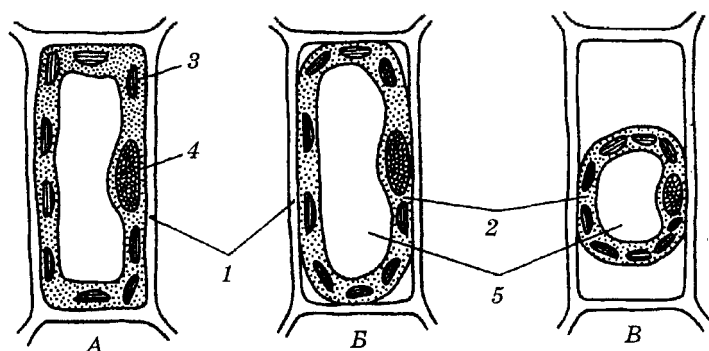


Рис. 23. Плазмолиз (схема):

А — клетка в состоянии тургора (в изотоническом растворе); Б — начало плазмолиза; В — полный плазмолиз (Б и В — клетка помещена в гипертонический раствор KNO_3); 1 — клеточная оболочка, 2 — цитоплазма, 3 — хлоропласт, 4 — ядро, 5 — центральная вакуоль

антоцианов, танидов 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. В этом плане очень важна роль тонопласта, участвующего в активном транспорте и накоплении в вакуолях некоторых ионов.

Другая важнейшая роль вакуолей состоит в поддержании тургорного гидростатического давления внутриклеточной жидкости в клетке. Наконец, третья их функция — накопление запасных веществ и «захоронение» отходов, т. е. конечных продуктов метаболизма клетки. Иногда вакуоли разрушают токсичные или ненужные клетке вещества. Обычно это выполняется специальными небольшими вакуолями, содержащими соответствующие ферменты. Такие вакуоли получили название лизосомных.

Тургорное давление в растительных клетках способствует поддержанию формы неодревесневших частей

растений. Оно служит также одним из факторов роста, обеспечивая рост клеток растяжением. Потеря тургора вызывает увядание 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 большей концентрации. Поступающая в клеточный сок вода оказывает давление на цитоплазму, а через нее — на стенку клетки, вызывая упругое ее состояние, т. е. обеспечивая тургор. Недостаток воды в растении и тем самым в отдельной клетке ведет к плазмолизу, т. е. к сокращению объема вакуоли и отделению протопласта от оболочки. 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 (рис. 23).

Включения. Включения — компоненты клетки, представляющие собой отложения веществ, временно выведенных из обмена, или конеч-

ные его продукты. Большинство включений видимы в световой микроскоп и располагаются либо в гиалоплазме и органоидах, либо в вакуоли. 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 злаков, клубней картофеля, ряда тропических растений — важнейший источник углеводов в рационе человека. *Первичный ассимиляционный крахмал* образуется только в хлоропластах. Ночью, когда фотосинтез прекращается, ассимиляционный крахмал ферментативно гидролизуются до сахаров и транспортируется в другие части растения.

В запасующих тканях различных органов, особенно в клубнях, луковицах, корневищах и др., в особом типе

лейкопластов — *амилопластах* 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 крахмала, то возникает *простое зерно*, если два и более — то образуется *сложное зерно*, состоящее как бы из нескольких простых. *Полусложное зерно* формируется в тех случаях, когда крахмал вначале откладывается вокруг нескольких точек, а затем после соприкосновения простых зерен вокруг них возникают общие слои. Расположение слоев может быть концентрическим (например, у пшеницы) или эксцентрическим (у картофеля), что также определяет особенности строения крахмальных зерен (рис. 24).

Липидные (жировые) капли обычно располагаются в гиалоплазме и

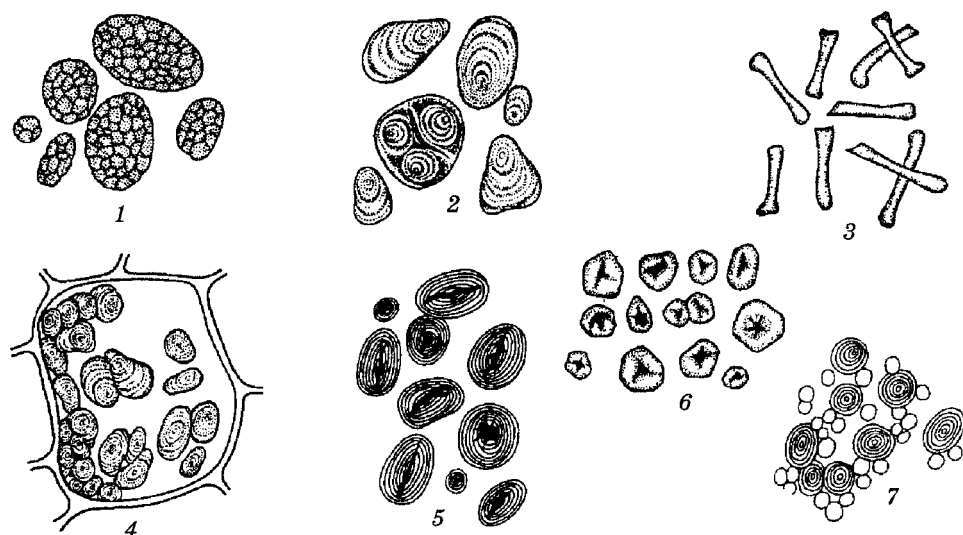


Рис. 24. Крахмальные зерна:

1 — овса (сложные), 2 — картофеля (простые и полусложные), 3 — молочая (простые), 4 — в клетках черешка герани, 5 — фасоли (простые), 6 — кукурузы (простые), 7 — пшеницы (простые мелкие и крупные)

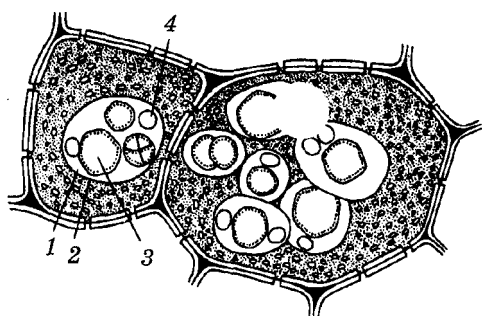


Рис. 25. Алейроновые зерна в семенах клещевины:

1 — алейроновое зерно, 2 — оболочка алейронового зерна, 3 — кристаллоид, 4 — глобид

встречаются практически во всех растительных клетках. Это основной тип запасных питательных веществ многих растений, а также части водорослей. В семенах некоторых из покрытосемянных (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.

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

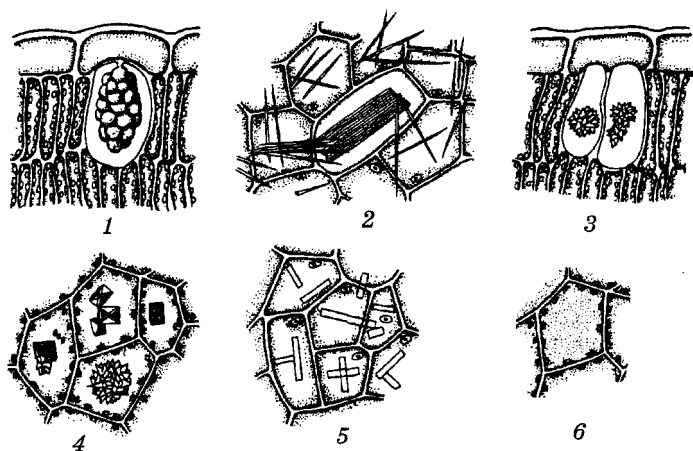


Рис. 26. Кристаллы и скопления минеральных солей в клетках:

1 — цистолит в клетке эпидермы листа инжира, 2 — рафиды в клетках листа традесканции, 3 — друзы в клетках палисадной ткани листа инжира, 4 — друзы и одиночные кристаллы в клетках черешка бегонии, 5 — одиночные кристаллы в клетках эпидермы чешуи лука, 6 — скопление мелких кристаллов («кристаллический песок») в клетках мезофилла листа красавки (белладонны)

называют простыми. Иногда же в алейроновых зернах среди аморфного белка заметны одна или несколько кристаллоподобных структур (*кристаллоидов*), способных в отличие от настоящих кристаллов набухать в воде. Помимо кристаллоидов, в алейроновых зернах встречаются блестящие бесцветные тельца округлой формы — *глобоиды*. Алейроновые зерна, содержащие кристаллоиды и глобоиды, называют сложными (рис. 25). У каждого вида растений они, подобно зернам крахмала, имеют определенную структуру.

Растения в отличие от животных не имеют специальных выделительных органов и нередко накапливают конечные продукты жизнедеятельности протопласта в виде солей *оксалата* или *карбоната* кальция. Кристаллические включения такого типа в значительных количествах накапливаются в тканях и органах, которые растения периодически сбрасывают (листья, кора). Они откладываются исключительно в вакуолях. Форма этих включений достаточно разнообразна: одиночные многогранники, *стилоиды* (палочковидные кристаллы), пучки игольчатых кристаллов — *рафиды*, скопления множества мелких кристаллов — «кристаллический песок», сростки кристаллов — *друзы* (рис. 26). Форма кристаллов нередко специфична для определенных таксонов и иногда используется для их микродиагностики.

К кристаллическим включениям близки *цистолиты*. Они чаще всего состоят из карбоната кальция или *кремнезема* и представляют собой гроздевидные образования, возникающие на выступах клеточной стенки, вдающейся внутрь клетки. Цистолиты характерны для растений семейств крапивных, тутовых и др. Возможно, кристаллы и цистолиты

выполняют также и защитную функцию, уменьшая шансы поедания этих растений животными.

Жгутики и ундулиподии. Жгутики и ундулиподии — внешне похожие на волоски структуры, отходящие от клеток. Иногда короткие образования такого рода (у прокариот) называют *ресничками*, *фимбриями* и т. д.

Жгутики — локомоторные (двигательные) приспособления прокариот. Они резко отличаются по строению от ундулиподиев — жгутиковидных образований, встречающихся у определенной части эукариотических клеток. Ундулиподии имеются у многих водорослей и части грибоподобных протоктист, особенно на одноклеточных стадиях их жизненного цикла. У растений (исключая все покрытосемянные и часть голосемянных) ундулиподиями снабжены только мужские половые клетки. Ундулиподии почти всех эукариотических организмов имеют единый план строения. Снаружи ундулиподии покрыты мембраной, которая представляет единое целое с плазматической мембраной клетки. На поперечном срезе всегда заметно периферийное кольцо из 9 пар микротрубочек и две дополнительные микротрубочки, располагающиеся в центре (организация 9 + 2).

Ундулиподии отходят от цилиндрических структур, называемых *кинетосомами* (у жгутиков их базальная расширенная часть называется *базальным тельцем*). У кинетосом на поперечном срезе заметно лишь периферическое кольцо микротрубочек, собранных по три. Кинетосомы в известной степени автономны, и их происхождение дискуссионно.

Движение ундулиподиев может также осуществляться автономно, они способны двигаться и после отделения от клеток.

Клеточная стенка

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

Клеточная стенка растений противостоит высокому осмотическому давлению большой центральной вакуоли и препятствует разрыву клетки. Кроме того, совокупность прочных клеточных стенок выполняет роль своеобразного внешнего скелета, поддерживающего форму растения и придающего ему механическую прочность. Клеточная стенка, 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 стенка, как правило, прозрачна и хорошо пропускает солнечный свет. Через нее легко проникает вода и низкомолекулярные вещества, но для высокомолекулярных веществ она полностью или частично непроницаема. У многоклеточных организмов стенки соседних клеток скреплены между собой пектиновыми веществами, образующими *срединную пластинку*.

При специальной обработке растительных тканей некоторыми веществами (крепкие щелочи, азотная кислота) стенки 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 стенки соседних клеток в углах могут округляться и между ними образуются межклетники.

Стенка клетки представляет собой продукт жизнедеятельности ее протопласта. Поэтому стенка может расти, только находясь в контакте с ним. Однако при отмирании протопласта стенка сохраняется, и мертвая клетка может продолжать выполнять функции проведения воды или играть роль механической опоры.

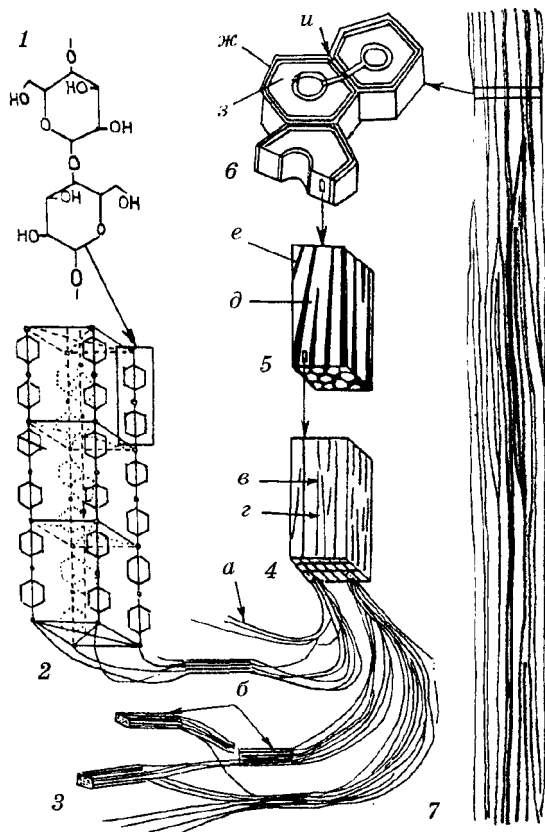
Основу клеточной стенки составляют высокополимерные углеводы, молекулы *целлюлозы* (клетчатки), собранные в сложные пучки — *фибриллы*, образующие каркас, погруженный в основу — *матрикс*, состоящий из гемицеллюлоз, пектинов и гликопротеидов (рис. 27). Молекулы целлюлозы состоят из большого числа линейно расположенных мономеров — остатков глюкозы. Целлюлоза очень стойка, не растворяется в разбавленных кислотах и даже в концентрированных щелочах. Из 30 млрд т углерода, которые высшие растения ежегодно превращают в органические соединения, около $\frac{1}{3}$ приходится на целлюлозу. Эластичный целлюлозный скелет придает клеточной стенке механическую прочность. Первоначально число *микрофибрилл*, образованных молекулами целлюлозы, в клеточной стенке относительно невелико, но с возрастом оно увеличивается, и клетка теряет способность к растяжению.

Гемицеллюлозы отличаются от целлюлозы составом мономеров и разветвленным их расположением в молекулах. Являясь одним из компо-

¹ Нередко в качестве синонима термина «клеточная стенка» в учебной и научной литературе используется термин «клеточная оболочка», что не совсем точно.

Рис. 27. Структура клеточной стенки на различных уровнях организации:

1 — фрагмент молекулы целлюлозы (два глюкозных остатка, связанных атомом кислорода), 2 — участок мицеллы с трехмерной пространственной ориентацией молекул целлюлозы, 3 — микрофибриллы, состоящие из цепочек молекул целлюлозы (*a*), упорядоченно расположенных в мицеллах (*b*), 4 — участок макрофибриллы с микрофибриллами (*a*) и нецеллюлозными веществами (*z*) между ними, 5 — фрагмент среднего слоя вторичной оболочки, в котором видны макрофибриллы (*d* — белые полосы), заполненные нецеллюлозными веществами, 6 — поперечный срез клеток механической ткани (склеренхимных волокон): видны слой первичной (*ж*) и слой вторичной (*з*) оболочки. Клетки соединены срединной пластинкой (*и*), 7 — тяж склеренхимных волокон



нентов пластичного матрикса, гемицеллюлозы придают клеточной стенке дополнительную прочность, но почти не препятствуют ее росту. Гемицеллюлозы могут быть и запасными веществами, так как легко гидролизуются. Кроме гемицеллюлоз, в матрикс, а также в срединную пластинку входят *пектиновые вещества*, или *пектины*, — полисахариды, образованные мономерами — уроновыми кислотами. Эти вещества скрепляют, склеивают стенки соседних клеток. Молекулы гемицеллюлоз, пектина и гликопротеидов соединяют целлюлозные микрофибриллы.

Помимо полисахаридов, в матриксе стенок многих клеток часто обнаруживаются неуглеводные компо-

ненты. Наиболее обычен из них *лигнин* — полимерное вещество полифенольной природы. Содержание его в стенках некоторых видов клеток может достигать 30 %. Лигнин откладывается при завершении роста стенки. Процесс отложения лигнина получил название *одревеснения*, или *лигнификации*. Стенка, пропитанная лигнином, очень прочна и тверда. Лигнифицируются чаще всего стенки клеток, подвергающихся механическим нагрузкам. Такие клетки обычно отмирают.

Стенки некоторых типов клеток могут включать слои липидов: *воска*, *кутина* и *суберина*. Кутин и воск обычно покрывают наружные стенки клеток эпидермы. Слой кутина со-

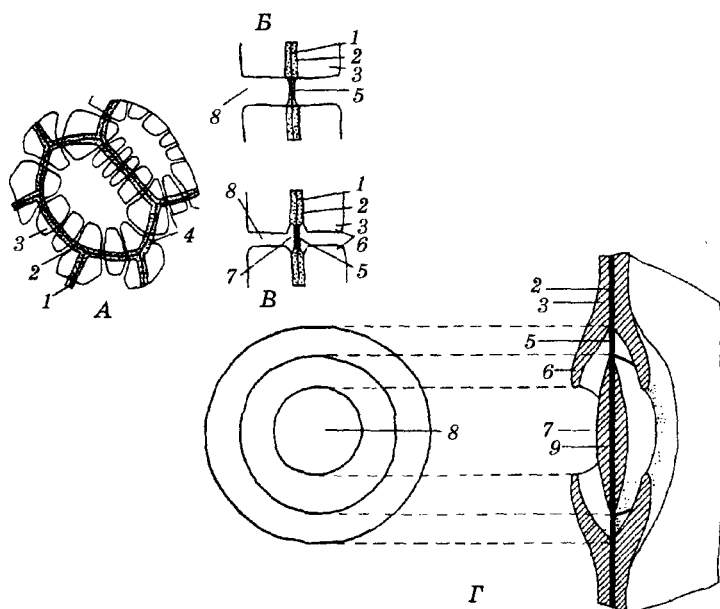


Рис. 28. Строение пор стенки растительной клетки:

А — клетки со вторичными оболочками и многочисленными простыми порами; *Б* — строение простой поры (поперечный срез); *В* — строение окаймленной поры (поперечный срез); *Г* — полувъёмное изображение (поперечный срез) и схематичная проекция на плоскость окаймленной поры:

1 — срединная пластинка, 2 — первичная оболочка, 3 — вторичная оболочка, 4 — поры, 5 — поровая мембрана, 6 — окаймление, 7 — поровая камера, 8 — апертура поры, 9 — толрус (утолщение поровой мембраны)

здает на поверхности растения водо- и воздухонепроницаемый слой кутикулы. Суберин пропитывает стенки. Он непроницаем для воды и газов, поэтому такая суберинизированная, или опробковевшая, клетка обычно отмирает.

Синтез целлюлозы изучен слабо. Считается, что целлюлозные микрофибриллы синтезируются на поверхности клетки с помощью ферментного комплекса, связанного с плазматической мембраной, а ориентация микрофибрилл контролируется микротрубочками, расположенными у внутренней поверхности плазматической мембраны. Пектины, гемицеллюлозы и гликопротеиды, вероят-

но, образуются в комплексе Гольджи и переносятся к стенке в пузырьках, отделяющихся от диктиосом.

Рост клеточной стенки. Клеточная стенка слоиста и состоит из одной или нескольких оболочек. При делении меристематических клеток первоначально формируется срединная пластинка, образованная главным образом аморфными пектиновыми веществами. Протопласт каждой дочерней клетки откладывает со своей стороны на срединную пластинку собственную первичную оболочку, состоящую главным образом из пектиновых веществ и гемицеллюлоз. При этом клетка растет, растягиваясь в основном под влия-

нием тургорного давления, а новые порции гемицеллюлоз «внедряются» в растягивающуюся оболочку. Оболочки делящихся и растущих клеток называют *первичными*. Они богаты водой, и содержание целлюлозы в них относительно невелико (не более 30 %). Тонкие участки первичной оболочки называются *первичными поровыми полями*.

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 за счет наложения, а объем полости клетки сокращается. Такой процесс носит название *вторичного утолщения клеточной стенки*, а сама оболочка называется *вторичной*. Вторичная оболочка выполняет главным образом механическую функцию. Наиболее обычна она в клетках опорных тканей. Химический состав вторичной оболочки иной, чем у первичной. В ней 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 спиралей. Это позволяет клеткам сохранить способность к растяжению в длину. Стенки клеток, имеющие вторичные утолщения, часто одревесневают вследствие отложения в их матриксе лигнина.

В стенках соседних клеток, как правило, одна против другой, образуются *поры*. Они чаще всего закладываются там, где есть первичные поровые поля. Порами называют отверстия во вторичной оболочке, где клетки разделяют лишь первичная

оболочка и срединная пластинка (рис. 28). Участки первичной оболочки и срединную пластинку, разделяющие соседствующие поры смежных клеток, называют *поровой мембраной*, или *замыкающей пленкой поры*. Замыкающую пленку поры пронизывают *плазмодесменные каналцы*, но сквозного отверстия в порах обычно не образуется.

Содержимое соседних клеток связано друг с другом через специальные цитоплазматические тяжи — *плазмодесмы*. Плазмодесмы располагаются в плазмодесменных каналцах поровой мембраны. Посредством плазмодесм осуществляется передача раздражений и активное передвижение некоторых веществ от клетки к клетке.

Каждая пора имеет *поровую камеру*. В тех случаях, когда откладывается мощная вторичная оболочка, камеры превращаются в узкие *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 комбинация двух простых пор — *простой парой пор*. В водопроводящих элементах — сосудах и трахеидах — вторичная оболочка нередко нависает над камерой в виде свода, зрительно образуя *окаймление*. Такие поры получили название *окаймленных*, или *окаймленной пары пор*. 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.

II. АНАТОМИЯ, МОРФОЛОГИЯ И ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Глава 2

ТКАНИ

Клетки вегетативных тел большинства водорослей (протоктисты) сравнительно мало различаются между собой по строению и функциям. Это объясняется однородностью среды их обитания. Однако у большинства наземных растений клетки тела неодинаковы по своим функциям, строению и отчасти 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 растений. Нет их только у части моховидных (большинство печеночников).

В отличие от животных растения растут и образуют новые клетки, ткани, органы на протяжении всей жизни, т. е. относятся к организмам с открытым ростом.

Индивидуальное развитие растений начинается со стадии зародыша. Большинство клеток зародыша обладает так называемой *меристематической активностью*, т. е. способностью к делению. Часть из них сохраняет эту способность в течение всей жизни. Они получили название *инициальных клеток*, или *инициалей*. Другая часть клеток, постоянно возникающих в процессе деления инициалей, получила название *производных*. Эти клетки обычно делятся один или два раза и начинают дифференцироваться в специализированные, обычно лишенные способности к делению типы клеток. Сам процесс *дифференцировки* — это превращение инициалей и их производных в специализированные клетки, выполняющие строго определенные функции. Дифференцировка касается прежде всего качественных особенностей клеток, но происходит на фоне различных количественных процессов, в частности роста. В результате меристемы дают начало так

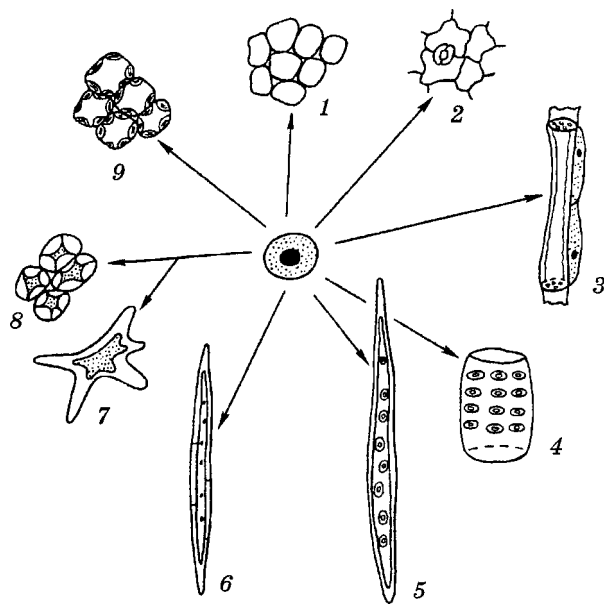


Рис. 29. Модель дифференцировки клеток. Из однородных меристематических клеток (в центре) могут образовываться различные клетки постоянных тканей: 1 — паренхимные, 2 — эпидермальные, 3 — ситовидные трубки и клетки-спутницы, 4 — членики сосудов, 5 — трахеиды, 6 — склеренхимные волокна, 7, 8 — склериды, 9 — колленхима

называемым *постоянным тканям*, клетки которых лишены способности к делению.

В процессе дифференцировки возникают очень серьезные различия между первоначально сходными клетками (рис. 29). При этом изменяется не только строение, но и их функциональные свойства. Обычно дифференцировка необратима. Лишь в некоторых случаях, когда специализация зашла не слишком далеко, клетки постоянных тканей могут вновь приобретать меристематическую активность, т. е. становятся вновь меристемами. На ход дифференцировки оказывают влияние вещества, выполняющие роль гормонов (фитогормоны).

Существуют различные классификации тканей. Все они достаточно

условны и используются по преимуществу для удобства обзора и с целью облегчения обучения.

Чаще растительные ткани делят на несколько групп в зависимости от основной функции: 1) меристемы, или образовательные ткани; 2) покровные; 3) основные; 4) механические; 5) проводящие; 6) секреторные, или выделительные.

Ткани, состоящие из одного типа клеток, получили название простых, а состоящие из разных типов — сложных, или комплексных.

МЕРИСТЕМЫ, ИЛИ ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Меристемы (от греч. meristos — делимый), или образовательные тка-

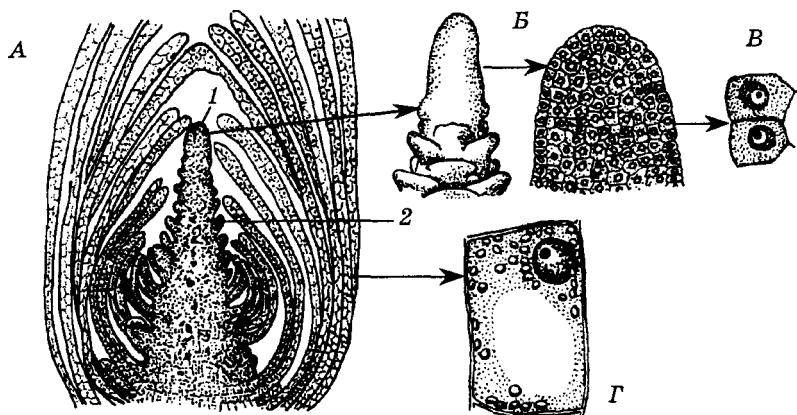


Рис. 30. Верхушечная меристема побега элодеи:

А — продольный разрез; *Б* — внешний вид и продольный разрез конуса нарастания; *В* — клетки первичной меристемы; *Г* — паренхимная клетка листа, закончившая дифференцировку; *1* — конус нарастания, *2* — зачаток листа

ни, обладают способностью к активному делению и образованию новых клеток, занимая ничтожный объем в теле растения (примерно 0,1 % общей массы). Меристемы формируют все прочие ткани и определяют длительный (в течение всей жизни) рост растения. Архитектура размещения тканей всего растения устанавливается на ранних этапах меристематической деятельности. У животных меристемы отсутствуют, чем объясняется ограниченный период их роста. Инициальные клетки меристем задерживаются на эмбриональной стадии развития в течение всей жизни растения, а их производные постепенно дифференцируются и превращаются в клетки различных постоянных тканей. Тело наземных растений производное относительно немногих инициальных клеток.

Существуют два основных типа меристем — *апикальные*, или *верхушечные*, и *латеральные*, или *боковые*. Апикальные меристемы распо-

лагаются на вершинах побегов и корней (рис. 30), обеспечивая нарастание их в длину. Такой рост получил название *первичного*, а сами меристемы — *первичных*. При этом часть растения, образованная первичными тканями, возникшими из первичных меристем, — это его *первичное тело*.

К *первичным меристемам*, помимо апикальных, относят и их непосредственные производные, несколько отстоящие от вершук органов. У этих производных способность к делению в определенной степени сохранена. Речь идет прежде всего о *протодерме*, *прокамбии* и *основной меристеме*. В первичном теле растения они дают еще в ходе эмбриогенеза три первичные системы тканей — покровную (из протодермы), проводящую (из прокамбии) и систему основных тканей (из основной меристемы).

Латеральные меристемы располагаются параллельно боковым поверхностям осевых органов, неред-

ко образуя цилиндры, на поперечных срезах имеющие вид колец. Главнейшие латеральные меристемы — камбий и феллоген. Эти меристемы обеспечивают нарастание стеблей и стволов в толщину, образуя вторичные ткани и формируя вторичное тело растения. Камбий дает начало вторичным проводящим тканям — вторичным ксилеме и флоэме (рис. 31), а феллоген — перидерме. Помимо апикальных и латеральных меристем, нередко встречаются меристемы еще двух типов.

Интеркалярные, или вставочные, меристемы чаще всего первичны и сохраняются в виде отдельных участков в зонах активного роста, например у оснований междоузлий и в основаниях листьев злаков (рис. 32).

Существуют также *раневые меристемы*. Они образуются в местах повреждения тканей и органов и дают начало *каллусу* — особой ткани, состоящей из однородных паренхимных клеток, прикрывающих место поражения. Каллусообразовательная способность растений используется в практике садоводства при размножении их черенками и прививками. Чем интенсивнее каллусообразование, тем больше гарантия срастания подвоя с привоем и укоренения черенков.

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

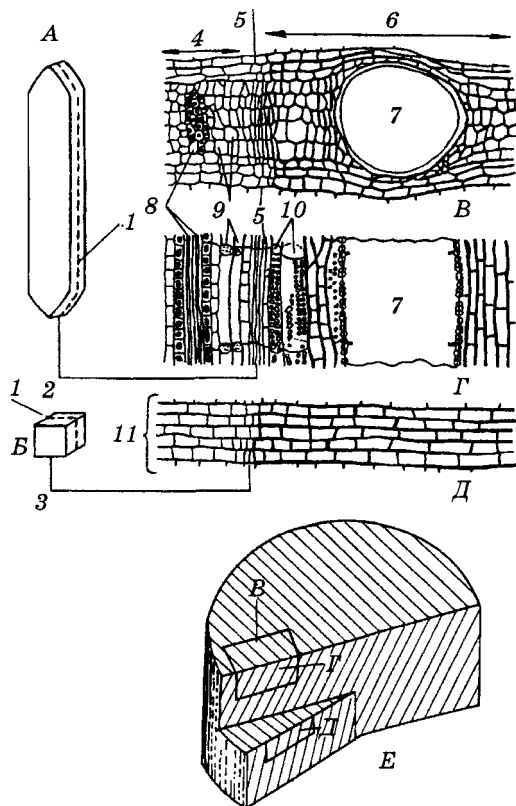


Рис. 31. Камбий и производные ткани

Схема вычлененных клеток камбия, дающих начало: А — проводящим элементам флоэмы и ксилемы; Б — паренхимным элементам сердцевинных лучей. В — поперечный срез участка побега с камбием и вторичными тканями; Г — продольно-радиальный срез через сердцевинный луч; Д — сердцевинный луч на продольном срезе; Е — расположение участков срезанной ткани, т. е. срезов В, Г и Д, на побеге: 1 — плоскость деления клеток камбия, 2 — клетки камбия, дающие начало элементам ксилемы и флоэмы, 3 — клетки камбия, дающие начало проводящим элементам паренхимных лучей, 4 — флоэма, 5 — камбий, 6 — ксилема, 7 — крупный сосуд, 8 — группа волокон, 9 — ситовидные трубки, 10 — небольшие сосуды, 11 — сердцевинный луч, составленный паренхимными клетками

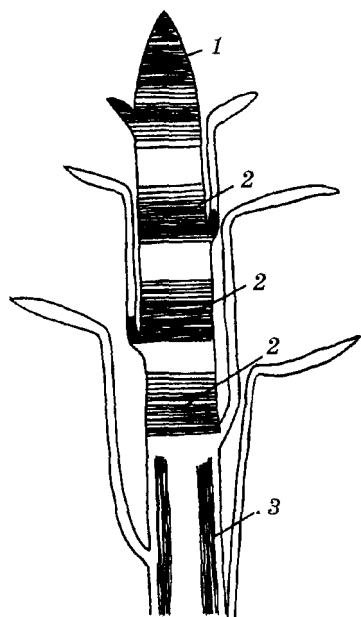


Рис. 32. Схема расположения различных меристем в растении:

1 — верхушечная (апикальная), 2 — интеркалярная (вставочная), 3 — боковая (латеральная)

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 образуются паренхимные элементы проводящих тканей, а из прозенхимных — проводящие элементы (рис. 31).

В целом же расположение клеток и характер их деления в разных меристемах различен.

Если межклеточная перегородка закладывается под прямым углом к поверхности органа, такое деление называется *антиклинальным*. Путем антиклинального деления формируются меристемы пластинчатого

типа, которые образуют структуры, форма которых подобна пластинке. В частности, таким образом формируются плоские листовые пластинки покрытосемянных.

Деления, при которых образующиеся между клетками перегородки параллельны ближайшей поверхности органа, — *периклинальные*. Они особенно характерны для латеральных меристем. За счет таких делений чаще всего и происходит утолщение осевых органов. Деление с заложением перегородки касательно окружности (тангентально) определяют как *тангенциальное*. Клеточные деления при этом происходят, по сути, во всех плоскостях, и в результате образуется массив меристемы, напоминающий сфероид. Из такого меристематического массива, в частности, образуется эндосперм семян.

В процессе дифференцировки клеток меристем в постоянные ткани возможны два основных типа роста. Первый — *симпластический*, при котором рост оболочек смежных клеток происходит согласованно и их связь через плазмодесмы не нарушается. Такой тип обычен в органах удлиняющихся в период первичного роста. Второй тип роста — *интрузивный*, или *интерпозиционный*. Он характеризуется отсутствием согласованности в росте отдельных клеток и внедрением одних клеток в пространство, образовавшееся между другими клетками. Так растут камбиальные инициали, склеренхимные волокна, трахеиды и т. д.

ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ

Покровные ткани располагаются на границе с внешней средой, т. е. на поверхности органов растения. Большинство из них состоит из плот-

но сомкнутых живых, реже мертвых клеток. Они выполняют барьерную роль, защищая внутренние ткани от высыхания и повреждения. Одна из функций покровных тканей побега — регуляция газообмена и транспирации. Некоторые из них способны к всасыванию и выделению, активно регулируя скорость и избирательность проникновения веществ. Покровные ткани — барьер для проникновения патогенных микроорганизмов. Это 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. Без покровных тканей существование растений было бы невозможно.

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

Покровные ткани первичного тела растения

Эпидерма (эпидермис, кожа). Листья, молодые зеленые побеги и плоды, как чехлом, покрыты однослойной первичной покровной тканью — *эпидермой*. Изредка эпидерма многослойна. Такая многослойная эпидерма обнаружена в листьях известного комнатного растения фикуса эластичного (*Ficus elastica*). Эпидерма возникает из первичной меристемы — протодермы. Это сложная ткань, поскольку ее клетки различаются по форме и отчасти по функциям. В частности, резко отличаются клетки, образующие устьица, и клетки трихом. Все прочие, малоспециализированные клетки получили на-

звание основных эпидермальных. Наружная поверхность клеток эпидермы часто покрыта слоем кутикулы или, реже, восковым налетом различной толщины. Кутикула может достигать значительной толщины, особенно у растений засушливых местобитаний; и кутикула, и воск синтезируются протопластом клеток. Нередко поверхность кутикулы покрыта различного рода складками или бородавчатыми выростами. Исключая устьичные щели, клетки эпидермы плотно сомкнуты, т. е. межклетники отсутствуют. 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 клеток 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) или секрецию веществ вторичного метаболизма (ряд эфирномасличных растений).

Характер клеток эпидермы различен, большинство, получившее, как сказано, название основных клеток эпидермы, отличается разнообразием очертаний. Боковые стенки, как правило, извилисты, что повышает плотность их сцепления друг с другом, реже прямые. Эпидермальные клетки осевых органов и листьев многих однодольных сильно вытянуты вдоль оси органа (рис. 33).

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

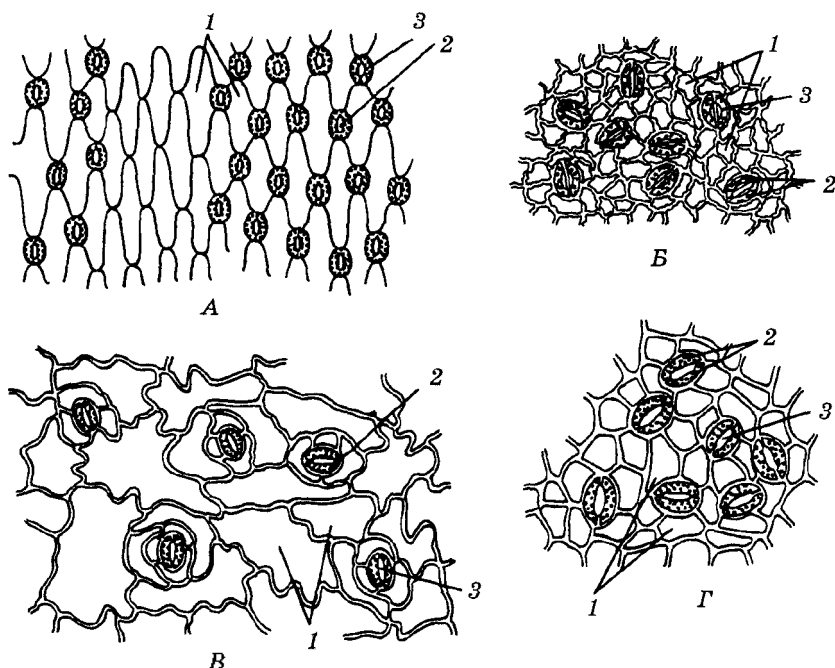


Рис. 33. Эпидерма поверхности листа различных растений:

представитель однодольных: А — хлорофитум; представители двудольных: Б — плющ обыкновенный, В — герань душистая, Г — шелковица белая. 1 — клетки эпидермы, 2 — замыкающие клетки устьиц, 3 — устьичная щель

Часто всю полость эпидермальной клетки занимает одна крупная вакуоль. Клеточный сок ее обычно бесцветен, но иногда, особенно в эпидерме цветков и плодов, он окрашен. Стенки эпидермальных клеток утолщены неравномерно. Обычно наиболее утолщена наружная стенка, а боковые и внутренние — тонкие. Иногда в клетках эпидермы встречаются кристаллы, у многих злаков они пропитаны кремнеземом. Клетки эпидермы 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 отчасти выполняет механическую функцию, а отчасти предохраняет растение от избыточного испарения. Хорошо развитая гиподерма заметна в своеобразных игольчатых листьях — хвоинках сосны. Располагаясь непосредственно под эпидермой, гиподерма возникает независимо от нее.

Устьица представляют собой высокоспециализированные образования эпидермы, состоящие из двух замыкающих клеток, между которыми имеется своеобразный межклетник — устьичная щель (рис. 34), которая может расширяться и сужаться, регулируя транспирацию и газообмен. Под щелью располагается подустьичная, или воздушная, полость, окруженная клетками мякоти

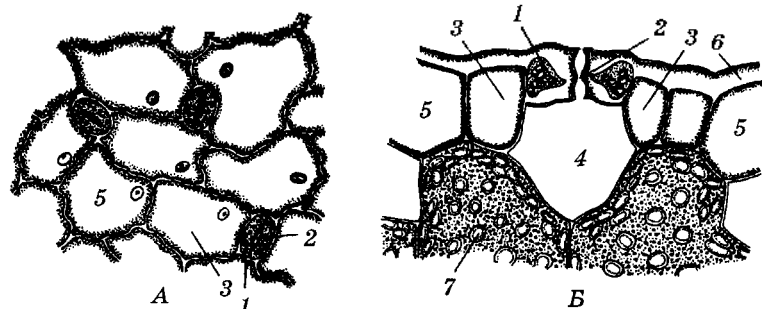


Рис. 34. Схема строения устьиц:

А — вид на эпидерму сверху; Б — поперечный разрез устьичного аппарата: 1 — замыкающие клетки, 2 — устьичная щель, 3 — побочные клетки, 4 — подустычная полость, 5 — эпидермальные клетки, 6 — кутикула, 7 — клетки мезофилла, заполненные хлоропластами

листа. Клетки эпидермы, примыкающие к замыкающим, получили название побочных или околоустьичных. Они участвуют в движении замыкающих клеток. Замыкающие и побочные клетки образуют *устьичный аппарат*. Число побочных клеток и их расположение относительно устьичной щели позволяют выделять ряд устьичных типов. Их изучением занимается направление анатомии растений, получившее название *стоматографии*. Данные стоматографии нередко используются в систематике растений для уточнения систематического положения таксонов. Наиболее часто встречающиеся устьичные типы показаны на рис. 35.

В фармации устьичные типы нередко используются для диагностики лекарственных растений.

Аномоцитный тип устьичного аппарата обычен для всех групп растений, исключая хвощи. Побочные клетки в этом случае не отличаются от остальных клеток эпидермы. *Диацитный* тип характеризуется только двумя побочными клетками, общая стенка которых перпендикулярна устьичной щели. Этот тип обнаружен у некоторых цветковых, в частности

у большинства губоцветных и гвоздичных. При *парацитном* типе побочные клетки располагаются параллельно замыкающим и устьичной щели. Он найден у папоротников, хвощей и ряда цветковых растений. *Анизоцитный* тип обнаружен только у цветковых растений. Здесь замыкающие клетки окружены тремя побочными, одна из которых заметно крупнее или мельче остальных. *Тетрацитным* типом устьичного аппарата характеризуются преимущественно однодольные. При *энкиклоцитном* типе побочные клетки образуют узкое кольцо вокруг замыкающих клеток. Подобная структура найдена у папоротников, голосемянных и ряда 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 засушливым условиям. Иногда углубления, называемые *устьичными криптами*, в которых располагаются

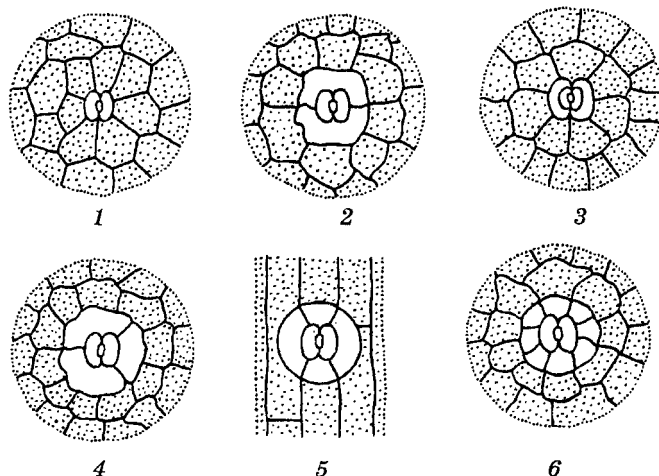


Рис. 35. Основные типы устьичного аппарата:

1 — аномоцитный (у всех высших растений, кроме хвощей), 2 — диацитный (у папоротников и цветковых), 3 — парацитный (у папоротников, хвощей, цветковых и гнетовых), 4 — анизокитный (только у цветковых), 5 — тетрацитный (главным образом у однодольных), 6 — энциклоцитный (у папоротников, голосемянных и цветковых)

устьица, высланы или прикрыты волосками.

Число и распределение устьиц на листе или побеге варьируют в зависимости от вида растений и условий жизни. Число их обычно колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен и даже тысяч на 1 мм² 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 в этих изменениях 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 упругое состояние.

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

Помимо описанной более или менее типичной картины, встречаются устьица с «двухэтажным» устьичным аппаратом. Такие случаи связаны часто с обитанием растений в особо засушливых условиях.

Наряду с устьицами, предназначенными для газообмена и транспирации, существуют особые устьица, завершающие гидатоды (см. выделительные ткани) и предназначенные для выделения капельно-жидкой воды.

Трихомы у растений — это различия по форме, строению и функциям выросты клеток эпидермы — волоски, чешуйки, железки, нектарники и некоторые другие образования. Размеры трихом варьируют в значительных пределах. Чаще отдельный волосок, чешуйка или железка хорошо различимы в сильную лупу или микроскоп, но наиболее длинные трихомы (до 5–6 см), как, например, покрывающие семена хлопчатника различимы невооруженным глазом.

Клеточные стенки трихом обычно целлюлозные и покрыты кутикулой. Если слой кутикулы неравномерен, то заметны небольшие выступы. В этом случае говорят о бородавчатых трихомах. Вторичные оболочки у трихом редки (например, у цепляющихся волосков хмеля).

Совокупность трихом на побеге получила название опушения. В зависимости от особенностей трихом и их обилия опушение может быть рассеянным, густым, шерстистым, войлочным и т. д.

Трихомы делятся на кроющие и железистые. Кроющие — это чаще всего разнообразные волоски: простые — одноклеточные и многоклеточные; ветвистые, звездчатые и т. д. Они нередко довольно быстро лишаются живого протопласта, и беловатое опушение чаще всего свидетельствует, что трихомы, его образующие, мертвы. Морфологическое разнообразие кроющих трихом весьма велико, что позволяет использовать этот фактор для целей систематики (рис. 36), а в фармации для микроскопической диагностики лекарственных растений.

Отмершие трихомы выполняют прежде всего защитные функции, в частности предохраняют (располагаясь рядом с устьицами) от избыточ-

ной транспирации или изредка, напротив, ускоряют ее. Обильное опущение многих пустынных растений способствует отражению мощной солнечной радиации. Многие эпифиты тропиков используют трихомы для поглощения воды и минеральных солей. Что касается трихом, длительное время остающихся живыми (например, у части бобовых, зонтичных, злаков и т. п.), то ряд специалистов приписывает им роль метаболических образований.

Вокруг большинства трихом клетки эпидермы ориентированы

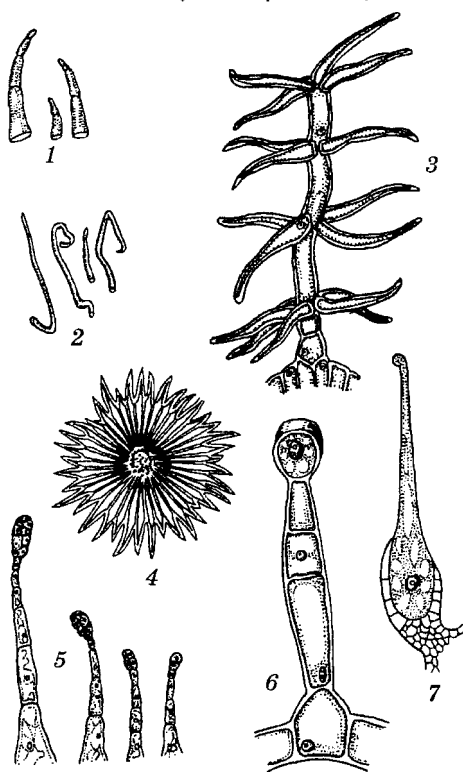


Рис. 36. Трихомы и эмергенцы:

1 — простые многоклеточные волоски картофеля, 2 — простые одноклеточные волоски яблоки, 3 — ветвистые многоклеточные волоски коровяка, 4 — звездчатые волоски ларха, 5 — железистые волоски табака, 6 — железистый волосок герани, 7 — жгучий волосок крапивы (пример образования эмергенца)

определенным образом, формируя иногда так называемую розетку. На месте опадения трихом (речь чаще идет о многоклеточных) остается округлое образование, нередко обозначаемое как валик (известны и другие термины). Помимо волосков, к кроющим трихомам относятся разного рода чешуйки. Они образованы дисковидными многоклеточными пластинками, сидящими на одно- или двухклеточном «стебельке» или прикрепленными к эпидерме непосредственно основаниями.

Железистые трихомы обычно сохраняют живое содержимое клеток. Практически всегда часть таких клеток функционирует как выделительные структуры, накапливая и выделяя непосредственно в окружающую среду или под кутикулу, покрывающую волосок, терпеновые производные (эфирные масла, смолы) или полисахариды. Классификация железистых трихом различна. Нередко многоклеточные длинные волоски, завершающиеся одной или немногими выделительными клетками, называют железистыми волосками, напротив, «приземистые» трихомы на короткой ножке, несущей многоклеточную секретирующую головку, называют железками.

К железистым трихомам могут быть отнесены накапливающие соль железки ряда галофитов (растений, живущих на засоленных почвах). Основные функции железистых трихом: химическая и отчасти механическая защита от насекомых, выведение избытка солей из тканей листа, защита органа от перегрева вследствие выделения летучих эфирных масел и т. д.

Помимо волосков, на эпидерме ряда видов заметны выросты, назы-

ваемые *эмергенциями*. В отличие от волосков в образовании эмергенцев принимают участие не только клетки эпидермы, но и слои клеток, лежащие под ней. Наиболее известные эмергенции — так называемые жгучие волоски крапивы. Кроме того, эмергенциями являются *шпы* розы, малины, ежевики и др. Шпы на плодах многих зонтичных, дурмана, конского каштана — также эмергенции. Эмергенции, скорее всего, выполняют только защитную функцию.

Эпиблема. Эпиблема, нередко называемая также *ризодермой*, — первичная однослойная покровная ткань корня¹. 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. Таким образом, именно с помощью эпіблемы осуществляется корневое питание растений.

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 эпіблемы растущего корня. Особенности клеток эпіблемы соответствуют основной функции ткани. Они тонкостенны, лишены кутикулы и имеют более вязкую цитоплазму. В ней отсутствуют устьица. Каждая клетка эпіблемы принципиально способна к образованию корневого волоска, но иногда корневые волоски формируются лишь из части клеток, получивших

¹ В некоторых вариантах классификаций тканей эпіблему относят к так называемым всасывающим тканям.

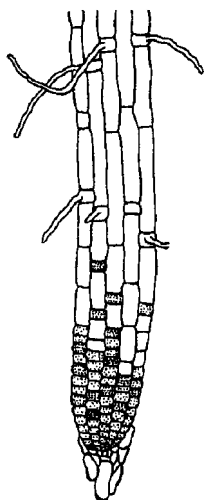


Рис. 37. Кончик корня ожики многоцветковой. Показаны корневые волоски, точками — трихобласты

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 (до 15–20) дней, а затем отмирают (рис. 37).

Прочие типы всасывающих тканей связаны с особыми условиями существования тех или иных растений. К ним, например, относится велламен на воздушных корнях орхидей. У некоторых водных растений, например у кубышки желтой, известны так называемые гидроподы, состоящие из одной или нескольких клеток, способные избирательно поглощать растворенные в воде вещества. К поглощающим тканям можно отнести ризоиды моховидных, а также до известной степени эктотрофные микоризы покрытосемянных.

Покровные ткани вторичного тела растения

Перидерма. *Перидерма* — сложная, многослойная вторичная покровная ткань стеблей и корней многолетних (реже однолетних) растений¹. Перидерма сменяет первичные покровные ткани осевых органов, которые постепенно отмирают и слущиваются. У большинства двудольных и голосемянных перидерма обычно появляется в течение первого вегетативного периода в тех частях корня и побега, которые прекратили рост в длину.

В основе перидермы стебля лежит вторичная меристема — *феллоген*. Феллоген стебля чаще возникает из клеток основной паренхимы, лежащей под эпидермой и сохранившей слабую меристематическую активность. У корней основой образования феллогена может быть *перидерма*.

Феллоген может закладываться отдельными участками, позднее сливающимися, либо сразу по всей окружности осевого органа. Прежде всего образуется инициальный ряд уплощенных по форме таблитчатых клеток. Позднее инициальные клетки периклинально делятся, формируя два ряда меристематических клеток. Внутренний ряд дифференцируется как *феллодерма* (живые паренхимные клетки) и далее не делится. Наружный — в ходе серии периклинальных делений формирует различное количество слоев клеток пробки, длительное время, сохраняя меристематическую активность.

Феллоген способен делиться также и антиклинально, обеспечивая правильное соотношение тканей в разрастающихся органах. Пробка,

¹ Нередко перидерму рассматривают как комплекс тканей.

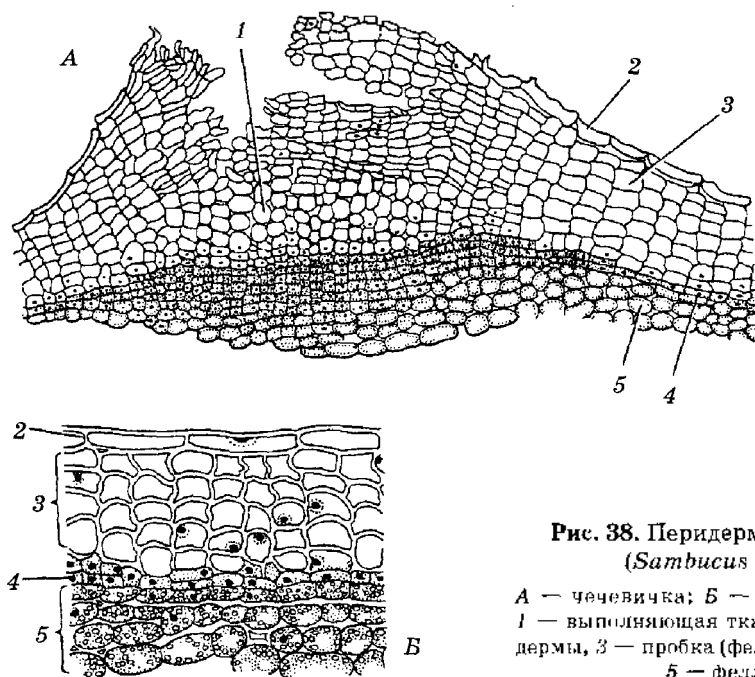


Рис. 38. Перидерма стебля бузины (*Sambucus racemosa*):

A — чечевичка; *Б* — участок перидермы; *1* — выполняющая ткань, *2* — остатки эпидермы, *3* — пробка (феллема), *4* — феллоген, *5* — феллодерма

феллоген и феллодерма образуют перидерму (рис. 38). По мере того как формируется перидерма, зеленый цвет побегов переходит в бурый. «Вызревшие» к осени побеги первого года способны выдержать зимние морозы.

Пробка состоит из отмерших клеток, лишенных межклетников. Их оболочки пропитаны суберином. Клетки пробки воздухо- и водонепроницаемы. Многослойная пробка образует защитный футляр, предохраняющий 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. Такую пробку используют для промышленного получения укупорочных материалов.

Живые ткани, лежащие под пробкой, нуждаются в газообмене и удалении избытка влаги. Поэтому в перидерме довольно рано образуются **чечевички** — отверстия, «заполненные» рыхлой выполняющей тканью, состоящей из закругленных паренхимных слабопробковевших клеток с многочисленными межклетниками. Через чечевички осуществляется «проветривание» стебля. Чечевички, имеющие вид небольших бугорков различной формы, хорошо заметны на поверхности молодых побегов деревьев и кустарников. Чечевички в виде мелких крапин заметны и на некоторых плодах, например яблоках и грушах. По мере утолщения побегов форма чечевичек меняется. На стволах березы их остатки заметны в виде характерных поперечных полосок и черточек.

Перидерма образуется, как сказано, у двудольных и хвойных расте-

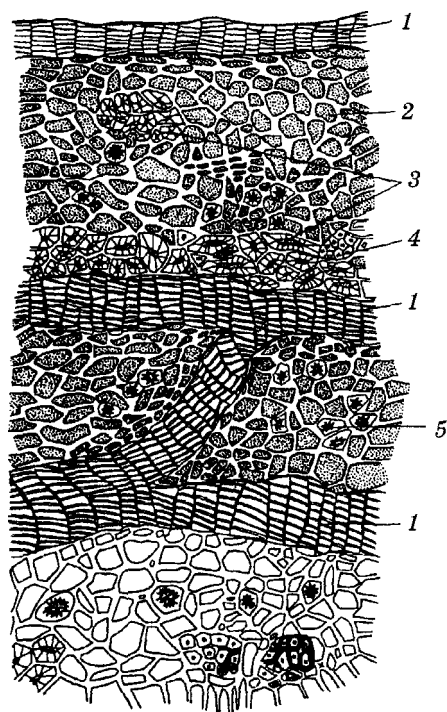


Рис. 39. Схема строения корки:

1 — пробка, 2 — коровая паренхима,
3 — склерейды, 4 — дубяные волокна,
5 — клетки с друзами

ний. У однодольных (пальмы, драцены, алоэ) иногда путем многократного деления и опробковения периферических клеток первичной коры образуется защитная ткань функционально сходная с перидермой.

В многолетних осевых органах двудольных и хвойных растений обычно развивается несколько перидерм. Каждая последующая закладывается глубже предыдущей. Со временем живые клетки наружных перидерм и располагающихся между ними тканей отмирают, образуя мощный покровный комплекс — корку (рис. 39).

Она формируется на стволах, многолетних ветвях и корнях деревь-

ев. В отличие от более или менее гладкой перидермы корка нередко трещиноватая и неровная (чешуйчатая пробка). Существует, правда, и относительно гладкая, так называемая кольцевая корка (например, у винограда). Эти различия связаны с особенностями заложения внутренних перидерм.

Толстая корка надежно предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных низовых пожаров, резкой смены температур, ожогов прямыми солнечными лучами, проникновения патогенных микроорганизмов. Обычно у древесных пород корка начинает закладываться в зрелом возрасте: у сосны в 8–10 лет, у дуба в 25–30 лет. Ежегодно нарастая, с годами она может достигать значительной толщины.

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ

Проводящие ткани служат для передвижения по растению растворенных в воде питательных — органических и неорганических — веществ. Подобно покровным тканям, они возникли как следствие приспособления растений к жизни в двух средах — почвенной и воздушной. В связи с этим появилась 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 водорастово-

римые вещества и продукты фотосинтеза ко всем органам растения, начиная от тончайших корневых окончаний до самых молодых побегов. Проводящие ткани объединяют все органы растения в единую систему. Помимо дальнего, т. е. осевого, транспорта питательных веществ, по проводящим тканям частично осуществляется и ближний — радиальный транспорт.

Все проводящие ткани являются сложными, или комплексными, т. е. состоят из морфологически и функционально разнородных элементов. Формируясь из одних и тех же меристем, два типа проводящих тканей — ксилема и флоэма — располагаются рядом. Во многих органах растений ксилема объединена с флоэмой в виде различного рода продольных тяжей, называемых *проводящими пучками*.

Существуют первичные и вторичные проводящие ткани. Первичные ткани закладываются в листьях, молодых побегах и корнях. Они дифференцируются из клеток прокамбия. Вторичные проводящие ткани, обычно более мощные, возникают из камбия.

Ксилема (древесина). Термин «*ксилема*» ввел немецкий ботаник К. В. Негели (1817–1891). По ксилеме от корня к листьям передвигаются вода и растворенные в ней минеральные вещества. Первичная и вторичная ксилемы содержат клетки одних и тех же типов. Однако первичная ксилема не формирует сердцевинных лучей, отличаясь этим от вторичной. Первичная ксилема формируется из прокамбия, вторичная — из камбия.

В состав ксилемы входят морфологически различные элементы, осуществляющие функции как проведения, так и хранения запасных веществ, а также чисто опорные функции. Дальний транспорт осуществля-

ется по трахеальным элементам ксилемы — трахеидам и сосудам, ближний в основном по паренхимным элементам. Дополнительные — опорную, а иногда и запасающую — функции выполняют трахеальные элементы и волокна механической ткани либриформа, также входящие в состав ксилемы.

Трахеиды в зрелом состоянии — это мертвые прозенхимные клетки, суженные на концах и лишенные протопласта. Длина трахеид в среднем составляет 1–4 мм, поперечник же не превышает десятых и даже сотых долей миллиметра. Стенки трахеид одревесневают, утолщаются и несут простые или окаймленные поры, через которые происходит фильтрация растворов, с помощью которой осуществляется дальний транспорт. Впрочем, боковые стенки трахеид в определенной степени водопроницаемы, что способствует осуществлению ближнего транспорта. Большая часть окаймленных пор находится около окончаний клеток, т. е. там, где растворы «просачиваются» из одной трахеиды в другую. Трахеиды есть у спорофитов всех растений, а у большинства хвощевидных, плауновидных, папоротнико-видных и голосемянных они являются единственными проводящими элементами ксилемы. Между трахеидами и волокнами либриформа существуют переходные формы.

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 вдоль всего сосуда свободно осуществляется ток жидкости. Эволюционно сосуды, по-видимому, произошли из трахеид путем разрушения замыкающих пле-

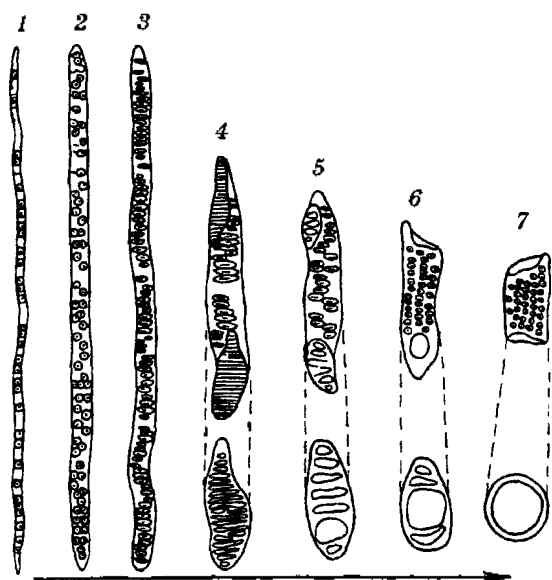


Рис. 40. Изменение структуры трахеальных элементов ксилемы в ходе их эволюции (направление обозначено стрелкой):

1, 2 — трахеиды с округлыми окаймленными порами, 3 — трахеиды с вытянутыми окаймленными порами, 4 — членник сосуда примитивного типа и его перфорация, образованная сближенными порами, 5–7 — последовательные стадии специализации членников сосудов и образование простой перфорации

нок 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 членники сосудов (рис. 40).

Сосуды могут состоять из весьма значительного числа членников различной длины и диаметра. Общая же длина сосудов достигает иногда нескольких метров. Диаметр же варьирует от 0,2 мм до 1 мм. Последнее зависит от вида растения, а у деревьев, растущих в сезонном климате, также и от того, в какой части ксилемы — «весенней» или «осенней» — сосуд расположен.

Сосуды появились независимо в разных линиях эволюции наземных растений. Однако наибольшего развития они достигают у покрытосемянных, где являются главнейшими водопроводящими элементами ксилемы. Возникновение сосудов — важное свидетельство эволюционного прогресса этого таксона, по-

скольку они существенно облегчают транспирационный ток вдоль тела растения. Формирование сосудов в онтогенезе показано на рис. 41.

Помимо первичной оболочки, сосуды, как и многие трахеиды, в большинстве случаев имеют вторичные утолщения. В самых ранних трахеальных элементах вторичная оболочка может иметь форму колец, не связанных друг с другом (*кольчатые трахеиды и сосуды*). Позднее появляются трахеальные элементы со *спиральными* утолщениями. Затем 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, формирующийся внутрь от первичной оболочки. Этот цилиндр прерывается в отдельных участках порами. Сосуды и трахеиды с относительно небольшими округлыми участками первичной клеточной оболочки, не

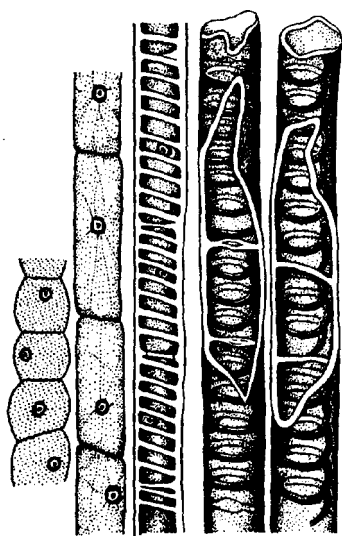


Рис. 41. Схема формирования сосудов в онтогенезе

прикрытыми изнутри вторичной оболочкой, нередко называют пористыми. В тех случаях, когда поры во вторичной оболочке образуют подобие сетки или лестницы, говорят о сетчатых или лестничных трахеальных элементах (*лестничные сосуды и трахеиды*) (рис. 42).

Вторичная, а иногда и первичная оболочки, как правило, лигнифицируются, т. е. пропитываются лигнином, это придает дополнительную прочность, но ограничивает возможности дальнейшего их роста в длину.

Трахеальные элементы, т. е. трахеиды и сосуды, распределяются в ксилеме различным образом. Иногда на поперечном срезе они образуют хорошо выраженные кольца (*кольце-сосудистая 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 древесины различных пород деревьев.

Помимо трахеальных элементов, ксилема включает *лучевые элементы*, т. е. клетки, образующие сердцевинные лучи (рис. 43), сформированные чаще всего тонкостенными клетками (*лучевая паренхима*). Реже, например, в лучах хвойных, встречаются лучевые трахеиды. По сердцевинным лучам осуществляется ближний транспорт веществ в горизонтальном направлении.

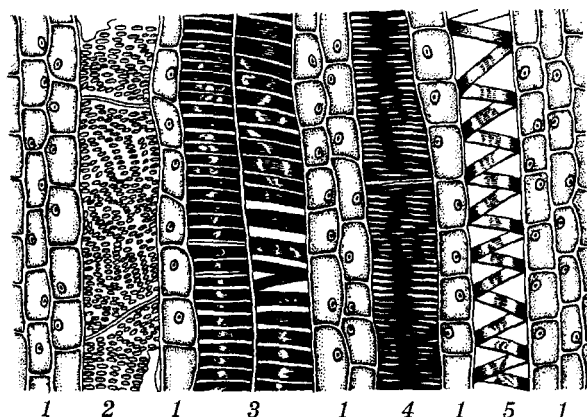


Рис. 42. Типы сосудов:

1 — древесинная паренхима, 2 — точечный сосуд, 3 — кольчатый сосуд, 4 — лестничный сосуд, 5 — спиральный сосуд

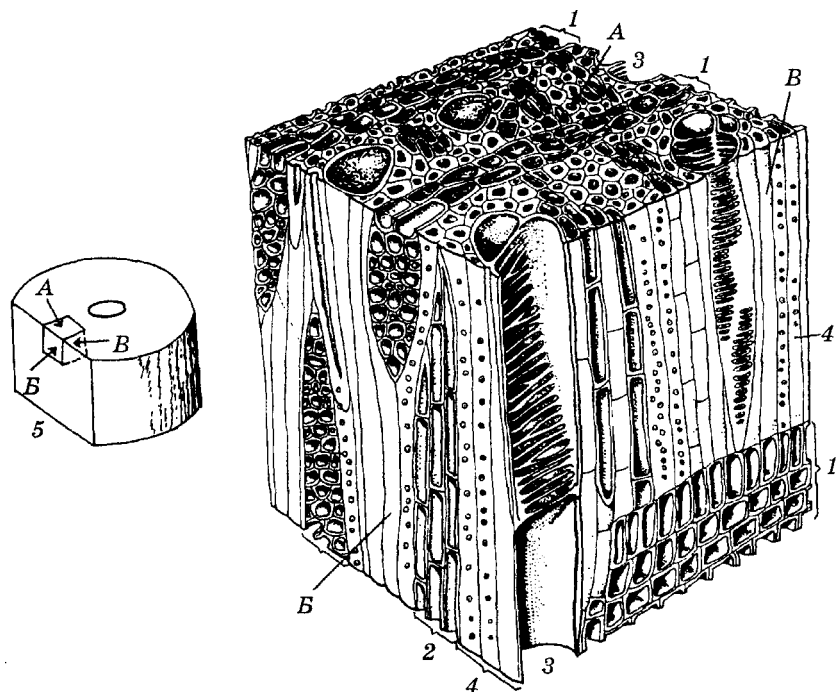


Рис. 43. Объемное изображение строения участка древесины двудольного растения: *A* — поперечный; *B* — тангенциальный и *B* — радиальный срезы; *1* — сердцевинные лучи, *2* — древесинная паренхима, *3* — сосуды, *4* — волокна, *5* — положение увеличенного участка в цовете

В ксилеме покрытосемянных, помимо проводящих элементов, содержатся также тонкостенные неодревесневшие живые паренхимные клетки, называемые древесинной паренхимой. По ним отчасти наряду с сердцевинными лучами осуществляется ближний транспорт. Кроме того, древесинная паренхима служит местом хранения запасных веществ. Элементы сердцевинных лучей и древесинной паренхимы, подобно трахеальным элементам, возникают из камбия, но из паренхимных инициалей.

Клетки паренхимы, примыкающие к сосуду, могут (обычно у деревьев) образовывать выросты в полость сосуда через поры, так называемые тилы. Иногда тилы заполня-

ют всю полость сосуда, и в этом случае проводящая функция нарушается. Тилообразование усиливает механическую прочность центральной части стволов деревьев. Кроме того, тилы играют особую роль в процессе формирования ядра древесины.

Флоэма. Термин «флоэма» ввел К. В. Негели в 1858 г. Флоэма — сложная проводящая ткань, по которой осуществляется транспорт продуктов фотосинтеза от листьев к местам их использования или отложения (к точкам роста, подземным органам, зреющим семенам и плодам и т. д.).

Первичная флоэма дифференцируется из прокамбия, вторичная (луб) — производное камбия. В стеб-

лях флоэма располагается обычно снаружи от ксилемы, а в листьях обращена к нижней стороне пластинки. Первичная и вторичная флоэмы, помимо различной мощности ситовидных элементов, отличаются тем, что у первой отсутствуют сердцевинные лучи.

В состав флоэмы входят ситовидные элементы, паренхимные клетки, элементы сердцевинных лучей и механические элементы (рис. 44). Большинство клеток нормально функционирующей флоэмы живые. Отмирает 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 каналцы, 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 растений, исключая покрытосемянные. Клеток-спутниц у ситовидных клеток нет.

Ситовидные трубки покрытосемянных 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 их членики возникли из ситовидных клеток.

Ситовидные поля этих члеников находятся главным образом на их концах. Ситовидные поля двух расположенных один над другим члеников образуют ситовидную пластинку. Ситовидные поля (название указывает на их сходство с ситом) представляют собой участки клеточной стен-

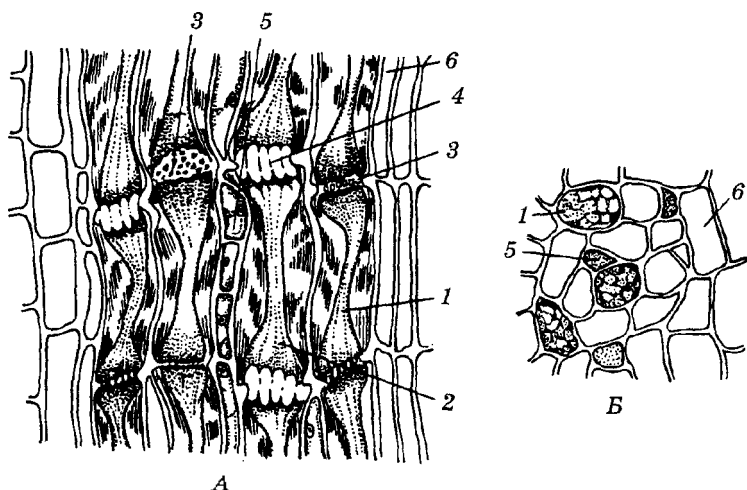


Рис. 44. Элементы флоэмы на продольном (А) и поперечном (Б) срезе флоэмы стебля тыквы:

1 — функционирующие членики ситовидной трубки, 2 — членик ситовидной трубки с закупоренной мозолистым телом ситовидной пластинкой, 3 — незакупоренная ситовидная пластинка, 4 — закупоренная ситовидная пластинка, 5 — клетка-спутница, 6 — лубяная (флоэмная) паренхима

ки, пронизанные многочисленными мелкими отверстиями, через которые с помощью цитоплазматических тяжей сообщаются протопласты соседних ситовидных элементов.

Членики ситовидных трубок формируются из вытянутых клеток пробкамбия или камбия. При этом материнская клетка меристемы делится в продольном направлении и производит две клетки. Одна из них превращается в членик, другая — в клетку-спутницу. Наблюдается и поперечное деление клетки-спутницы с последующим образованием двух-трех подобных клеток, расположенных продольно одна над другой рядом с члеником. Предполагается, что клетки-спутницы вместе с члениками ситовидных трубок составляют единую физиологическую систему и способствуют продвижению тока ассимилятов. Кроме того, в клетках-спутницах вырабатываются различные ферменты, которые передаются в ситовидные трубки. При своем формировании членик ситовидной трубки имеет стенную цитоплазму, ядро и вакуоль. С началом функциональной деятельности он заметно вытягивается. На поперечных стенках появляется множество мелких отверстий-перфораций, образующих каналцы диаметром в несколько микрометров, через которые из членика в членик проходят цитоплазматические тяжи. На стенках каналцев откладывается 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 слизевый 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 закупориваются каллозой (образующей так называемое *мозолистое тело*) и затем отмирают. Отмершие ситовидные трубки обычно сплющиваются давящими на них соседними живыми клетками.

Основными веществами флоэмного тока являются сахара, главным образом сахароза. Кроме того, обнаружены азотсодержащие вещества (преимущественно аминокислоты), органические кислоты и фитогормоны.

Скорость передвижения ассимилятов во флоэме относительно невелика — 50–100 см/ч (по ксилеме примерно в 2 раза быстрее). Сам процесс передвижения включает ряд этапов и идет со значительной затратой энергии.

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

Сердцевинные лучи флоэмы также состоят из тонкостенных паренхимных клеток. Они предназначены

для осуществления ближнего транспорта ассимилятов.

Проводящие пучки. Обособленные тяжи проводящей системы, состоящие чаще из ксилемы и флоэмы, называют *проводящими пучками*. Первоначально они возникают из прокамбия. Из клеток прокамбия вначале дифференцируются элементы протофлоэмы (центробежно) и протоксилемы (центростремительно). У корня и те и другие элементы дифференцируются центростремительно. Позднее прокамбий образует элементы метафлоэмы и метаксилемы. Образовавшиеся из прокамбия проводящие пучки иногда называют первичными. В тех случаях, когда часть прокамбия сохраняется и превращается затем в камбий, а пучок способен к вторичному утолщению, говорят об *открытых пучках*. Они встречаются у большинства двудольных и голосемянных. В *закрытых пучках* однодольных прокамбий полностью дифференцируется в проводящие ткани и далее не утолщается. Вокруг пучков нередко формируется обкладка из живых или мертвых паренхимных клеток. Они могут быть полными, т. е. состоящими из флоэмы и ксилемы, или изредка неполными, состоящими только из ксилемы или флоэмы.

В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы различают пучки нескольких типов (рис. 45). Чаще всего флоэма лежит по одну сторону от ксилемы. Такие пучки называют *коллатеральными* (открытые и закрытые). У части двудольных растений (из семейств пасленовых, выюнковых, тыквенных и т. д.) одна, более мощная, часть флоэмы располагается снаружи от ксилемы (камбий располагается между ними), а другая — с внутренней стороны ксилемы. Такой пучок называется *биколлатеральным*, а соответствующие участки флоэмы — наружной и внутренней флоэмой. Биколлатеральные пучки формируются, очевидно, в результате слияния двух коллатеральных пучков.

Встречаются также *концентрические пучки*, при этом 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, осоковые). Известны пучки промежуточные между закрытыми коллатеральными и центрофлоэмными. Центроксилемные пучки обычны для папоротников.

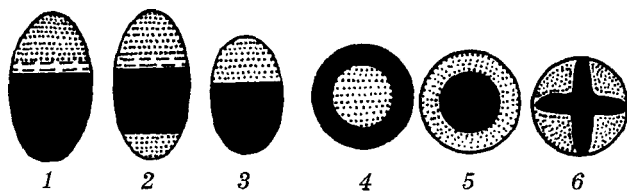


Рис. 45. Схематичное изображение строения различных типов проводящих пучков на поперечном их срезе (ксилема зачернена, флоэма показана точками, а камбий — продольными штрихами):

1 — открытый коллатеральный, 2 — открытый биколлатеральный, 3 — закрытый коллатеральный, 4 — концентрический закрытый центрофлоэмный, 5 — концентрический закрытый центроксилемный, 6 — закрытый радиальный проводящий пучок

В центре молодых корней голо-семянных и покрытосемянных, имеющих первичное строение, располагается проводящий пучок, получивший название *радиального*. Ксилема в таком пучке как бы расходится лучами от центра, а флоэма располагается между лучами. Возникают эти пучки из прокамбия. Встречаются однолучевые (монархные), двулучевые (диархные), трехлучевые (триархные), четырехлучевые (тетрархные), пятилучевые (пентархные) и многолучевые (полиархные) радиальные пучки. Последние обычны у однодольных.

МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Механические ткани — это опорные ткани, придающие прочность органам растений. Они обеспечивают сопротивление статическим (сила тяжести) и динамическим (порывы ветра и т. п.) нагрузкам. Этим объясняется расположение данных тканей в органах растений, их тип и особенности клеток. В самых молодых участках растущих органов механических тканей нет, так как живые клетки в состоянии высокого тургора обуславливают их форму благодаря своим упругим стенкам. По мере увеличения размеров организма и развития органов в них появляются специализированные механические ткани. Сочетаясь с другими тканями, они образуют как бы армировку органа, поэтому их иногда называют *арматурными*. Иногда всю систему механических тканей называют стереомом (от греч. стереос — твердый, прочный), а составляющие ее клетки — стереидами.

Степень развития механических тканей во многом зависит от условий обитания. Она невелика у растений

гигрофитов и значительна у растений засушливых местообитаний — склерофитов (засухоустойчивые ксерофильные растений с жесткими побегами и листьями).

Механические ткани наиболее развиты в осевой части побега — стебле. Здесь они чаще располагаются по его периферии: либо отдельными участками в гранях стебля, либо сплошным кольцом. Тем самым достигается наилучшее использование механических свойств ткани при изгибе органа. Напротив, в корне, который выдерживает главным образом сопротивление на разрыв, механическая ткань сосредоточена обычно в центре. В листьях механические ткани располагаются в соответствии с принципом устройства двутавровой балки. Механические ткани могут формироваться как из первичных, так и из вторичных меристем.

Наиболее заметная особенность клеток механических тканей — их значительно утолщенные оболочки, которые продолжают выполнять опорную функцию даже после отмирания их живого содержимого. Различают три основных типа механических тканей — *колленхиму*, *склеренхиму* и *склереиды*.

Колленхима (от греч. kolla — клей и enchyma — букв.: налитое; здесь: ткань) — это простая первичная опорная ткань, состоящая из более или менее вытянутых вдоль оси органа клеток с утолщенными слоистыми неодревесневшими первичными оболочками (рис. 46). В зависимости от характера утолщений стенок и соединения клеток между собой различают уголковую, пластинчатую и рыхлую колленхиму. В *уголковой* — на поперечном срезе утолщенные части оболочек соседних клеток зрительно сливаются между собой, образуя трех-, четы-

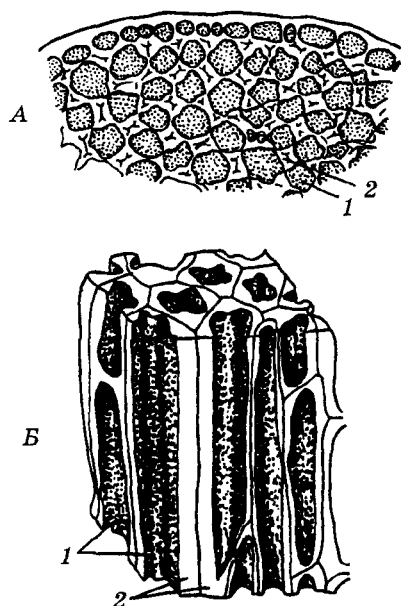


Рис. 46. Колленхима черешка свеклы:

А — поперечный срез при небольшом увеличении; Б — объемное изображение клеток; 1 — полость клеток, 2 — утолщенные стенки

рех- или пятиугольники. В *пластинчатой* — клеточная оболочка утолщена равномерно. *Рыхлая* колленхима отличается от угловой и пластинчатой наличием видимых межклетников.

Колленхима формируется из основной меристемы и обычно располагается непосредственно под эпидермой либо на расстоянии одного или нескольких слоев клеток от нее. В молодых стеблях она часто образует сплошной цилиндр по периферии. Иногда колленхима встречается в форме продольных тяжей в выступающих ребрах стеблей травянистых и тех частей древесных растений, которые еще не вступили в стадию вторичного роста. Обычно колленхима в черешках и по обеим сторонам крупных жилок. Корни содержат колленхиму редко. Клетки колленхимы, бу-

дучи живыми с неодревесневшими стенками, способны к росту в длину и не препятствуют росту органов, в которых они расположены. Иногда колленхима содержит хлоропласты.

К колленхиме часто причисляют гиподерму листа (субэпидермальный слой клеток), выполняющую наряду с механической функцией функцию защиты листа от излишнего испарения (например, у ряда хвойных).

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

Склеренхимой (от греч. *skleros* — твердый) называется механическая ткань, состоящая из прозенхимных клеток с одревесневшими, или реже неодревесневающими и равномерно утолщенными оболочками. Склеренхимные клетки, часто называемые волокнами, на определенном этапе дифференциации лишаются протопласта и выполняют опорную функцию, будучи мертвыми. Оболочки склеренхимных клеток обладают прочностью, близкой к прочности стали. Оболочки их толсты, а полость клетки мала и узка. Отложение лигнина повышает прочность склеренхимы. Лишь в редких случаях клетки склеренхимы не одревесневают (например, лубяные волокна льна). Поры в оболочках склеренхимы немногочисленные, простые.

По сравнению с колленхимой склеренхимные волокна отличаются большей упругостью, равной 15–20 кг/мм², тогда как у колленхимы она составляет не более 10–12 кг/мм². Наличие склеренхимы дает возможность осевым органам растения противостоять нагрузкам на изгиб и удерживать кроны самих растений.

По происхождению различают первичную и вторичную склеренхи-

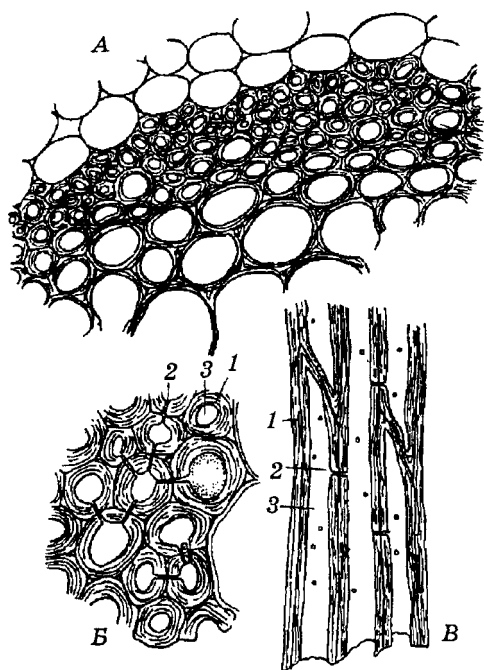


Рис. 47. Древесинные волокна листа герани луговой (поперечный — А, В и продольный — В разрез группы волокон):

1 — стенка клетки, 2 — простые поры, 3 — полость клетки

му. Первичная склеренхима возникает из клеток основной меристемы, прокамбия или перицикла, вторичная — из клеток камбия.

Сами *волокна* — сильно вытянутые прозенхимные клетки с заостренными концами, в исключительных случаях достигают нескольких десятков сантиметров длины (например, у рами). Волокна, входящие в состав флоэмы (луба), носят название *лубяных*. Помимо луба, они встречаются также в листовых черешках и пластинках, в цветоножках, плодоножках, реже в плодах. Волокна ксилемы (древесины) называются *древесинными*, или *волокнами либриформа*. Они короче лубяных (не более 2 мм),

и их стенки всегда одревесневают (рис. 47). Эволюционно волокна либриформа образовались из трахеид. У многих растений, обычно 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 они образуют субэпидермальные тяжи, а в корнях сосредоточены главным образом в центральной части.

Склереиды — структурные элементы механической ткани, обычно возникают из клеток основной паренхимы в результате утолщения и лигнификации их оболочек. Зрелые склереиды сильно варьируют по форме. Несколько типов склереид показаны на рис. 48. Склереиды могут встречаться в виде скоплений либо располагаются поодиночке (клетки *идиобласты*). По происхождению они чаще первичные, т. е. происходят из различных первичных меристем. Клетки типа склереид находятся в стеблях (хинное дерево), листьях (камелия), плодах (груша, твердый эндокарпий плодов грецкого ореха), семенах (многие бобовые). Считается, что функция склереид — противостоять сдавливанию, но иногда они защищают части растений от поедания животными.

Промышленное значение имеют главным образом лубяные волокна стеблей двудольных и листовые волокна крупных однодольных. Лубяные волокна некоторых 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 ис-

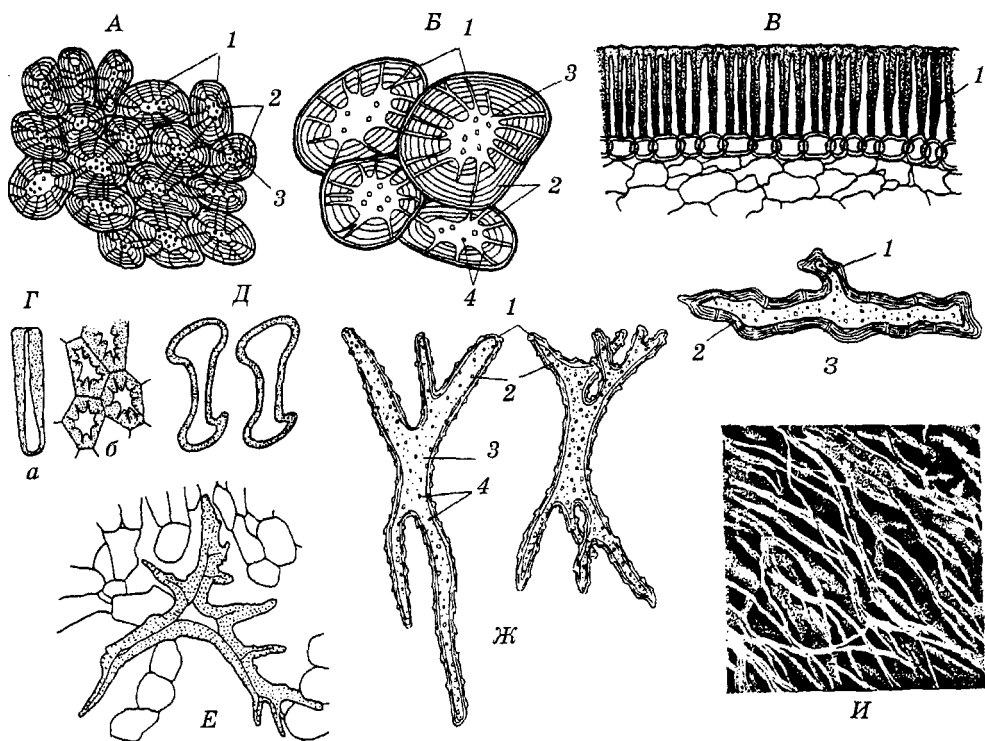


Рис. 48. Склеренхимы:

А, Б — брахисклеренхимы: А — из мякоти плода груши (*Pyrus communis*); Б — из сердцевинной хвой мясистой (*Nothofagus carnosa*); В — «палисадный» эпидермальный слой (1) в семенах фасоли (*Phaseolus* sp.), состоящий из макросклеренхим; Г — отдельные макросклеренхимы: а — в продольном сечении, б — в поперечном сечении; Д — остеосклеренхимы в семенной кожуре гороха (*Pisum sativum*); Е, Ж, З — астросклеренхимы: Е — в листовой пластинке лида рода троходендрон (*Trochodendron* sp.); Ж — в листовой пластинке кувшинки белой (*Nymphaea alba*); З — в листовой пластинке камелии японской (*Camellia japonica*); 1 — первичная оболочка, 2 — вторичная оболочка, 3 — полость клетки, 4 — поровые каналы; И — нитевидные склеренхимы оливкового дерева (*Olea europaea*)

ключительно для изготовления веревок и канатов (новозеландский лен, волокна сизаля и др.).

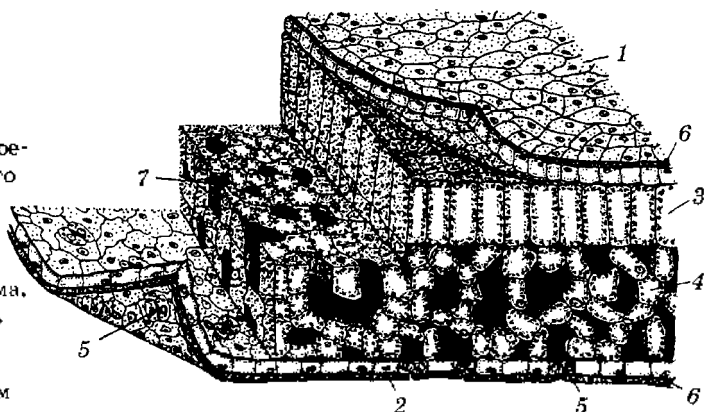
ОСНОВНЫЕ ТКАНИ

Большую часть тела растения составляют относительно мало специализированные **основные ткани**. Они занимают участки между другими постоянными тканями и присутству-

ют во всех вегетативных и репродуктивных органах. Основные ткани состоят обычно из живых паренхимных клеток, разнообразных по форме: округлых, эллиптических, цилиндрических и т. д. Цитоплазма этих клеток чаще расположена постенно. Клетки обычно живые тонкостенные, чаще с простыми порами, но иногда их оболочки утолщаются и одревесневают. Часть клеток основной паренхимы сохраняет слабую меристематиче-

Рис. 49. Клеточное строение ассимиляционного участка листа:

- 1 — верхняя эпидерма,
- 2 — нижняя эпидерма,
- 3 — столбчатая хлоренхима,
- 4 — губчатая хлоренхима,
- 5 — устьица,
- 6 — кутикула,
- 7 — заполненные воздухом межклетники



скую активность. В первичном теле растения паренхима основных тканей формируется из основной меристемы стебля, располагающейся глубже протодермы, до прокамбия, и в центре стебля. Она обычно встречается в виде сплошных масс в коровой части стеблей, сердцевине стеблей, мезофилле листьев и мякоти плодов. Что же касается вторичного тела, то клетки основной ткани здесь чаще «вкраплены» среди ксилемных или флоэмных элементов и являются малоспециализированными производными камбия или феллогена. Помимо «классической» паренхимы различают, на основе главной выполняемой функции, несколько подгрупп основных тканей: ассимиляционную, запасную, водоносную и воздухоносную. Кроме того, сюда же относят так называемые *передаточные клетки* листа.

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 освещения клетки.

Ассимиляционная ткань чаще всего залегает непосредственно под прозрачной эпидермой. Это облегчает циркуляцию газов через устьица. Основная масса хлоренхимы сосредоточена в листьях (рис. 49), составляя мезофилл листа, меньшая часть — в молодых зеленых стеблях. Нередко в листьях и стеблях хлоренхима расположена очень рыхло, образуя крупные газоносные межклетники. В этом случае ассимиляционная функция совмещается с воздухоносной.

Запасные ткани. В запасных тканях откладываются избыточные в данный период развития растения продукты метаболизма: белки, углеводы, жиры и др. Обычно это крупные паренхимные живые тонкостенные клетки, но иногда стенки клеток запасных тканей утолщаются, и у них появляется дополнительная механическая функция.

Запасные ткани широко распространены у растений и имеются в самых различных органах. У семенных растений это обычно эндосперм или зародыш семян. Многолетние

растения, кроме того, накапливают запасные вещества в клубнях, луковичах, утолщенных корнях, сердцевине стеблей. Местом хранения резервных веществ может быть также паренхима проводящих тканей. Запасная ткань может превращаться в хлоренхиму.

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 — *Salicornia*). Крупные водоносные клетки встречаются также в листьях злаков. В вакуолях клеток водоносной паренхимы есть слизистые вещества, удерживающие влагу.

Воздухоносная ткань (аэренхима). Аэренхимой называют паренхиму со значительно развитыми межклетниками. Она хорошо развита в разных органах водных и болотных растений, но встречается и у сухопутных видов. Назначение аэренхимы — снабжение тканей кислородом или углекислым газом. У водных растений она служит также для обеспечения плавучести побегов и листьев. Следует отметить, что химический состав газа, заполняющего межклетники, отличается от состава воздуха.

Передаточные клетки характеризуются особыми впячиваниями клеточных стенок внутрь. Вероятно, эти клетки играют определенную роль в переносе растворенных веществ на короткие расстояния. Передаточные клетки связаны с ксилемой и флоэмой жилок семядолей и листьев многих травянистых двудольных, а также с ксилемой и флоэмой листовых следов в узлах дву-

дольных и однодольных. Кроме того, их находят в различных тканях репродуктивных и железистых структур, где осуществляется интенсивный транспорт на короткие расстояния.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ (СЕКРЕТОРНЫЕ) ТКАНИ

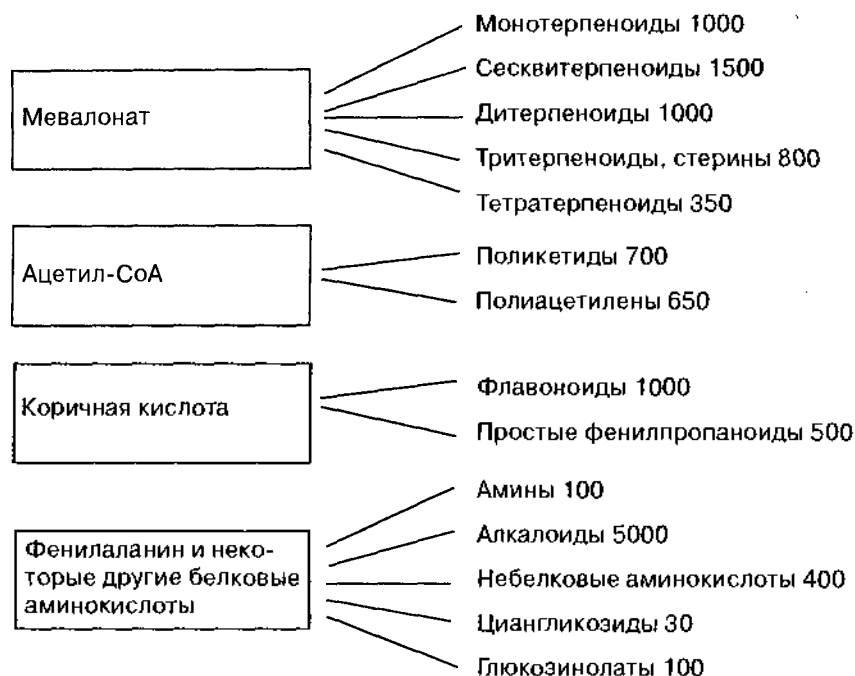
К выделительным (секреторным) тканям относятся разного рода структурные образования, способные активно выделять из растения или изолировать в его тканях продукты метаболизма и капельно-жидкую воду. Выделяемые наружу или накапливаемые внутри жидкие и твердые продукты метаболизма получили общее название *секретов*. Как правило, секреты (смесь терпеноидов, полифенольные соединения и т. д.) относятся к продуктам вторичного метаболизма (обмена), но среди них встречаются и вещества первичного обмена.

Вторичные метаболиты представлены в растениях огромным числом индивидуальных соединений, хотя они образуются на немногих путях обмена веществ (схема 1), и их биогенетическими предшественниками являются мевалонат, ацетил- CoA ¹, коричная кислота и ряд белковых аминокислот.

В левой части схемы 1 указаны биогенетические предшественники основных классов соединений, относимых к продуктам вторичного метаболизма.

Три предшественника: мевалонат, ацетил- CoA и аминокислоты — относятся к веществам первичного обмена; коричная кислота — продукт уже вторичного обмена, но она ока-

¹ Так в сокращенном виде принято обозначать сложное органическое вещество — ацетил-коэнзим А, молекулы которого участвуют в главнейших биохимических реакциях, идущих в живой клетке.



зывается необходимой в ходе биохимического синтеза флавоноидов и различных более простых природных производных фенилпропана, обобщенно называемых фенилпропаноидами.

В правой колонке схемы перечислены главнейшие классы вторичных метаболитов (цифрами указано приблизительное число индивидуальных соединений, выделенное из различных групп организмов). Линиями показана связь между теми или иными соединениями в ходе биохимических реакций. Сами биохимические реакции, в ходе которых одни соединения превращаются в другие, довольно разнообразны, включают множество стадий, но их рассмотрение уже выходит за рамки книги по ботанике.

Элементы, или комплексы, выделительных тканей встречаются во всех органах. В зависимости от того, выделяют они секреты 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, выделяя секрет. Клетки-идиобласты по мере накопления большого количества секрета лишаются протопласта и стенки их нередко опробковывают. Синтез жидких секретов связывают с активной деятельностью внутриклеточных мембран и комплекса Гольджи.

Поскольку продукты вторичного метаболизма биологически активны и

¹ Пояснения схемы в тексте.

могут вызвать повреждение цитоплазмы, существуют механизмы, препятствующие этому. Один из них — перенос таких веществ в вакуоль или в свободное, изолированное от цитоплазмы пространство клетки. Другой механизм — химическое превращение соединений до относительно безвредных, что, разумеется, не исключает их последующее выделение.

Прежде чем выделиться из цитоплазмы, где они синтезируются, секретируемые вещества преодолевают цитоплазматические мембраны — плазмалемму, если вещества выделяются в свободное пространство клетки, или тонопласт — при транспорте в вакуоль.

Эволюционно внутренние выделительные ткани возникли из ассимиляционных и запасующих, а наружные обычно связаны с покровными тканями. Клетки, содержащие оксалат кальция, изначально выступают как ассимиляционные или запасующие и лишь позднее превращаются в выделительные.

Функции выделительных тканей растений существенно отличаются от функций выделительной системы животных. Образующиеся секреты нередко эффективно защищают растения от поедания 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 запас-

ных веществ. Клетки-идиобласты, особенно содержащие оксалат кальция, приобретают значение мест длительного «захоронения» токсичных для растения веществ или веществ, полностью исключенных из метаболизма. Вещества, полностью исключаемые из метаболизма, удаляются из растения при опадении листьев, случивании корки и т. п. Это основной путь избавления от «шлаков».

Судьба секретирующих клеток различна. Иногда они остаются живыми длительное время. При этом секрета осуществляется путем пассивного или активного транспорта либо экзоцитоза. В иных случаях при секреции происходит повреждение клетки. Выделение наружу выработанного секрета сопровождается выбросом части цитоплазмы, но отделяется только безъядерная часть клетки. Наконец, известны случаи, когда клетка полностью дегенерирует и иногда вместе с выработанным ею продуктом выделяется в окружающую среду (например, солевые волоски некоторых галофитов и слизистые клетки корневого чехлика).

Особо следует сказать о выделении капельно-жидкой воды. Этот процесс характерен для многих растений и осуществляется через гидатоды.

Гидатоды состоят из системы клеток мезофилла листа, выделяющих водно-солевые растворы из подходящего к ним небольшого проводящего пучка. Выдавливание капелек жидкости (*гуттация*) происходит через особые устьица над пучком, располагающиеся обычно по краям или на верхушках листьев и не закрывающиеся. Так растение освобождается от избыточной воды и солей.

Ткани внутренней секреции могут быть представлены отдельными

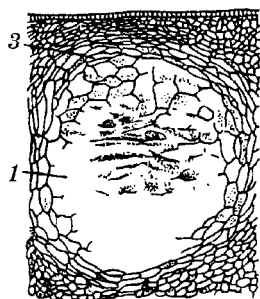
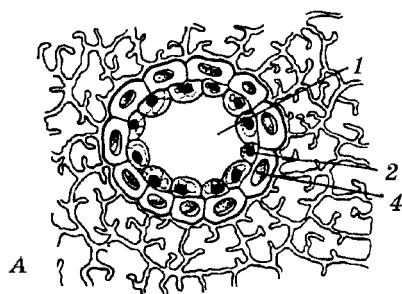
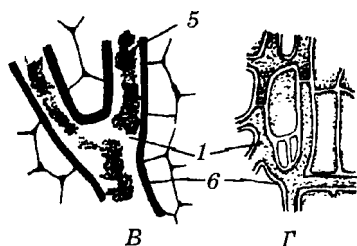


Рис. 50. Ткани внутренней секреции:

А — схизогенное вместилище (смоляной ход) в хвое сосны; *Б* — лизигенное вместилище в околоплоднике мандарина; *В* — нечленистый млечник молочая; *Г* — членистый млечник в тканях латука; *1* — полость вместилища, *2* — секретирующие клетки эпителия, *3* — клетки, образующие стенки вместилища, *4* — механические клетки, *5* — крахмальные зерна, *6* — стенка млечника



клетками-идиобlastами, вместилищами выделений, смоляными ходами, эфирно-масляными каналами (канальцами) и млечниками (рис. 50).

Клетки-идиобlastы (отдельно лежащие выделительные клетки) часто содержат кристаллы оксалата кальция, смесь терпеноидов, таниды и слизи (полисахариды). Содержащие слизь идиобlastы весьма обычны для представителей семейства мальвовых, а содержащие терпеноиды — для лавровых, магнолиевых, перечных и др.

Вместилища выделений обычно представляют собой полости различной формы, располагающиеся в толще других 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 межклетника, которая при этом увеличивается в размерах. Чаше схизо-

генные 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 достаточного количества секрета в межклетнике.

Между лизигенными и схизогенными вместилищами существуют разнообразные переходные формы. Такие переходного типа вместилища встречаются в листьях зверобоя, лавра благородного, камфорного дерева. Иногда внутренние выделительные ткани представлены цепочками клеток в виде продольных рядов, как правило, сопровождающих проводящие пучки (многие бобовые, листья бука, ароидные). В них могут накапливаться дубильные вещества, полифенолы, иногда оксалат кальция в виде рафид (часто у лилейных).

Смоляные ходы и эфирно-масляные каналы (канальцы) всегда образуются схизогенно и изнутри выстланы секретирующими эпи-

телиальными клетками. От схизогенных вместилищ они отличаются главным образом формой. Ходы и каналы (канальцы) более или менее вытянуты и могут ветвиться. Смоляные ходы содержат смолу, т. е. смесь дитерпеноидов, а эфирно-масляные каналы — эфирные масла (смесь моно- и сесквитерпеноидов).

Млечники. Особым типом выделительной ткани являются млечники, пронизывающие в некоторых случаях 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, танины, углеводы, жирные масла, белки и т. д.). Растения, в млечном соке которых имеются значительные количества каучука (изопренпроизводное), используются как каучуконосы. Главный современный источник природного каучука — тропическое дерево из семейства молочайных — гевея бразильская (*Hevea brasiliensis*).

Различают два типа млечников: членистые и нечленистые (рис. 50). Первые образуются в результате слияния многих отдельных «цепочек» клеток в сплошную разветвленную систему. Такие *членистые млечники* встречаются у сложноцветных, маковых и др. *Нечленистые млечники* представляют по сути одну гигантскую клетку, которая, возникнув при прорастании зародыша, растет, ветвится, пронизывая все органы растения (молочай, виды семейства тутовых), но с другими млечниками не объединяется.

Наружные выделительные ткани по происхождению чаще всего свя-

заны с покровными. Различают железистые трихомы: железистые головчатые волоски, железки, нектарники, осмофоры и пищеварительные железки.

У *железистых головчатых волосков* одна или несколько секретирующих верхушечных клеток располагаются на ножке из нежелезистых клеток. У герани, например, железистый волосок состоит из многоклеточной ножки и одноклеточной головки (рис. 36), которая выделяет эфирные масла в пространство между целлюлозной оболочкой и слоем кутикулы. При разрыве кутикулы секрет изливается наружу, после чего образуется новая кутикула и накапливается новая порция секрета. Помимо эфирных масел, в клетках железистых волосков (а также железок) могут накапливаться вода и соли (например, у многих маревых).

Железки — это структуры с многоклеточной секретирующей головкой, располагающейся на короткой ножке, состоящей из немногих несекретирующих клеток или «сидящих» прямо на эпидерме. Железки, как правило, выделяют эфирные масла или воду и растворенные в ней соли (маревые). Эфирно-масляные железки обычны у сложноцветных и губоцветных и служат серьезным подспорьем в диагностике видов лекарственных растений.

Наиболее сложно устроены *нектарники (нектарии)*. Нектарники — это разнообразные железистые образования, выделяющие нектар — сахаристый сок, содержащий раствор сахаров с небольшой примесью белков, спиртов и ароматических веществ (рис. 51). Нектарники располагаются большей частью в цветках — на чашелистиках, в стенках завязи, на цветоножке. У некоторых растений нектарники формиру-

ются и на вегетативных органах (так называемые внецветковые, или экстрафлоральные, нектарники). Форма и строение нектарников разнообразны. Они могут быть трубчатыми, в виде мясистых железистых разрастаний, лепестковидными и т. д. Нектар, выделяемый нектарниками, привлекает опылителей: насекомых и птиц. За время цветения отдельный цветок выделяет в среднем около 14 мг нектара. Функция внецветковых нектарников не вполне ясна.

Осмофоры — это название введено в 1949 г. С. Фогелем — представляют собой особые, относительно просто устроенные образования, выделяющие ароматические вещества (обычно терпеноидной или полифенольной природы), привлекающие насекомых-опылителей. В осмофоры могут дифференцироваться различные части цветка, преобразующиеся в различного типа реснички, ворсинки, железистые пятна и т. п. Считается, что существует не менее

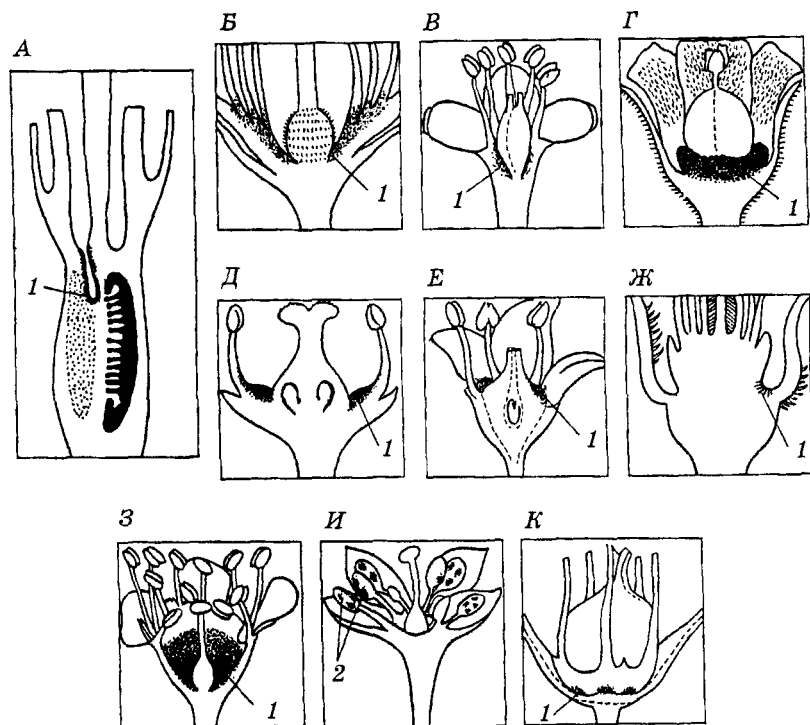


Рис. 51. Флоральные нектарники на продольных разрезах цветков:

А — нарцисса (*Narcissus*) в виде углубления в завязи; Б — наружный нектарник чая (*Camellia sinensis*) в основании тычинок; В — кокколобы ягодоносной (*Coccoloba uvifera*) в виде колец под тычинками; Г — представителей сем. молочайных (*Euphorbiaceae*) в виде дисков под завязью; Д — представителей сем. бересклетовых (*Celastraceae*) в виде дисков между завязью и тычинками; Е — представителей сем. зонтичных (*Umbelliferae*) в виде дисков в верхней части нижней завязи; Ж — джута (*Corchorus*) в форме подушковидных собраний волосков; З — сливы (*Prunus*), выстилающих гипантий изнутри; И — коричника (*Cinnamomum*) в виде измененных бесплодных тычинок — стаминодиев; К — льна (*Linum*) в виде железок у основания тычинок (1 — нектарники, 2 — стаминодии)

500 различных цветочных запахов. Наиболее «знаменит» запах розы.

К наружным выделительным тканям относят пищеварительные железы насекомоядных растений (ро-

сянки, пузырчатки и др.). Жидкость, выделяемая этими железами, содержит протеолитические ферменты, с помощью которых перевариваются пойманные мелкие животные.

Глава 3

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О БИОХИМИИ И ФИЗИОЛОГИИ КЛЕТКИ

ЭНЕРГИЯ И ЖИВЫЕ КЛЕТКИ

Все живые системы поддерживают свою целостность и упорядоченность за счет энергии, поступающей на Землю от термоядерных реакций, происходящих на Солнце. Поглощение (улавливание) этой энергии первично осуществляется почти исключительно за счет процесса фотосинтеза, свойственного живым организмам, обладающим фотосинтезирующими пигментами. У прокариот,

способных к фотосинтезу, соответствующие пигменты встроены в клеточные мембраны. У фотосинтезирующих эукариотических клеток эти пигменты локализованы в хлоропластах либо в хроматофорах. Хлоропласты (и хроматофоры) поглощают эту энергию в ходе процесса фотосинтеза, трансформируя ее в энергию химических связей и синтезируя богатозергетические вещества (углеводы). Одновременно происходит выделение кислорода.

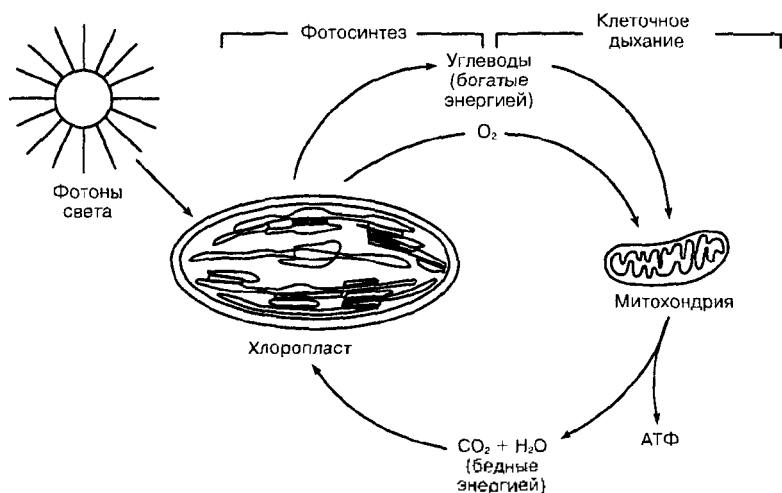


Рис. 52. Общая схема круговорота энергии и вещества в живых системах (на примере эукариотических фотосинтезирующих клеток)

Митохондрии, присущие всем эукариотическим клеткам, осуществляют распад углеводов и запасают выделяющуюся при этом энергию в виде молекул АТФ. Этот процесс, называется *клеточным дыханием*. Он идет с потреблением кислорода и приводит к образованию бедных энергией двуокиси углерода и воды (рис. 52). У прокариот и части грибов известен процесс брожения, отличающийся от дыхания прежде всего тем, что заканчивается образованием иных, энергетически еще достаточно богатых соединений.

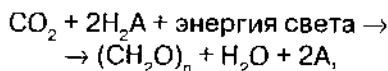
ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез — процесс образования органических веществ при участии энергии света — свойствен лишь клеткам, содержащим специальные фотосинтезирующие пигменты, главнейшими из которых являются хлорофиллы. Это единственный процесс в биосфере, ведущий к запасанию энергии за счет ее внешнего источника.

Ежегодно в результате фотосинтеза на Земле образуется, как полагают, 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 существования на Земле современных форм жизни. Помимо «подпитки» атмосферы кислородом, фотосинтез препятствует увеличению концентрации CO_2 , предотвращая перегрев Земли вследствие так называемого парникового эффекта. Фотосинтез — главнейшее звено биохимических циклов на Земле и основа всех цепей пита-

ния. Запасенная в продуктах фотосинтеза энергия — основной источник энергии для человечества.

Суммарное уравнение фотосинтеза выглядит следующим образом:



где H_2A — любое соединение (чаще это вода), которое может быть окислено, т. е. может быть донором электронов, т. е. свободно их отдавать для восстановления CO_2 ; А — чаще всего кислород, но иногда (редко) под этим символом фигурируют и другие соединения (в случае анаэробного фотосинтеза).

Существуют два принципиально различных типа фотосинтеза — анаэробный и аэробный.

Анаэробный фотосинтез свойствен немногим фотосинтезирующим бактериям. Фотосинтезирующими пигментами у них будут главным образом *бактериохлорофиллы*, в основе которых, как и хлорофиллов, лежит порфириновый скелет (см. рис. 16, гл. 1). Кислород в ходе анаэробного фотосинтеза не выделяется. Это обусловлено отсутствием фотосистемы II (имеется только фотосистема I) и тем, что донором электронов выступает не вода, а сера, сероводород или некоторые другие органические соединения.

Аэробный фотосинтез — важнейший для современных условий жизни на Земле тип фотосинтеза. Он характерен для всех оксифотобактерий, фотосинтезирующих протоктист и растений. Разумеется, происходит он только в клетках, содержащих хлорофиллы. Чисто внешнее проявление этого процесса — выделение кислорода, поскольку донором электронов выступает вода.

Обобщенное уравнение фотосинтеза аэробного типа следующее:

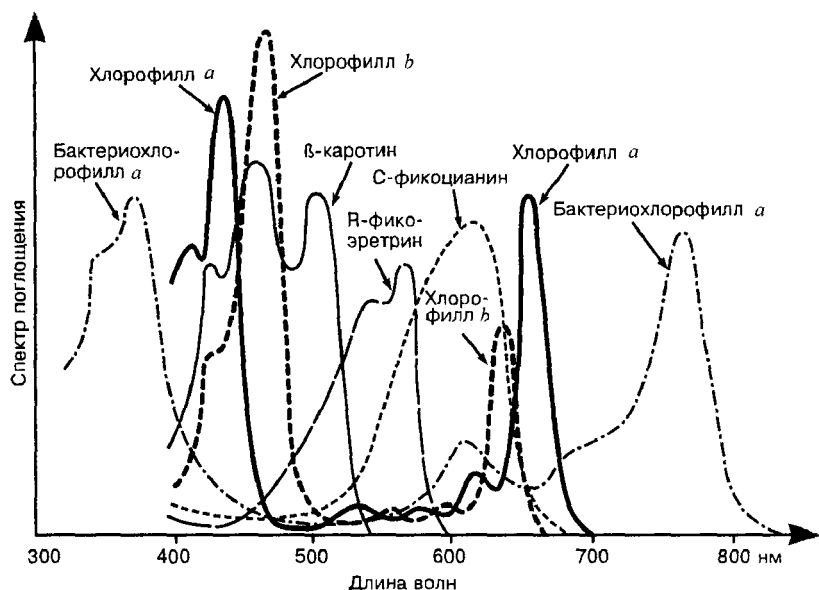
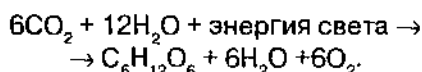


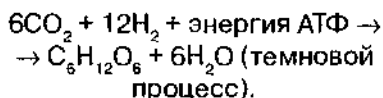
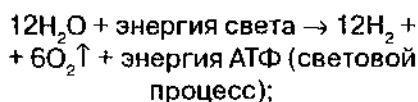
Рис. 53. Спектры поглощения хлорофиллов и β -каротина в органических растворителях и фикобилипротеидов в водном растворе



Фотосинтез в растениях и фотосинтезирующих протоктистах осуществляется в хлоропластах (или хромофорах у последних). У оксифобактерий хлоропластов нет. Отдельная клетка у этой группы организмов в известной мере соответствует отдельному хлоропласту. В такого рода организмах фотосистемы включены в соответствующие мембраны.

Фотосинтез включает два главных этапа, последовательно связанных между собой. Этап поглощения и преобразования энергии (явление, получившее название *светового процесса*) и этап превращения веществ (*темновой процесс*).

Два процесса фотосинтеза выражаются отдельными обобщенными уравнениями:



Световой процесс осуществляется в тилакоидах хлоропластов, темновой — главным образом в их строме. Иначе говоря, они пространственно разобщены.

Пигменты растений, участвующие в фотосинтезе, «упакованы» в тилакоиды хлоропластов в виде функциональных фотосинтетических единиц, называемых *фотосистемами*. Имеются два типа фотосистем — I и II. Каждая фотосистема содержит 250–400 молекул пигментов. Все пигменты фотосистемы могут поглощать частицы световой энергии, называемые фотонами или квантами

света, но только одна молекула хлорофилла данной фотосистемы может использовать поглощенную энергию в фотохимических реакциях. Эта молекула называется *реакционным центром* фотосистемы, а другие молекулы пигментов называются *антенными*, поскольку они улавливают энергию света, подобно антеннам, для последующей передачи реакционному центру.

Благодаря разнообразию пигментов по их способности к поглощению в разных частях спектра спектр видимого света используется весьма полно (рис. 53).

В фотосистеме I реакционный центр образован особой молекулой хлорофилла *a*, обозначаемой как P_{700} (*P* от англ. pigment — пигмент), где 700 — оптимум поглощения в нм. Ре-

акционный центр фотосистемы II также образован молекулой хлорофилла *a* и обозначается индексом P_{680} , поскольку оптимум поглощения лежит в районе 680 нм.

Фотосистемы I и II работают обычно синхронно и непрерывно, но фотосистема I может функционировать отдельно.

В принимаемой модели световых реакций имеются некоторые неясные моменты, но в общих чертах она выглядит следующим образом.

Все молекулы пигментов в фотосистемах способны улавливать энергию солнечного света. В случае антенных пигментов свет, поглощенный молекулами, поднимает их электроны на более высокий энергетический уровень, в конечном итоге высокоэнергетические электроны достига-

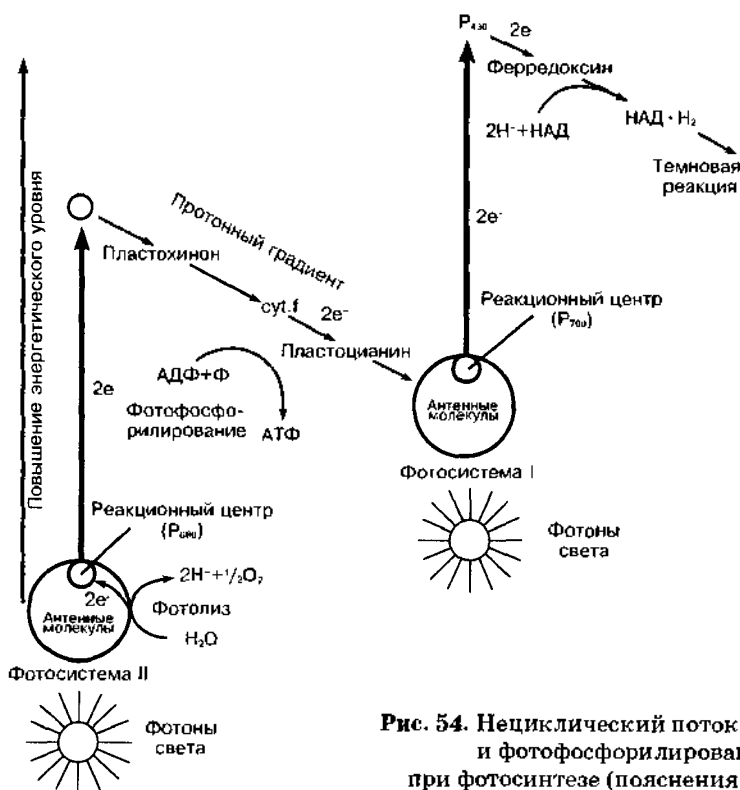


Рис. 54. Нециклический поток электронов и фотофосфорилирование при фотосинтезе (пояснения в тексте)

ют реакционного центра. В случае фотосистемы II энергия света утилизируется реакционным центром P_{680} . Возбужденные энергизированные электроны центра P_{680} парами переносятся на молекулу соединения, очевидно, относящегося к классу хинонов (один из представителей фенольных соединений) и называемого акцептором. На схемах, иллюстрирующих фотосинтез, акцептор обычно обозначают литерой Q, что связано с первой буквой английского слова *quenck* — гасить (рис. 54). От акцептора начинается электронный поток, в котором электроны спускаются по электронотранспортной цепи к фотосистеме I. Компонентами этой цепи являются цитохромы — белки (на рис. 54 обозначены как cyt. f.), содержащие железо и серу, хиноны и белок пластоцианин, содержащий медь. Электронотранспортная цепь между фотосистемами I и II устроена так, что АТФ может образовываться из АДФ и Ф, причем этот процесс аналогичен окислительному фосфорилированию, происходящему в митохондриях. В хлоропластах он связан с энергией света и поэтому получил название фотофосфорилирования.

Молекула P_{680} , потерявшая свои электроны (в момент потери происходит флуоресценция), заменяет их электронами донора. Как известно,

таким в аэробном фотосинтезе является вода. Когда электроны молекулы воды поступают к P_{680} , молекула диссоциирует на протоны и кислород. Это окислительное расщепление молекул воды осуществляется под влиянием энергии солнечного света (светозависимая диссоциация) и известно под названием фотоллиза (рис. 55). Ферменты, ответственные за фотоллиз воды, располагаются на внутренней стороне мембраны тилакоидов. Таким образом, фотоллиз воды участвует в создании градиента протонов через мембрану, где высокая концентрация протонов оказывается во внутреннем пространстве тилакоидов. Протонный градиент способствует синтезу АТФ из АДФ и фосфата в ходе фотофосфорилирования.

В фотосистеме I энергия света, «уловленная» антенными пигментами фотосистемы, поступает в реакционный центр P_{700} . От P_{700} электроны передаются на электронный акцептор P_{430} , который, вероятно, представляет белок, содержащий железо и серу. P_{430} передает свои электроны на другой железосеросодержащий белок — ферредоксин, а последний — на кофермент НАД, который восстанавливается до НАД · H_2 . Молекула P_{700} в ходе процесса окисляется, но затем восстанавливает потерянные электроны за счет электронов, поступаю-

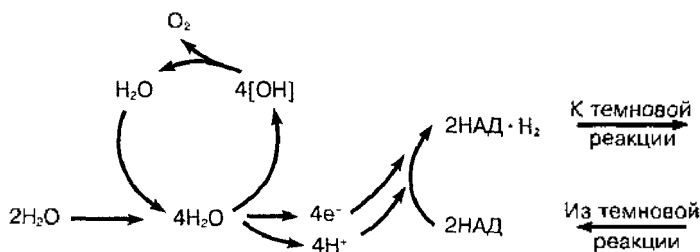


Рис. 55. Общий ход фотоллиза воды (пояснения в тексте)

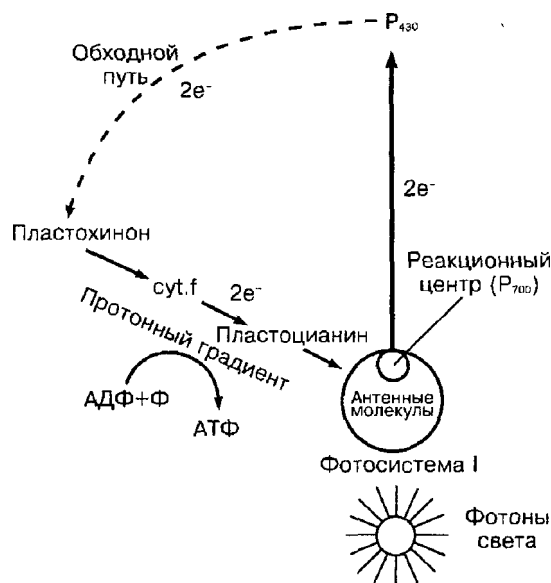


Рис. 56. Циклический поток электронов и циклическое фотофосфорилирование при фотосинтезе (пояснения в тексте)

щих по электротранспортной цепи от фотосистемы II. Таким образом, на свету электроны перемещаются от воды к фотосистемам II и I, а затем к НАД. Этот односторонний поток называется нециклическим потоком электронов, а образование АТФ, которое при этом происходит, — нециклическим фотофосфорилированием. Общий энергетический выход нециклического потока электронов (идет 12 пар электронов от H_2O до НАД) составляет 12АТФ и $12\text{НАД} \cdot \text{H}_2$.

Фотосистема I может работать независимо от фотосистемы II. Этот процесс называют циклическим потоком электронов. Общая схема циклического потока электронов показана на рис. 56.

В ходе процесса не происходит фотолиза воды, выделения O_2 и образования $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$, однако образуется АТФ. Поскольку в описываемом

случае синтез АТФ связан с циклическим потоком электронов, его называют циклическим фотофосфорилированием.

У эукариотических клеток циклическое фотофосфорилирование осуществляется достаточно редко, в тех случаях, когда клетка с избытком снабжается восстановителем в форме $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$ извне, из других клеток или из других компартментов клетки. Однако подобная схема лежит в основе процессов анаэробного фотосинтеза у фотосинтезирующих бактерий, но, разумеется, с участием иных пигментов (бактериохлорофиллов или хлоробийум-хлорофиллов).

На второй (темновой) стадии фотосинтеза химическая энергия (в виде АТФ), запасенная в ходе световой реакции, используется для восстановления углерода. Углерод доступен для фотосинтезирующих клеток в виде диоксида углерода, при-

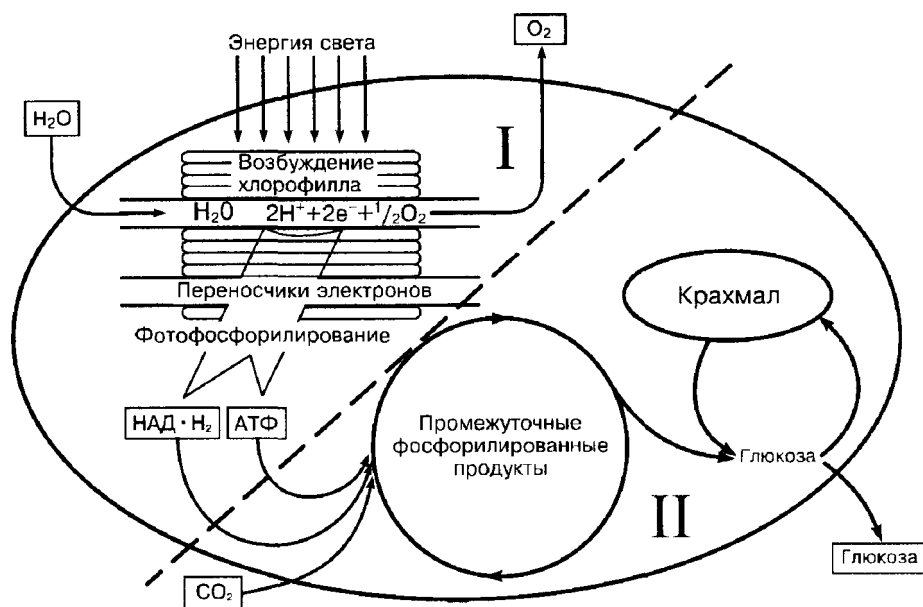


Рис. 57. Обобщенная схема процессов фотосинтеза (пояснения в тексте):

эллиптическая фигура — условная граница хлоропласта; I — часть схемы, иллюстрирующая световую фазу; II — часть схемы, иллюстрирующая темновую фазу

чем водоросли, багрянки и оксифотобактерии усваивают CO_2 , растворенный в воде. У растений диоксид углерода поступает к фотосинтезирующим клеткам через устьица (рис. 57).

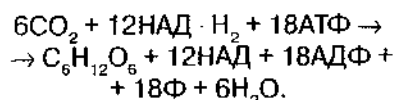
Восстановление углерода происходит у эукариот в строме хлоропластов в цикле реакций, известных как *цикл Кальвина* (по имени американского биохимика М. Кальвина, Нобелевская премия 1961 г. за его открытие).

Исходное (или конечное) соединение цикла Кальвина — пятиуглеродный сахар, фосфорилированный двумя фосфатными остатками — рибулозо-1,5-бисфосфат (РБФ). CO_2 входит в цикл и фиксируется на РБФ. Образованное при этом шестиуглеродное соединение затем расщепляется на две молекулы 3-глицеро-

фосфата, или 3-фосфоглицерата. Каждая молекула 3-глицерофосфата содержит 3 атома углерода, в силу чего другое название цикла Кальвина — C_3 -путь (говорят еще о C_3 -типе фотосинтеза и о C_3 -растениях). Катализирует эти ключевые реакции фермент рибулозобисфосфаткарбоксилаза. Он располагается на поверхности тилакоидов. Упрощенная схема цикла Кальвина представлена на рис. 58. В течение каждого оборота цикла одна молекула CO_2 восстанавливается, а молекула РБФ регенерируется и вновь может участвовать в следующем аналогичном цикле.

Шестиуглеродный сахар глюкоза в конечном итоге образуется в результате шести оборотов цикла, которые ведут к «поглощению» 6 молекул CO_2 .

Суммарное уравнение синтеза глюкозы в ходе цикла Кальвина можно записать следующим образом:



Цикл Кальвина — не единственный путь фиксации углерода в темновых реакциях. У некоторых растений первый продукт фиксации CO_2 — не трехуглеродная молекула 3-глицерофосфата, а четырехуглеродное соединение — оксалоацетат. Отсюда этот путь фотосинтеза получил название C_4 -пути (C_4 -растения). Оксалоацетат затем быстро превращается либо в малат, либо в аспартат, которые переносят CO_2 к РБФ цикла Кальвина. Существует особая анатомическая структура в мезофилле листа (кранцструктура), сопряженная с C_4 -путем фотосинте-

за. У C_4 -растений начальные этапы фотосинтеза осуществляются по преимуществу в клетках обкладок проводящих пучков, а C_3 -путь (цикл Кальвина) — в клетках мезофилла. Иначе говоря, C_4 -растения используют оба пути фотосинтеза, но они в пределах одного растения пространственно разделены. C_4 -растения более экономно утилизируют CO_2 , чем C_3 -растения. C_4 -растения обладают способностью поглощать CO_2 с минимальной потерей воды. Кроме того, у C_4 -растений практически отсутствует фотодыхание — процесс выделения CO_2 и поглощения O_2 на свету.

C_4 -растения известны среди 19 семейств цветковых (из них 3 — однодольные и 16 — двудольные), и, очевидно, этот путь фотосинтеза возник независимо в разных филогенетических линиях. Однако практически

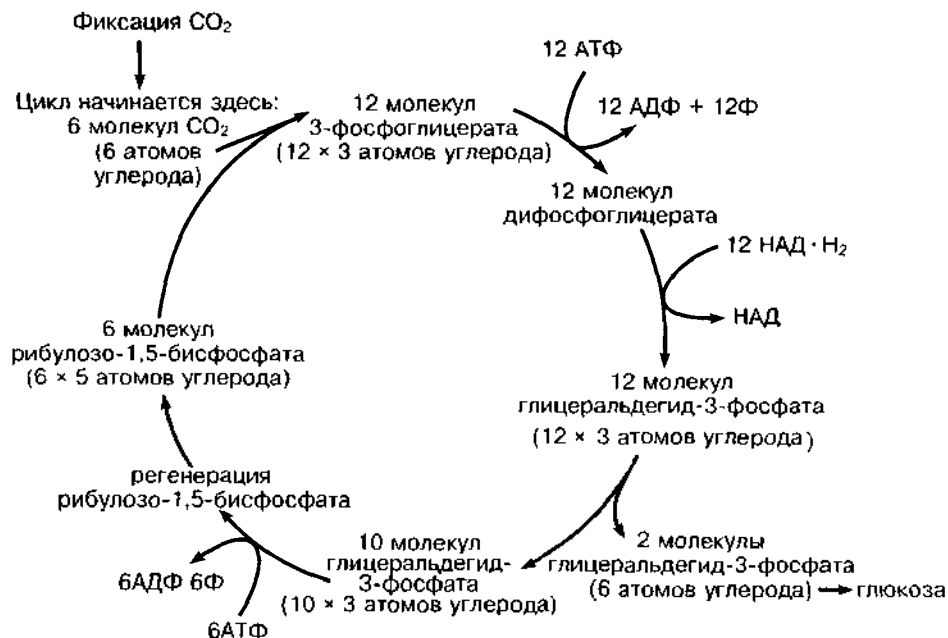


Рис. 58. Упрощенная общая схема цикла Кальвина (пояснения в тексте)

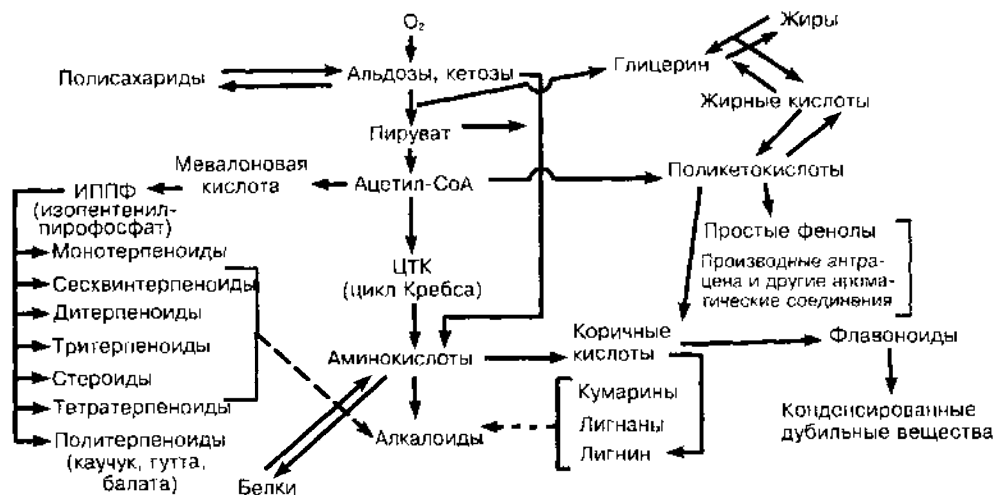


Рис. 59. Биогенетическая связь продуктов вторичного метаболизма фотосинтеза (частичные пояснения в тексте)

все C_4 -растения адаптированы к высокой инсоляции, повышенным температурам и засухе. Оптимальная температура для роста и развития таких растений выше, чем у C_3 -растений; C_4 -растения процветают даже при температурах, которые губительны для многих C_3 -видов.

Помимо C_3 - и C_4 -путей, известен еще так называемый метаболизм органических кислот по типу толстянковых (CAM — метаболизм, по начальным буквам английских слов *crassulacean acid metabolism*). Растения, фотосинтезирующие по CAM-типу, могут фиксировать CO_2 в темноте с помощью фермента фосфоенолпируваткарбоксилазы, образуя яблочную кислоту, которая запасается в вакуолях. В течение последующего светового периода яблочная кислота декарбоксилируется и CO_2 присоединяется к РБФ цикла Кальвина в пределах той же клетки. Иначе говоря, CAM-растения также используют оба пути фотосинтеза, но они разделены в пределах одно-

го растения во времени. CAM-метаболизм обнаружен у многих суккулентных пустынных растений, у которых устьица открыты в ночное время и закрыты днем. CAM-растения, как правило, хорошо адаптированы к засухе, но особенности их метаболизма снижают способность к ассимиляции CO_2 . Поэтому многие CAM-растения (например, кактусы) растут медленно и вне экстремальных условий слабо конкурируют с C_3 - и C_4 -растениями.

Каким бы путем ни осуществлялся фотосинтез, в конечном итоге он завершается накоплением энергетически богатых запасных веществ, составляющих основу для поддержания жизнедеятельности клетки, а в итоге — всего многоклеточного организма. Эти вещества являются продуктами первичного метаболизма. Помимо главнейшей своей функции, первичные метаболиты — основа для биосинтеза соединений, которые принято называть продуктами вторичного метаболизма.

Последние, часто называемые условно «вторичными метаболитами», целиком «обязаны» своим существованием в природе продуктам, образующимся в итоге фотосинтеза. Следует заметить, что синтез вторичных метаболитов осуществляется за счет энергии, освобождающейся в митохондриях в процессе клеточного дыхания.

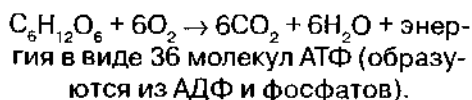
Вторичные метаболиты — предмет изучения химии растений (фитохимии), но небезынтересно ознакомиться со схемой (рис. 59), на которой показана их биогенетическая связь с прямыми продуктами фотосинтеза.

ДЫХАНИЕ И БРОЖЕНИЕ

Дыхание — универсальный процесс, свойственный прежде всего эукариотическим клеткам. В результате дыхания химическая энергия углеводов передается на АТФ — универсальную энергонесущую молекулу. Считается, что дыхание, как таковое, начинается с расщепления глюкозы — строительного «блока» сахара и крахмала.

Дыхание у эукариотических клеток всегда осуществляется в аэробных условиях и заканчивается образованием энергетически бедных — воды и диоксида углерода (CO_2).

Процесс дыхания начинается в цитоплазме и завершается в митохондриях. Общее уравнение полного окисления глюкозы может быть записано в виде следующей обобщенной формулы:



Весь процесс принято делить на несколько основных стадий: глико-

лиз, цикл Кребса и электронотранспортную цепь.

Процесс неполного окисления углеводов, идущий анаэробно (или иногда аэробно), но завершающийся образованием энергетически достаточно богатых соединений (лимонной, уксусной, молочной и т. п. кислот), получил название *брожения*. Он свойствен многим прокариотическим организмам, в частности бактериям, многим грибам и части животных клеток, испытывающих недостаток кислорода. Общая схема взаимосвязи между брожением и дыханием показана на рис. 60.

Гликолиз — общий этап дыхания и брожения, происходит в цитоплазме клеток. Он осуществляется в отсутствие кислорода и свойствен, по видимому, всем живым организмам. Гликолиз, очевидно, возник до появления в атмосфере Земли кислорода и появления эукариотических клеток. Его следует рассматривать как один из самых примитивных и архаичных биохимических процессов.

Процесс гликолиза ферментативен и включает девять реакций, причем одна из них, окислительная, сопряжена с фосфорилированием на уровне субстрата (так называют фосфорилирование, происходящее в процессе гликолиза). При этом две молекулы НАД восстанавливаются до двух молекул НАД · H_2 и запасается значительная часть энергии, высвобождающаяся при реакции окисления. Кроме того, в процессе гликолиза 2 молекулы АДФ превращаются в 2 молекулы АТФ.

На первом этапе гликолиза глюкоза и другие углеводы ферментативным путем превращаются во фруктозо-1,6-бисфосфат. На этом этапе дыхания энергия, запасенная ранее, лишь расходуется.

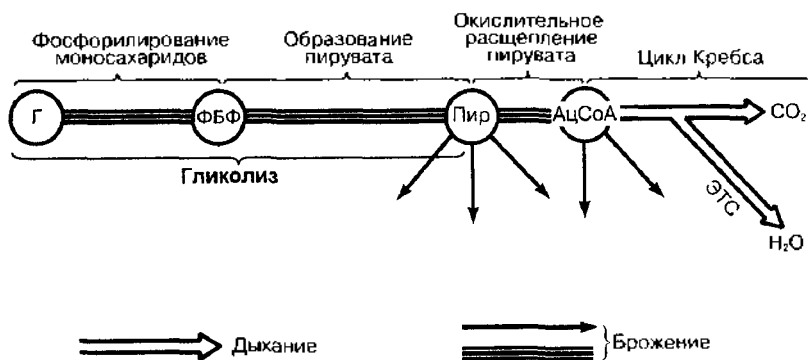


Рис. 60. Взаимосвязь между дыханием и брожениями (частичные пояснения в тексте);

Г — глюкоза, ФБФ — фруктозо-1,6-бисфосфат, Пир — пируват, АцСоА — ацетил-СоА, ЭТС — электрооттранспортная сеть

В ходе второго этапа гликолиза фруктозо-1,6-бисфосфат превращается в пируват (соединение пировиноградной кислоты) — ключевое соединение в энергетическом обмене клетки. Конечный итог этих двух этапов процесса гликолиза состоит в том, что одна молекула глюкозы превращается в две молекулы пирувата, а энергия оказывается запасенной в виде четырех молекул: 2АТФ и $2\text{НАД} \cdot \text{H}_2$.

Пируват может быть утилизирован различными путями в зависимости от характера метаболизма и типа клетки. Некоторые пути будут охарактеризованы ниже в самом общем плане.

Достаточно часто (этот этап разные исследователи относят либо к процессу дыхания, либо к завершающим этапам некоторых видов брожения) от пирувата, содержащего три атома углерода, отщепляется CO_2 — образуется уксусная кислота, которая с коферментом (СоА)¹ вре-

менно образует активное соединение — ацетилкоэнзим А (ацетил-СоА). Это соединение — ключевой фермент, активирующий начальные этапы процесса дыхания и завершающий некоторые виды брожения, идущие в присутствии кислорода. Анаэробные виды брожения (у части прокариот) могут осуществляться, в принципе, и без участия ацетил-СоА. В частности, при спиртовом брожении пируват в конечном итоге превращается в спирт этанол и диоксид углерода, при молочнокислом — главным образом в молочную кислоту, а при маслянокислом — в масляную кислоту и опять же диоксид углерода. Все другие виды брожения представляют собой комбинацию этих трех типов.

Основной внешний фактор, который обуславливает последующую утилизацию пирувата в процессе дыхания, — кислород. Аэробный путь (эукариоты, часть прокариот) приводит к полному окислению глюкозы,

¹ Кофермент А — большая молекула, состоящая из нуклеотида и пантотеновой кислоты (витамина группы В).

при этом образуется больше молекул АТФ, чем в результате гликолиза. Эта часть процесса дыхания осуществляется в митохондриях эукариотических клеток в два этапа — в цикле Кребса и в электронотранспортной цепи.

Ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса, локализуются в матриксе митохондрий. Сюда же свободно проникают через мембраны пируват и АТФ. Ферменты и другие компоненты электронотранспортной цепи встроены в мембраны крист митохондрий на их внутренней стороне.

Цикл Кребса (лимоннокислый цикл, цикл трикарбоновых кислот), названный так по имени английского биохимика Х. Кребса (Нобелевская премия за 1953 г.), изучившего его, начинается с образования лимонной кислоты (цитрата). Однако перед тем

как «войти» в цикл Кребса, пируват окисляется и декарбоксилируется. В ходе этой реакции выделяется энергия и из НАД образуется НАД · Н₂, а из одной молекулы пирувата образуется одна ацетильная группа. Каждая ацетильная группа затем временно присоединяется к коферменту А (CoA), образуя ацетил-CoA.

В такой «активированной» форме двухуглеродные ацетильные группы соединяются с четырехуглеродным соединением оксалоацетатом и образуется шестиуглеродное соединение цитрат. По ходу работы цикла два из шести углеродных атома цитрата окисляются до CO₂, а оксалоацетат восстанавливается и вновь оказывается в цикле (рис. 61). В результате всех реакций при окислении углеродных атомов выделяется энергия, которая используется для превращения АДФ в АТФ (1 молеку-

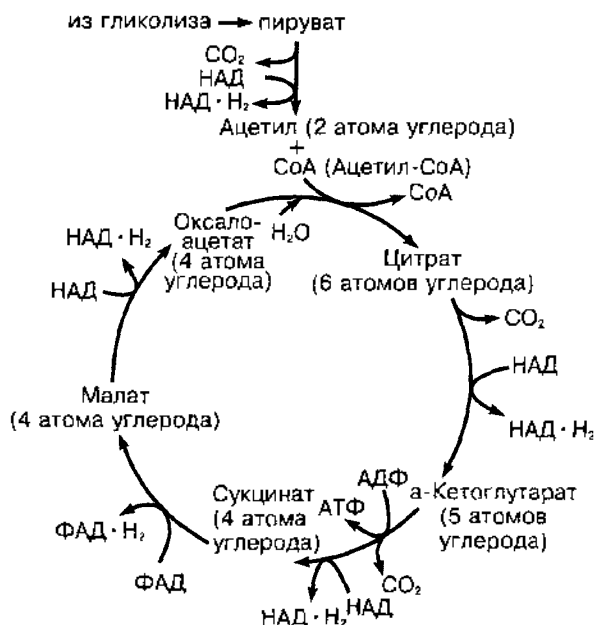


Рис. 61. Общая схема цикла Кребса (пояснения в тексте):

ФАД и ФАД · Н₂ — окислительная и восстановительная формы флавиновых ферментов

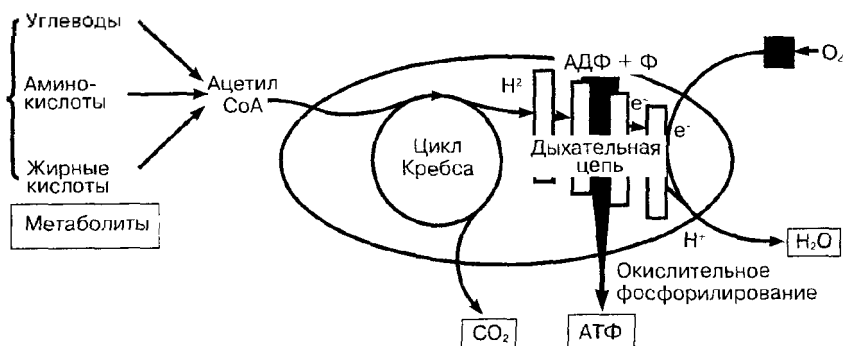


Рис. 62. Клеточное дыхание в митохондриях (пояснения в тексте):
эллиптическая фигура — условная граница митохондрии

ла на цикл) и образования $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$ из НАД (3 молекулы на цикл). В цикле Кребса кислород прямо не участвует. В результате реакций цикла Кребса молекула глюкозы полностью окисляется. Часть ее энергии использовалась на синтез АТФ из АДФ . Большая часть, однако, остается в форме электронов, образовавшихся при окислении углерода. Эти электроны переходят к переносчикам электронов, главнейший из которых НАД . Переносчики электронов передают их на *электронотransпортную цепь*, в основе которой лежат различные белки (в частности, *цитохромы*). Параллельно другой компонент цепи — *хиноны* — обеспечивают перенос протонов через мембрану митохондрий. Например, когда молекула хинона захватывает электрон от цитохрома, она присоединяет и протон из окружающей среды. Если хинон отдает электрон следующему цитохрому, то протон возвращается в среду. При этом устанавливается протонный градиент.

Протонный градиент способствует синтезу АТФ из АДФ . При движении электронов по электронотransпортной цепи они спускаются «под горку» с высокого энергетического уровня на более низкий, к кислороду. Энергия, которая при этом выделяется, используется опять же для синтеза АТФ из АДФ . Данный процесс называется *окислительным фосфорилированием*¹. В конце цепи электроны захватываются кислородом и объединяются с протонами (ионами водорода) с образованием молекулы воды. Этим завершается процесс дыхания (рис. 62).

В результате расщепления одной молекулы глюкозы в процессе дыхания образуется 36 молекул АТФ , главного универсального носителя связанной энергии. Анаэробное брожение дает лишь две молекулы АТФ на каждую молекулу глюкозы. Энергия, запасенная в виде АТФ , используется далее для осуществления всех биохимических реакции и всех физиологических процессов в клетке, требующих ее затрат.

¹ Ныне большинство биохимиков полагают, что окислительное фосфорилирование в митохондриях осуществляется путем хемиосмотического сопряжения (теория английского биохимика Питера Митчелла, Нобелевская премия по химии за 1978 г.).

ДВИЖЕНИЕ ВЕЩЕСТВ В КЛЕТКИ И ИЗ КЛЕТОК

Жизнедеятельность любого живого организма определяется жизнедеятельностью его составляющих единиц — клеток.

Основной регулирующей структурой любой клетки является биологическая мембрана. Обладая избирательной проницаемостью, биологическая мембрана регулирует в клетках и их частях концентрацию продуктов метаболизма, их транспорт и обмен.

Регуляция обмена веществ через мембраны зависит, с одной стороны, от активности самой клетки, с другой — от физико-химических свойств мембран.

Основное вещество, поступающее и удаляемое из клеток, — вода. Движение воды в живых системах подчиняется законам объемного потока, диффузии и осмоса.

Объемный поток — это движение воды под действием силы тяжести или под давлением. Разница в потенциальной энергии составляет *водный потенциал*, которым и определяется направление движения воды, т. е. она перемещается из области высокого водного потенциала в область более низкого.

Диффузия всегда происходит по градиенту, т. е. из области с более высокой концентрацией раствора в область с более низкой.

Осмос — движение воды через биологическую мембрану, которая пропускает воду и не пропускает растворенные в ней вещества. Такая мембрана называется полупроницаемой. В отсутствие других сил осмотическое движение воды происходит из области с более низкой концентрацией растворенного вещества в область более высокой его концен-

трации в растворе. Давление, которое следует приложить к раствору, чтобы остановить поступление воды, называется *осмотическим давлением*, или *осмотическим потенциалом*. Растворы, развивающие равное осмотическое давление, называют изотоническими, меньшее (по отношению к другому) — гипотоническими, большее — гипертоническими.

Клетки (одноклеточных и многоклеточных организмов) далеко не всегда существуют в изотонической среде. У части пресноводных одноклеточных протоктистов, например видов эвглены, содержимое клетки гипертонично по отношению к окружающей водной среде. Вода при этом стремится внутрь клетки, и ее избыток в конечном итоге может разорвать последнюю. Избыток воды удаляется с помощью сократительной вакуоли, собирающей ее из всех частей клетки и выкачивающей наружу путем ритмичных сокращений.

Большинство растительных клеток существует в гипотоническом растворе. В силу этого поглощающий воду протопласт увеличивается в объеме, плазматическая мембрана растягивается и давит на клеточную стенку, которая, однако, не разрывается в силу ее достаточной механической прочности. Давление внутриклеточного раствора, развиваемое в результате, главным образом, осмоса, создает так называемое тургорное давление, которому противостоит равное по величине механическое давление клеточной стенки, направленное внутрь. *Тургорное давление* определяет тургор растений (их упругость). Потеря тургора растительными клетками в результате уменьшения количества воды во внешней среде ведет к увяданию, опусканию листьев и стеблей. На уровне клетки это выражается в яв-

лении плазмолиза — сжатию протопласта при удалении воды из вакуолей и отделении плазматической мембраны от клеточной стенки. Чисто искусственно плазмолиз может быть вызван путем помещения клеток в гипертонический раствор.

Молекулы растворенных веществ проходят через мембраны благодаря трем процессам: простой диффузии, облегченной диффузии и активному транспорту. Путем простой диффузии через мембраны проникают главным образом неполярные гидрофобные вещества (в частности, кислород), легко растворимые в липидах.

Путем простой диффузии через мембрану проникают молекулы воды и CO_2 . Это связано прежде всего с тем, что эти молекулы малы.

Большинство веществ, необходимых клеткам, полярно и переносятся через биологические мембраны с помощью погруженных в нее *транспортных белков (белков-переносчиков)*. Все транспортные белки, встроенные в мембрану, вероятно, образуют непрерывный белковый проход через нее, поэтому транспортируемые вещества не контактируют с гидрофобной внутренней частью липидного слоя.

Транспортный белок не претерпевает изменений в процессе транспорта и в этом сходен с ферментами. Однако в отличие от ферментов транспортные белки обычно не вызывают химических изменений веществ, с которыми они временно связываются в процессе транспортировки.

Существуют две основные формы транспорта с помощью переносчиков — *облегченная диффузия* и *активный транспорт*. Облегченная диффузия обусловлена, как и простая диффузия, градиентом concentra-

ции и осуществляется только соответственно этому градиенту. Перенос растворенных веществ против градиента концентрации или электрохимического градиента требует затраты энергии и получил название *активного транспорта*.

В клетках животных наиболее важным механизмом активного транспорта является так называемый *натриево-калиевый насос*, связанный с разницей в градиенте концентрации ионов K^+ и Na^+ в растворах вне и внутри клетки. Что же касается растений и грибов, то у них функционирует *протонный насос*, определяющийся градиентом концентраций H^+ . При этом используется энергия АТФ, которая расщепляется особым ферментом, локализованным в мембране.

Помимо различных форм транспорта через мембрану, контролируемое движение веществ в клетку и из клетки может происходить с помощью эндоцитоза и экзоцитоза — процессов транспортировки в образованных мембраной пузырьках. При *эндоцитозе* вещества попадают в клетку в результате инвагинации (впячивания) мембраны. Образующиеся при этом мелкие пузырьки отщепляются от плазматической мембраны и с помощью микротрубочек переносятся в цитоплазму вместе с заключенным в них веществом. Захват плотных частиц получил название *фагоцитоза*. Он свойствен, главным образом, простейшим животным (в частности, амебам) и ряду протоктист.

Поглощение растворенных веществ обозначают специальным термином — *пиноцитоз*. Пиноцитоз встречается у многих одно- и многоклеточных организмов, включая и растения.

Процесс, обратный эндоцитозу, получил название *экзоцитоза*. Мем-

бранные пузырьки, в частности пузырьки, образуемые диктиосомами, вместе с заключенным в них содержимым транспортируются к плазматической мембране, сливаются с ней и экскретируют за пределы наружной клеточной мембраны их содержимое.

Минеральное и воздушное питание, дальний и ближний транспорт, водный режим растений. С помощью процесса фотосинтеза растение образует сахара — ассимиляты. Основная масса ассимилятов образуется в листьях. Образование ассимилятов составляет основу воздушного питания растений. Растворенные в воде минеральные вещества в виде водных растворов ионов поступают в растение 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 строго определенного состава. Минеральное питание растений, особенно азотистое, тесно связано с процессами роста и развития и в известной степени (в пределах нормы реакции организма) определяет их интенсивность.

Механизм поступления водных растворов ионов в корень сложен. Он связан с их адсорбцией и активным поглощением из почвы.

Процесс поглощения почвенных растворов начинается с «работы» корневых волосков, из которых они поступают через первичную кору, эндодерму и перицикл к первичной ксилеме. Этот путь от корневых волосков к ксилеме осуществляется по симпласту¹ и системе вакуолей. Кроме того, до эндодермы передвижение водных растворов возможно и по апопласту, т. е. системе, образованной примыкающими друг к другу клеточными стенками. О конкретных процессах, способствующих их поглощению и перемещению, уже говорилось на стр. 115–117. Перемещение любых питательных веществ, условно говоря, в пределах одного уровня называют *ближним транспортом*. Перемещение питательных веществ вдоль оси растения — *дальний транспорт*.

Существуют два основных направления перемещений больших количеств веществ в растении: *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 (верхушка побегов, цветки, плоды) (рис. 63). Такие перемещения осуществляются по специальным проводящим тканям — ксилеме и флоэме.

Транспорт ассимилятов — дальний и ближний — всегда сопряжен с затратой энергии, получаемой за

¹ Симпласт — система связанных между собой плазмодесмами протопластов клеток растений.

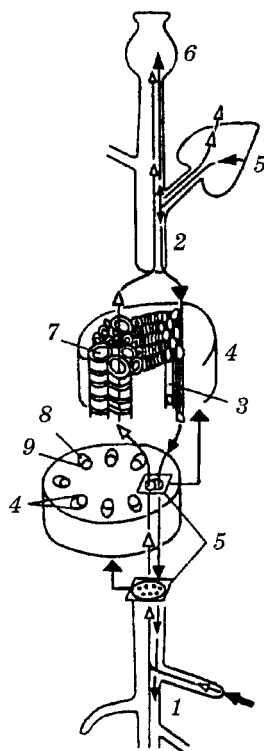


Рис. 63. Главные транспортные пути транспирационного — восходящего потока (стрелка со светлым наконечником) и потока ассимилятов — нисходящего (стрелка с темным наконечником):

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

счет аэробного дыхания. Вначале ассимилянты (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 (т. е. с затратой энергии) «перекачивается» в ситовидные трубки. Дальний транспорт сахаров

по ситовидным трубкам осуществляется в виде сахарозы. В местах потребления ассимилятов или отложения запасных веществ ассимилянты переходят из ситовидных трубок и достигают конкретного места назначения по симпластическому пути вновь в виде глюкозы.

Растущие органы и ткани — листья, меристемы — активно «притягивают» к себе ассимилянты из мест их хранения, а также из закончивших рост листьев.

Главный путь дальнего транспорта ионов — транспирационный ток по ксилеме. Для ближнего транспорта в корне, как сказано, используются симпласт и апопласт. 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 (Ca и Mg) удаляется вместе с осенним листопадом, другая часть к этому времени из листьев отводится.

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 подустьичные полости и через устьичные щели испаря-

ются в атмосферу. Движение устьиц (открытие и закрывание) регулирует 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. Капиллярные силы поднимают столб воды, заполняющий сосуды со скоростью от 1 до 100 см/ч. Кроме того, при подъеме воды по сосудам важную роль играет сила сцепления молекул воды — когезия и адгезия — сцепление воды со стенками сосудов. Тем самым создаются условия, позволяющие удерживать в сосудах столб воды высотой до 140 м. Высота самых больших деревьев, очевидно, не может превысить эту величину.

В процессе жизнедеятельности растения накапливают первичные метаболиты и продукты вторичного метаболизма. Накопление метаболитов определяется тремя главными причинами: необходимостью поддержания жизнедеятельности организма и создания резерва энергетических и пластических веществ (первичные метаболиты), защиты от поедания животными и внедрения болезнетворных организмов (продукты вторичного метаболизма) 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 (реутилизоваться). Изредка вторичные метаболиты оказываются в роли шлаков и удаляются либо путем опадения тех частей растения, где они накапливаются, либо выделяются при разрыве соответствующих структур делительных 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.

Глава 4

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ

Практически у всех многоклеточных эукариот в ходе морфологической эволюции прослеживается тенденция к увеличению расчленения тела путем образования разнообраз-

ных выростов и ответвлений. Это позволяет увеличивать поверхность организма без существенного увеличения его объема. Такой процесс получил название ветвления.

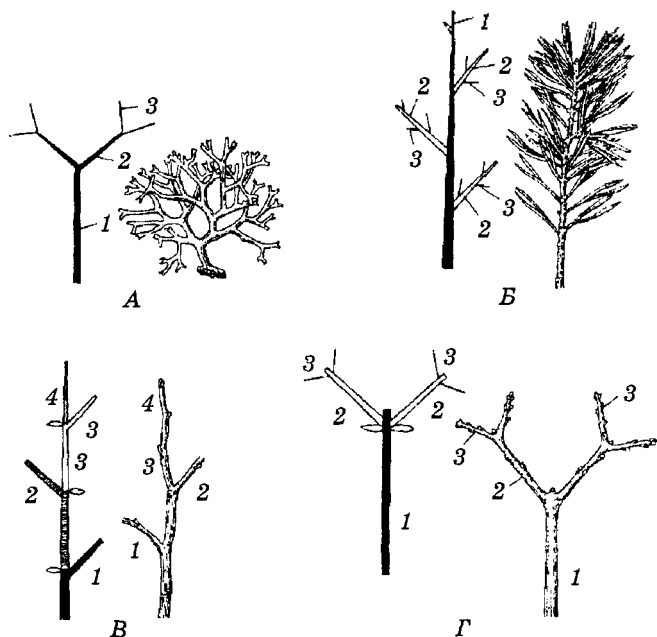


Рис. 64. Типы ветвления:

А — схема дихотомического ветвления (водоросль диктиота); Б — схема моноподиального ветвления (побег сосны); В — схема симподиального ветвления по типу монохазия (побег черемухи); Г — схема симподиального ветвления по типу дихазия (побег сирени); 1, 2, 3, 4 — оси первого и последующих порядков

ВЕТВЛЕНИЕ

Ветвление у растений, части протоктист (водорослей), а также у грибов — это образование системы разветвленных осей. Оно обеспечивает организмам увеличение общей площади соприкосновения с воздушной средой, водой или почвой. У протоктист типа водорослей в результате ветвления возникает система талломов (слоевищ). Сходное образование у грибов получило название мицелия. У растений в результате ветвления, связанного с деятельностью меристем, образуются системы побегов и корней. Механизмы ветвления у разных групп растительных организмов существенно различаются (рис. 64).

Ветвление возникло в процессе эволюции тела растений еще до появления органов. В простейших случаях верхушка главной оси вильчато ветвится и дает начало двум осям следующего порядка. Это так называемое *верхушечное*, или *дихотомическое*, ветвление. Верхушечным ветвлением обладают многие многоклеточные водоросли (царство протоктист), а также некоторые растения, например плауны. У остальных групп растений чаще встречается *боковой тип ветвления*. При этом на главной оси возникают боковые выросты, которые дают начало боковым осям. Следует выделить два типа бокового ветвления: *моноподиальное* и *симподиальное*. При моноподиальной системе ветвления каж-

дая ось представляет собой моноподий, т. е. результат работы одной верхушечной меристемы. Моноподиальное ветвление характерно для многих голосемянных (например, для ели) и значительной части травянистых покрытосемянных. Большинство покрытосемянных, однако, ветвится по симподиальному типу. При симподиальном ветвлении верхушечная почка побега на определенном этапе отмирает или прекращает активный рост, но начинается усиленное развитие одной или нескольких боковых почек. Из них образуются боковые побеги, которые замещают побег, прекративший рост. Возникающая при этом ось является составной (симподиальной) и сформирована из последовательной серии боковых побегов.

Способность растений к симподиальному ветвлению имеет огромное биологическое значение. Ибо в случае любых повреждений верхушечной почки «эстафета» легко перехватывается боковыми побегами, и нарастание оси продолжается. На возможности образования симподиальных осей основаны приемы обрезки и формирования кроны у деревьев и кустарников.

ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ

Органом принято называть часть организма, имеющую определенное строение и выполняющую определенные функции. В соответствии с двумя главнейшими функциями любого организма: поддержанием жизни данной конкретной особи и ее воспроизведением в ряду последующих поколений — выделяют **вегетативные** и **репродуктивные** органы. У водорослей-протоктист, грибов и прокариот вегетативных органов, как

правило, нет. Их тело, даже составленное многими клетками, представляет собой простой либо разветвленный таллом (слоевище, мицелий и т. д.).

Впервые в эволюции вегетативные органы появляются у растений. Вегетативное тело взрослого растения у них складывается из двух систем — системы побегов и корневой системы. Элементом системы побегов является побег, а элементом корневой системы — корень.

Расчленение вегетативного тела растения на органы в самом общем виде представлено на схеме 2, а также на рисунке 65.

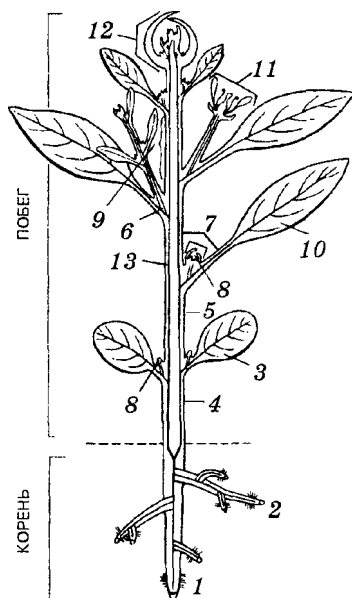
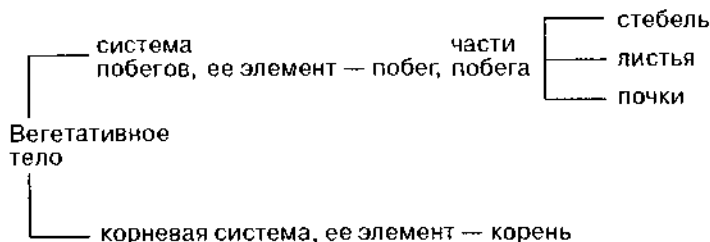


Рис. 65. Схема расчленения тела растения на примере строения двудольного растения (показаны также репродуктивные органы):

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



Исторически вегетативные органы растений возникли несколько позднее, чем ткани. Как указывалось ранее, тканевая дифференцировка таллома началась при освоении суши как следствие перехода растений к постоянной жизни в двух средах — воздушной и почвенной. Ткани имелись уже у древнейших наземных растений риниофитов. Однако само по себе вегетативное тело риниофитов представляло более или менее разветвленную безлистную ось. Отдельные цилиндрические веточки этой оси получили название *теломов*. Считается, что из этих веточек-теломов в процессе эволюции возник побег. У древнейших 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, вышедших на сушу. Подобные *ризомоиды* сохранились только у небольшой группы современных растений, относящихся к очень архаичному отделу псиловых.

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, ко-

торые они ранее выполняли, представляет собой *редукцию*.

Говоря об органах растений, следует выделить понятие *метамерии*. Под этим понятием подразумевают расчленение тела на сходные (или сходно закладывающиеся на начальных этапах онтогенеза) участки — метамеры, расположенные вдоль продольной оси. Типично метамерное строение имеет побег, состоящий из ряда принципиально одинаковых фрагментов, состоящих из узлов, междоузлий и листьев.

В морфологии растений также 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 возникают из разных структур. Сходство аналогичных органов, возникшее в процессе морфологической эволюции, определяется явлением *конвергенции*. Значительные видоизменения гомологичных органов в морфологии называют *метаморфозами*.

Органы, растущие вертикально, принято называть *ортотропными*, а органы, растущие горизонтально, — *плагиотропными*.

В ходе полового размножения у любых групп организмов происходит слияние двух гаплоидных клеток физиологически противоположного знака — гамет. Возникшая в результате такого слияния диплоидная клетка получила название *зиготы*.

Из зиготы у растений формируется *зародыш*. Процесс формирования зародыша (эмбрио), называется *эмбриогенезом*. Зародыш — более или менее расчлененный миниатюрный спорофит — до начала быстрого роста (у семенных растений — прорастания) находится некоторое время в состоянии относительного покоя. С началом активного роста зародыша начинается процесс *органогенеза*. Это достаточно сложный процесс, различный у разных систематических групп.

Зародыш семенных растений находится в семени и состоит из двух взаимосвязанных осей — корневой и побеговой (стеблевой). Условной границей между ними можно считать место прикрепления первичных боковых листовидных органов зародыша — *семядолей*. Часть оси зародыша, располагающаяся ниже места прикрепления семядолей, получила название *гипокотыля*. Она завершается *зародышевым корешком*, основную часть которого составляет апикальная корневая меристема. Побеговая (стеблевая) часть оси зародыша устроена сложнее. Она чаще всего известна под названием *почечки*, или *плюмулы*. Почечка может считаться первой почкой растения. Она состоит из собственно осевой части — *эпикотыля*, одного или нескольких *листовых зачатков* и апикальной (верхушечной) меристемы побега.

Зрелые семена при определенных условиях — достаточном количе-

стве влаги, тепла, воздуха и света — прорастают. Прорастание начинается с увеличения всех частей зародыша за счет меристематической активности его клеток. Первым обычно появляется зародышевый корешок, укрепляющий молодое растение 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 при наличии в них запасных веществ, например, в ткани эндосперма, выполняют роль *гаустория*, т. е. присоски, «черпающей» из этой запасной ткани питательные вещества. В других случаях семядоли выносятся на поверхность земли растущим стебельком и фотосинтезируют, выполняя функции первых листьев.

В ходе дальнейшего развития на апикальной части первичного (главного) побега начинают закладываться новые листовые зачатки, в то время как ранее заложенные разворачиваются, а участки между ними разрастаются, образуя *междоузлия*.

Зародышевый корешок превращается в главный корень проростка. По мере роста и развития он образует боковые корни, т. е. ветвится; боковые корни вместе с главным образуют корневую систему растения. В области корневой шейки, на гипокотиле или в нижних узлах стебля могут довольно рано образовываться придаточные, т. е. стеблевого происхождения (стеблеродные), корни, которые также включаются в корневую систему.

Схема строения проростков представлена на рис. 66. Как видно из рисунка, у проростков уже имеются основные вегетативные органы — корень и побег, которые продолжают нарастать за счет деятельности меристем конусов нарастания (апексов).

ПОБЕГ И СИСТЕМА ПОБЕГОВ

Наряду с корнем побег — основной орган растения. В типичном случае побег выполняет функцию воздушного питания, но нередко приобретает и другие функции. Спороносные побеги (в том числе и их видоизменение — цветок) специализированы как части растения, несущие репродуктивные органы, т. е. обеспечивающие размножение. Побеги обладают открытым ростом, т. е. способны к росту до тех пор, пока сохраняется верхушечная меристема (в конусе 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). Главная внешняя черта, отличающая по-

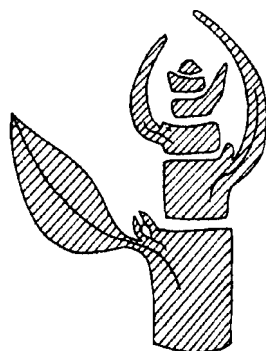


Рис. 67. Общая схема развития метамеров побега

бег от корня, — его облиственность (рис. 66).

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 последовательной серии метамеров (рис. 67).

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

Почка — это зачаточный, еще не развившийся побег. Принципиально можно выделить два типа почек — *вегетативные* и *генеративные*. Из первых развиваются сугубо вегетативные побеги, из вторых — цветки или соцветия. Цветочная почка, из которой развивается отдельный цветок, получила название *бутона*. Всяма обычны *вегетативно-генератив-*

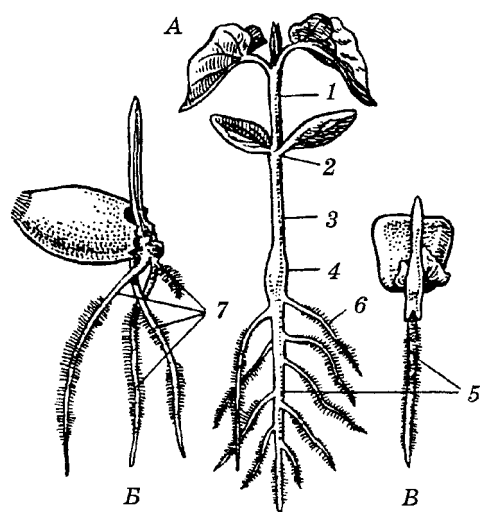


Рис. 66. Строение проростков:

А — фасоль; Б — пшеницы; 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

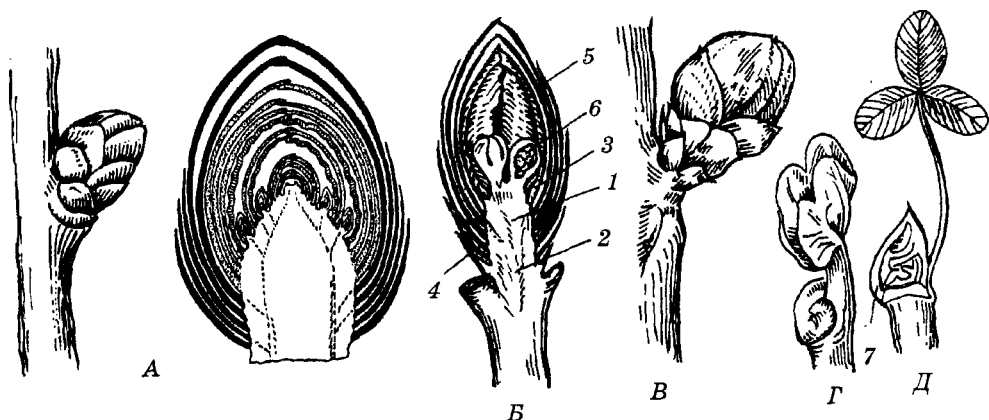


Рис. 68. Типы почек:

А — закрытая вегетативная почка дуба (*Quercus robur*), общий вид и продольный разрез; Б — закрытая генеративная почка вишни (*Cerasus vulgaris*), продольный разрез; В — закрытая вегетативно-генеративная почка бузины (*Sambucus racemosa*); Г — открытая почка пастирции (*Trapaecolium* sp.); Д — открытая почка клевера ползучего (*Trifolium repens*); 1 — конус нарастания, 2 — зачаточный стебель, 3 — зачаточные листья, 4 — пазушные почки, 5 — почечные чешуи, 6 — зачаток цветка (соцветия), 7 — прилистник

ные почки, в которых, помимо ряда вегетативных метамеров, заложены соцветие или отдельный цветок.

Вегетативные почки подразделяются на ряд типов по физиологической роли и положению на побеге или растении, однако их морфологическое устройство весьма сходно (рис. 68).

Внутри почки заключена меристематическая верхушка побега — *апекс* (конус нарастания), основная часть которого представляет собой точку роста.

Почки, особенно у наших северных растений, обычно окружены специализированными почечными чешуями, представляющими видоизмененные листья. В этих случаях говорят о *закрытых почках*. Количество почечных чешуй у разных видов различно: иногда их свыше 20 (дуб), иногда всего 2 (ивы) или даже одна (почки некоторых однодольных). Наружные почечные чешуи растут сла-

бо, постепенно засыхают и опадают, оставляя почечные кольца (рис. 69). Внутренние почечные чешуи после некоторого периода роста основаниями также отмирают. *Открытые почки* специальных чешуй не имеют.

За счет *верхушечной почки* побега осуществляется его рост и развитие. *Боковые*, или *пазушные*, почки дают побеги следующего порядка. Они могут быть одиночными или множественными и располагаются в этом случае весьма различно, но всегда в пазухе кроющего листа. На месте кроющего листа после его опадения на стебле образуется различной формы *листовой рубец* (рис. 69).

У оснований стволов деревьев легко заметить так называемые *спящие почки*. В естественных условиях из спящих почек образуется корневая и пневая поросль — после отмирания или рубки леса. Спящие почки формируют систему скелетных осей многих кустарников (лещина, сморо-

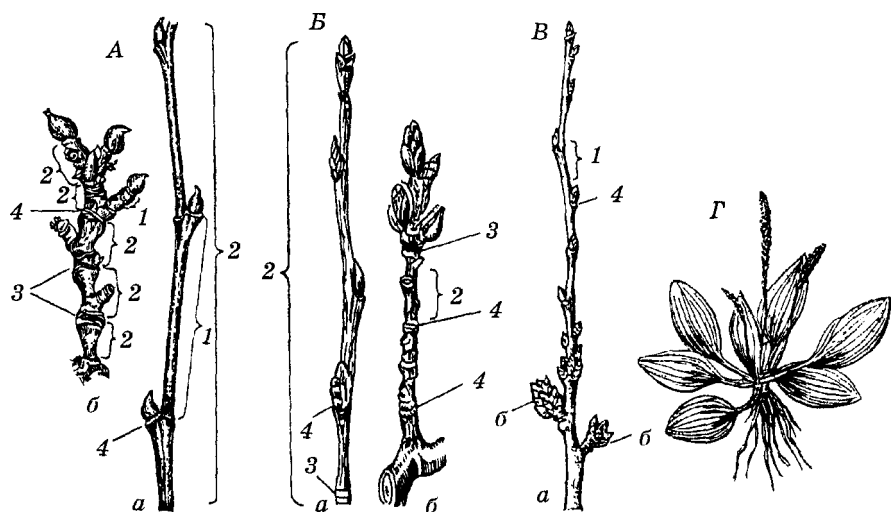


Рис. 69. Удлиненные (а) и укороченные (б) побеги:

А — платана восточного (*Platanus orientalis*); Б — осины (*Populus tremula*); В — вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris*); Г — розеточный побег подорожника большого (*Plantago major*) с пазушными цветоносами; 1 — междоузлие, 2 — годичный прирост, 3 — почечные кольца, 4 — листовый рубец

дина, жимолость). **Каулифлория**, т. е. образование цветonoсных побегов на толстых ветвях и стволах, также связана с деятельностью спящих почек.

Придаточные, или **адвентивные** почки в отличие от спящих могут формироваться на всех частях и органах растения, включая и корни. Однако если пазушные почки формируются экзогенно, то придаточные и спящие почки возникают обычно эндогенно из камбия, перицикла и т. д. У многих растений из придаточных почек на корнях образуются корневые отпрыски (корнеродные побеги). Это так называемые **корнеотпрысковые** растения (осина, малина, одуванчик, иван-чай и др.).

Почки, властвующие на зиму в покое, называются **зимующими**, а в климате, не имеющем явно выраженного зимнего периода, — **покоящимися**. Такие почки при возобнов-

лении активного роста дают новые годовичные или элементарные (во вне-сезонном климате) побеги.

Почки, лишенные периода покоя, называют **почками обогащения**, а развертывающиеся из них побеги — **побегами обогащения**.

Побеги обогащения характерны, например, для большинства одно-летников (фасоль, настурция, мокрица, погребок, иван-да-марья и др.). Такие побеги существенно увеличивают фотосинтезирующую поверхность растения и нередко становятся паракладиями, т. е. побегами, несущими боковые соцветия.

Как за счет деятельности боковых, так и за счет придаточных почек происходит постоянное нарастание системы побегов многолетних растений и создается их **габитус**, т. е. внешний вид.

Деятельность конуса нарастания, или апекса, заключенного в почке,

обеспечивает формирование всех тканей и частей побега, т. е. его гистогенез и органогенез. Сам конус нарастания не обязательно имеет геометрическую форму конуса, нередко это плоская или даже вогнутая вершинная часть апекса. На апексе побега регулярно формируются выступы, так называемые *листовые примордии*. Они появляются в акропетальной последовательности, т. е. от основания к вершине. Гладким у апекса побега остается лишь верхушка, которую собственно и называют точкой роста.

Заложение метамеров происходит ритмично (рис. 67). Промежутки времени между вычленением на апексе двух последовательных метамеров называется *пластохроном*. Продолжительность пластохрона у разных растений различна. Например, в период активного роста у большинства древесных растений он равен в среднем 2–4 суткам. Ритм появления метамеров в известной мере определяет характер листорасположения взрослого побега.

Существует ряд теорий, объясняющих структуру и деятельность апекса. Согласно крайне упрощенной схеме, принято, что у покрытосемянных и, по крайней мере, части голосемянных, конус нарастания состоит из нескольких гистологически различных частей, обладающих различной меристематической активностью.

Обычно самый наружный слой клеток апикальной меристемы становится протодермой, т. е. меристемой, дающей начало эпидерме будущего стебля и листа.

Клетки внутренней части апекса способны делиться во всех направлениях и обеспечивают его объемный рост. У двудольных и голосемянных на границе внутренней и наружной частей апекса на уровне листо-

вых зачатков закладывается так называемая *периферическая меристема*, или *инициальное кольцо*. Именно здесь в этой части меристемы закладываются тяжи относительно узких и длинных, продольно делящихся клеток прокамбия, дающих начало первичным проводящим тканям. Прокамбий распространяется по мере дальнейшего роста апекса и вглубь растущего листового зачатка — оси побега, образуя основу будущей проводящей системы побега, связывающей листья и стебли.

Помимо первичных меристем, из которых возникают упомянутые постоянные ткани, существуют меристемы, которые иногда называют основными. Из них формируются паренхимные ткани первичной коры стебля (кнаружи от инициального кольца) и сердцевина (вовнутрь от него).

ЛИСТОРАСПОЛОЖЕНИЕ, ЛИСТОВАЯ МОЗАИКА

Листорасположением, или *филлотаксисом*, называют порядок размещения листьев на оси побега. Закономерности размещения листьев связаны с деятельностью апекса побега и отражают его радиальную симметрию. Они имеют подчас довольно сложный характер. При характеристике листорасположения чаще всего ориентируются на количество листьев, отходящих от одного листового узла. Различают три основных типа листорасположения (рис. 70): *спиральное*, или *очередное*, — когда от каждого узла стебля отходит один лист (дуб, береза, злаки, зонтичные и др.), *супротивное* — когда на каждом узле сидят друг против друга два листа (клен, сирень, гу-



Рис. 70. Основные типы листорасположения:

А — очередное (спиральное) у сливы (*Prunus domestica*); а — схема побега и проекция основной генетической спирали (I) на плоскость, б — диаграмма; Б — двурядное у гастерии (*Gasteria disticha*); а — вид растения, б — проекция листорасположения; В — мутовчатое у олеандра (*Nerium oleander*); а — схема побега и проекция его узлов на плоскость, б — диаграмма; Г — накрест супротивное у сирени (*Syringa vulgaris*); а — вид побега сверху, б — диаграмма

боцветные), и мутовчатое — когда каждый узел несет три и более листьев (олеандр, элодея).

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

В процессе роста побега 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, но образуют 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 (рис. 71).

Общая закономерность всех типов листорасположения — равное угловое расстояние между листьями, сидящими на одном узле или на последовательных узлах основной генетической спирали. Основной *генетической спиралью*, или *парастихой*, называют условную спиральную линию, которой можно соединить основания последовательных листьев. При очередном листорасположении на основной генетической спирали через один или несколько ее поворотов вокруг оси побега (стебля) один лист оказывается более или менее строго под другим. Прямая, соединяющая листья, расположенные друг над другом, называется *ортостихой*. Участок спирали между двумя листьями на одной ортостихе считается листовым циклом. Как число листьев в одном цикле, так и число витков в нем характерно для каждого вида и

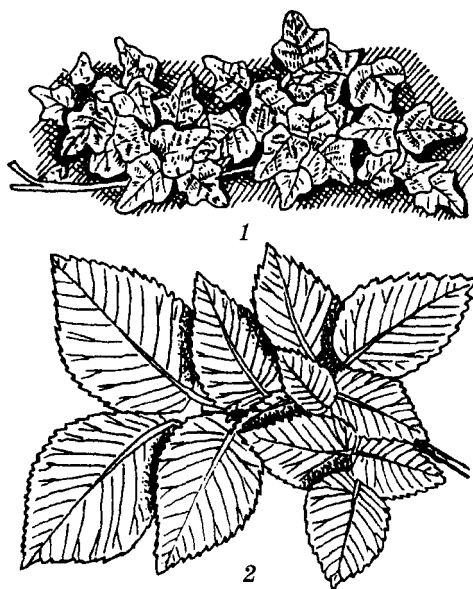


Рис. 71. Листовая мозаика:

1 — у плюща (*Hedera helix*), 2 — вяза (*Ulmus laevis*)

имеет свое математическое выражение. Очередное листорасположение можно, в частности, выразить дробью, где в числителе — число оборотов спирали в листовом цикле, а в знаменателе — число листьев в листовом цикле. Так, у злаков листорасположение выражается дробью $\frac{1}{2}$; многие деревья: груша, слива, некоторые яблони имеют листорасположение, выражающееся дробью $\frac{2}{5}$. Здесь листовый цикл имеет два оборота, в которые включены 5 листьев.

Необходимо отметить, что на всем протяжении спирали при любом типе листорасположения листья сидят под строго определенным углом друг к другу, называемым углом расхождения. Поэтому дробь указывает также на угол расхождения. При листорасположении $\frac{1}{2}$ угол расхождения равен 180° , $\frac{1}{3}$ — 120° , $\frac{2}{5}$ — 72° , $\frac{3}{8}$ — 45° (рис. 72).

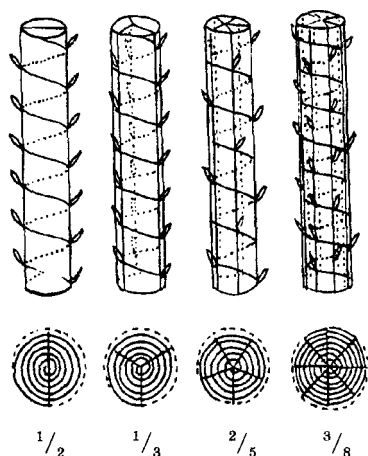


Рис. 72. Спиральное листорасположение в $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$ и $\frac{3}{8}$

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ПОБЕГОВ И ТИПЫ ПОБЕГОВ, ОПРЕДЕЛЯЕМЫЕ ИХ ПОЛОЖЕНИЕМ В ПРОСТРАНСТВЕ. ФОРМИРОВАНИЕ СИСТЕМ ПОБЕГОВ

В сезонном климате умеренной зоны развитие побегов из почек у большинства растений носит периодический характер. У кустарников и деревьев, а также у 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 *годовыми*. У многих тропических и субтропических растений, обитающих в климате, лишенном резких сезонных различий, все равно наблюдается ритмичность нарастания побегов, разделенных



Рис. 73. Типы побегов по положению в пространстве:

1 — прямой, или прямостоячий, побег ярутки полевой (*Thlaspi arvense*), 2 — восходящий, или приподнимающийся, побег мшанки узловатой (*Sagina nodosa*), 3 — стелющийся, или распростертый, побег грыжника голого (*Herniaria glabra*), 4 — ползучий побег лютика ползучего (*Ranunculus repens*)

небольшими периодами покоя. Такие приросты, образующиеся за один ростовой цикл, нельзя назвать годовыми, поскольку их в году бывает несколько. Подобные побеги предложено называть *элементарными*. У многих многолетних трав годовые и элементарные побеги четко не разграничены.

В зависимости от степени разветвленности системы побегов выделяют неветвящиеся, слабо ветвящиеся и сильно ветвящиеся растения. Не ветвятся или слабо ветвятся некоторые древесные растения тропиков, в частности пальмы. Слабо ветвятся некоторые однолетние травы в условиях затенения. Большинство растений стран умеренного климата ветвятся обильно. Наиболее сильно ветвятся растения, образующие жизненные формы типа перекасти-поля, и растения-подушки.

Главный побег во многих случаях имеет ортотропный рост (*прямо-стоячий побег*). Боковые побеги могут расти в различном направлении, как почти 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* (рис. 73). Различия в росте побегов тесно связаны с особенностями их функционирования и особенностями анатомической структуры.

Так, например, 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*), цепляются с помощью различного рода шипиков, крючков и присосок (*цепляющиеся*) или лазят, обвивая твердые опоры усиками (*лазящие*).

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ И МЕТАМОРФОЗЫ ПОБЕГОВ

Побег — самый изменчивый по внешнему облику орган растения. Основной тип побега зеленого растения — надземный *ассимилирующий побег*, несущий на оси (стебле) нормально развитые зеленые листья. Однако наряду с фотосинтезом у побега нередко бывают и иные функции: опорная, отложение запасных веществ, вегетативное размножение, образование цветков и соцветий. Одновременно со сменой функций могут меняться облик побега и характер его роста. Пример различного характера роста дают *укороченные* и *удлиненные* побеги (рис. 69). Первые характеризуются нормально развитыми междоузлиями и «расставленными» узлами, вторые — сближенными узлами. Укороченные побеги, в частности, имеют розеточные растения. На укороченных побегах нередко располагаются также соцветия. Весьма обычный случай специализации побегов — 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 иногда 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).

В ходе приспособления к иным функциям весь побег или его части могут резко видоизменяться — метаморфизироваться. Из частей побега 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. Гете. Метаморфозы побега различны и порою крайне необычны. Здесь будут рассмотрены лишь основные их типы.

Весьма частым видоизменением побега является *корневище*, характерное для многих многолетних трав, полкустарников, кустарничков (брусники, черники) и даже кустарников (у бересклета) (рис. 74).

Корневищем принято называть более или менее долговечный подземный побег, обычно лишенный нормально развитых зеленых листьев. На его узлах обычно сохраняются следы недоразвитых чешуевидных листьев и развиваются придаточные корни. Отмирают корневища, обычно начиная от наиболее старого конца. По положению в почве корневища могут быть горизонтальными, косыми и вертикальными.

Корневища со значительными годичными приростами и хорошо выраженными междоузлиями обеспе-

чивают возможность эффективного вегетативного размножения и расселения растений (у пырея, сныти). Короткие массивные корневища с небольшими годичными приростами и сближенными узлами (у ириса, гравилата) часто являются запасными органами.

Формируются корневища или непосредственно в почве (у ландыша, грушанки, черники), или сначала растут как надземные ассимилирующие побеги, которые затем погружаются в почву (у манжетки, гравилата) за счет «втягивающего» эффекта придаточных корней. При ветвлении формируется целая система корневищ, от которых в разных местах отходят надземные ортотропные побеги, образующие куртину. Рост корневищ может осуществляться по моноподиальному (вероника длиннолистная, вороний глаз) или симподиальному типу (купена лекарственная). Если связующие подземные части

куртины разрушаются, то отдельные ее части обособляются. Таким путем осуществляется вегетативное размножение очень многих растений. В зависимости от преобладания у корневищ коротких или длинных междоузлий и от интенсивности их нарастания различают *длиннокорневищные* и *коротkokорневищные* растения.

Недолговечные тонкие подземные корневища без видимых следов листьев получили название *подземных столонов*. У столонов отсутствует запасная функция. Столоны, чаще всего растущие горизонтально, служат главным образом для вегетативного размножения растений. Верхушечные (или пазушные) почки столонов нередко разрастаются, утолщаются и превращаются в клубни (например, у картофеля) (рис. 74). У некоторых многолетних трав клубни, однако, образуются не на столонах, а в результате утолще-

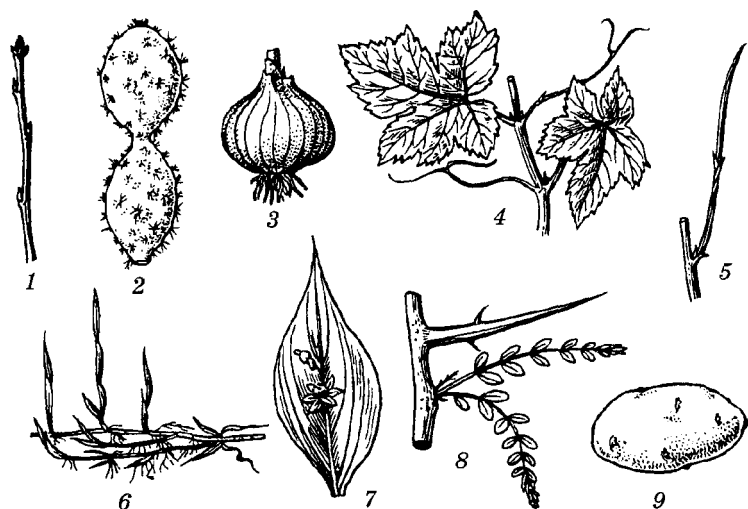


Рис. 74. Видоизменения (метаморфозы) побега:

1 — обычный удлинённый побег, 2 — мясистый побег кактуса с редуцированными листьями, 3 — луковица лука, 4 — усы (видоизмененные соцветия) винограда, 5 — зеленый безлистный фотосинтезирующий побег дрока, 6 — корневища пырея, 7 — филлокладия игольцы, 8 — колючка гледичии, 9 — клубень картофеля

ния основания главного побега и гипокотилия (у цикламена).

Недолговечные ползучие и стеблиющиеся надземные удлинённые побеги, известные у многих растений (например, у лесной и садовой земляники, костяники и т. д.), 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.

Внешне довольно сходен с коротким корневищем так называемый *каудекс*. Это утолщённое подземное или отчасти надземное образование, лишённое листьев, формируется из коротких оснований побегов и «верхушек» стержневых корней. Каудекс бывает простой и ветвистый, надземный и подземный. Он весьма характерен для растений аридного, но встречается и у ряда растений гумидного климата (василька шероховатого, свербиги, клевера горного, одуванчика и др.). Очень обычны каудексы среди многолетних травянистых бобовых (люцерны, люпина, солодки). Процесс отмирания каудекса напоминает отмирание некоторых стеблей — от центра к периферии. В центральной части каудекса образуется полость, а затем каудекс вместе с его продолжением — корнем — делится на отдельные участки — *партикулы*. Процесс образования партикул получил название *партикуляции*. Отделившиеся дочерние части растения представляют собой старческие (сенильные) особи, иногда не способные цвести и плодоносить. Во многих случаях каудексы — место отложения запасных питательных веществ.

Луковица — резко метаморфизированный подземный, реже надзем-

ный побег с коротким стеблем — так называемым *донцем* — и мясистыми сближенными чешуевидными листьями или их расширенными основаниями, запасующими воду и растворимые питательные вещества, главным образом сахара (рис. 74). Снаружи луковицы покрыты подсыхшими пленчатыми чешуями, которые израсходовали запасы питательных веществ и играют защитную роль.

На верхушке донца и в пазухах чешуй располагаются верхушечные и пазушные почки, которые дают фотосинтезирующие и цветonoсные побеги. Снизу на донце образуются придаточные корни.

По способу нарастания луковицы могут быть моноподиальными — возобновление идет из верхушечной почки, а цветonoсные побеги образуются из пазушных почек (нарцисс), и симподиальными — цветonoсный побег развивается из верхушечной почки, а возобновление происходит из пазушных (тюльпан, лук, гиацинт).

Луковицы различаются также по расположению чешуй — черепитчато (некоторые лилии), концентрическому (лук репчатый) и полуконцентрическому. Луковицы обычны для ряда однодольных, особенно для представителей семейств лилейных, луковых и амариллисовых. В виде луковицы такие растения перезимовывают или переживают сезон засухи.

Так называемые *клубнелуковицы* (у шафрана, гладиолусов) — это фактически клубневидно разросшееся основание стебля, покрытое сухими остатками листьев.

Различного типа метаморфизированные побеги имеют растения-суккуленты, накапливающие в паренхимных тканях стебля или листьев значительные количества воды и растворенных в ней веществ (рис. 74). *Листовые суккуленты* очень харак-

терны для семейства толстянковых, за что оно и получило свое название. Сюда относятся многочисленные виды очитков (*Sedum*), родиола, или золотой корень (*Rhodiola rosea*), виды молодила (*Sempervivum*) и представители обычного в Сибири рода горноколосник (*Orostachys*). 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 резкой редукции листьев, а сочный стебель играет ассимиляционную и запасующую роль.

Кочан, образующийся у многих сортов культурной капусты, — это метаморфизированная гигантская почка, окруженная многочисленными мясистыми листьями, почти лишенными хлоропластов.

Колючки нередко имеют стеблевое происхождение. У дикой яблони, жостера слабительного (*Rhamnus cathartica*) в колючки превращены укороченные побеги. Стеблевое происхождение имеют также колючки у видов боярышника (*Crataegus*) и гледичии (*Gleditsia*). Последние могут ветвиться. В колючки могут превращаться прилистники (ряд бобовых). Колючки кактусов имеют листовое происхождение и возникли в результате видоизменения почечных чешуй. Образование колючек нередко связано с недостатком влаги.

Побеги ряда растений несут **шипы** (виды шиповников). Шипы отличаются от колючек меньшими размерами и обычно плоскотреугольной формой. По особенностям развития они близки к эмергенцам.

Виды иглицы (*Ruscus*), широко распространенные в Крыму и на

Кавказе, несут уплощенные листоподобные пазушные побеги — **филлокладии**, внешне аналогичные листу (рис. 74). Однако на филлокладиях образуются видоизмененные чешуевидные беловатые листья и цветки, чего никогда не бывает у обычных листьев. Мелкие линейные филлокладии сидят в пазухах чешуевидных листьев у видов спаржи (*Asparagus*).

Кладодии — уплощенные стебли, длительно сохраняющие рост. Наиболее известны в этом плане членистые кладодии гречишного субтропического растения из Южного полушария мяленбекии плосковеточной (*Muehlenbeckia platyclados*).

Уплощенные черешки листьев, напоминающие листовую пластинку, получили название **филлодиев**. Филлодии свойственны австралийским акациям (*Acacia*).

Для многих растений характерны разнообразные **усики**. Они могут быть листового (у многих тыквенных) и побегового происхождения (виноград, пассифлора). В некоторых случаях в усики превращаются прилистники, а листовая пластинка нормально развита (виды рода смилакс — *Smilax*). У гороха в усики превращается верхняя часть перистосложных листьев.

Разнообразно устроенные ловчие аппараты насекомоядных растений — также метаморфозы листового происхождения.

СТЕБЕЛЬ

Стебель представляет собой ось побега. 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 и обмен

продуктами воздушного и минерального питания. Кроме того, в стебле нередко откладываются 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.

На поперечном сечении стебель обычно характеризуется *радиальной симметрией*. Чаще всего он имеет цилиндрическую форму и нередко утолщен в узлах. Однако достаточно часто встречаются стебли гранистые, ребристые, иногда же совершенно плоские или несущие выступающие плоские ребра (крылатые стебли) (рис. 75).

У однолетних растений стебель, как и весь побег, существует в течение одного вегетационного периода, после чего отмирает. У двулетников (в первый вегетационный период)

чаще всего образуется укороченный вегетативный побег, а на следующий год формируется удлиненный побег, несущий листья, цветки и имеющий нормально развитый стебель.

Напомним, что главнейшая функция побега — осуществление воздушного питания. Смена этой функции на функцию проведения ведет к метаморфозу побегов. Листья при этом не развиваются, а стебли последовательной серии таких побегов превращается в полускелетные и скелетные оси. К скелетным осям относятся ветви, стволики и стволы древесных и отчасти полудревесных растений. У деревьев основная несущая скелетная ось получила название *ствола*, у кустарников — *стволиков*. Стволы деревьев и стволики кустарников внешне хорошо различаются по особенностям перидермы или корки (если она имеется), а также характером ветвления, типом формирующейся вследствие этого кроны и т. д.

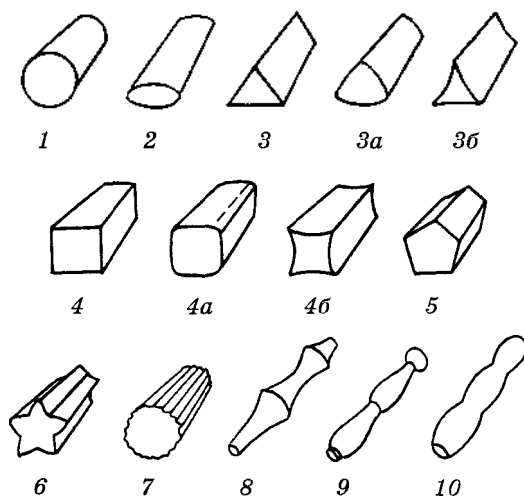


Рис. 75. Основные формы стебля:

1 — цилиндрический, 2 — сплюснутый, 3, 3а, 3б — варианты трехгранного, 4, 4а, 4б — варианты четырехгранного, 5 — пятигранный (угловатый), 6 — ребристый, 7 — бороздчатый, 8 — узловатый, 9 — членистый, 10 — щетковидный

По размеру ствола различают деревья первой (выше 25 м), второй (15–25 м) и третьей величины (7–15 м).

Многолетние травянистые растения с видоизмененными подземными побегами (луковица, клубень, корневище) развивают надземные отмирающие побеги ежегодно и могут существовать в течение ряда лет, десятилетий и даже столетий. Стволы деревьев и стволы кустарников

существуют, как правило, в течение всей жизни растения, в среднем от 30–35 лет до нескольких столетий. Для обычных древесных пород и кустарников зоны умеренного климата можно назвать следующие данные продолжительности их жизни: ель обыкновенная (*Picea abies*) — 250–300 лет; пихта сибирская (*Abies sibirica*) — 250 лет; сосна сибирская (*Pinus sibirica*) — 500–1200 лет; груша обыкновенная (*Pyrus commu-*

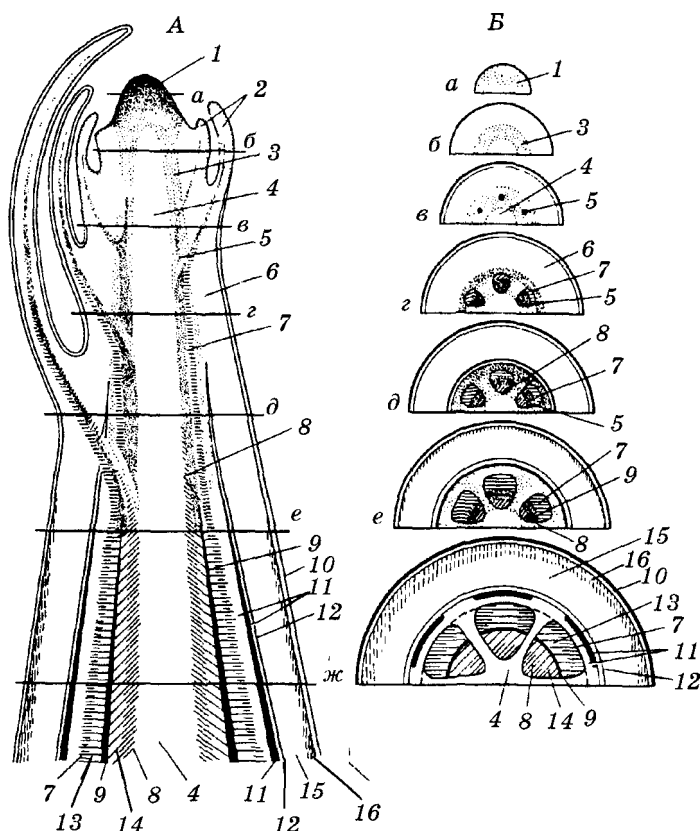


Рис. 76. Схема развития анатомической структуры стебля:

А — продольный радиальный разрез молодого побега; Б — поперечный срез побега на разной высоте; 1 — апикальная меристема, 2 — листовые зачатки, 3 — инициальное (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; литерами а–ж на левой и правой частях рисунка обозначены последовательные срезы через стебель.

nis) — 300 лет; сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) — 350 лет; лиственница сибирская (*Larix sibirica*) — 200 лет; береза повислая (*Betula pendula*) — 120 лет; осина (*Populus tremula*) — 80–90 лет; культурный виноград (*Vitis vinifera*) — 80–100 лет; ольха серая (*Alnus incana*) — 60 лет; смородина черная (*Ribes nigrum*) — 10–15 лет.

Анатомия стебля. Стебель как часть побега имеет систему меристем, поддерживающих нарастание тканей в длину и толщину. Рост в длину осуществляется за счет верхушечной и вставочных (интеркалярных) меристем, а в толщину у голосемянных и двудольных главным образом за счет боковых вторичных меристем — камбия и феллогена¹. Анатомическая структура стебля значительно сложнее, чем структура корня. Это связано с тем, что его анатомические особенности определяются не только деятельностью верхушечной меристемы, но и структурами, формирующимися на основе закладывающихся листьев. На начальных этапах развития побега складывается первичная анатомическая структура стебля, сохраняющаяся у однодольных в течение всей жизни. У двудольных и голосемянных первичная структура довольно быстро нарушается в результате разного рода вторичных изменений, и в итоге формируется так называемое вторичное строение стебля (рис. 76).

Первичная анатомическая структура стебля. Первичная структура стебля складывается по мере дифференциации клеток верхушечной (апикальной) меристемы побега. Верхушечная меристема побега дву-

дольных и голосемянных довольно рано дифференцируется на несколько групп клеток, различающихся по особенностям деления и степени меристематической активности. Наружные ее слои преобразуются в протодерму, клетки которой позднее формируют первичную покровную ткань — эпидерму.

На уровне оснований 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 (инициальное, или образовательное, кольцо). Его клетки дают начало первичной меристеме — *прокамбию*². Формированию прокамбия предшествует деление клеток инициального кольца, производные которых удлиняются, приобретая характерную для элементов прокамбия прозенхимную форму.

У многих двудольных в инициальном кольце дифференцируется круг изолированных друг от друга прокамбиальных тяжей. Клетки инициального кольца, расположенные между этими тяжами, дифференцируются позднее в *паренхимные элементы*. На поперечных срезах эти лучи имеют вид радиальных полос, соединяющих сердцевину с первичной корой. Ширина их может быть различной.

Прокамбий у ряда двудольных и хвойных может закладываться также и в виде сплошного кольца. Он может развиваться по всей толще ини-

¹ У однодольных процесс утолщения стеблей имеет иные механизмы (см. ниже).

² Прокамбий рассматривают либо как боковую первичную меристему, либо как остаток апикальной меристемы.

циального кольца или формироваться из его части. В последнем случае клетки периферических слоев инициального кольца, не участвующие в формировании прокамбия, дают начало другой первичной меристеме — *перициклу*. Клетки перицикла в стебле дифференцируются позднее в элементы постоянных тканей — *паренхиму* или *склеренхиму* (так называемые перициклические волокна). 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*. Флоэма начинает формироваться раньше ксилемы и закладывается в наружных частях прокамбиальных тяжей или прокамбиального кольца. Вначале закладывается протофлоэма, характеризующаяся тонкостенными клетками с узкими просветами. Она недолговечна и заменяется вскоре элементами метафлоэмы. Флоэма развивается центростремительно, т. е. самые первые элементы занимают наружное положение, а самые поздние — внутреннее. Ксилема закладывается во внутренних участках прокамбия и развивается центробежно. Таким образом, флоэма и ксилема формируются навстречу друг другу. Первые элементы ксилемы, получившие название протоксилемы, узкие, сравнительно тонкостенные сосуды или трахеиды со спиральными или кольчатыми вторичными утолщениями. Метаксилема образуется несколько позднее протоксилемы и состоит из лестничных и пористых сосудов. Основным фактором, контролирующим дифференцировку как флоэмы, так и

ксилемы, является фитогормон ауксин, вырабатываемый листовыми примордиями и перемещающийся по прокамбию от верхушки к основанию. Образовавшиеся из прокамбия первичные флоэма и ксилема составляют основу *осевого (центрального) цилиндра, или стелы*¹.

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 (наружной границы стелы) располагается первичная кора.

В состав сформировавшейся первичной коры, которая, как сказано, образуется из части апикальной меристемы, располагающейся между образовательным кольцом и протодермой, входит паренхима, нередко колленхима и иногда секреторные элементы. Последовательность расположения этих тканей бывает различной. Паренхима (чаще хлорофиллоносная) 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 иногда не бывает столь отчетливо развитой, как в корне. Нередко в эндодерме откладываются крахмальные зерна, поэтому ее часто называют крахмалоносным влагищем. Иногда в ней заметны кристаллы оксалата кальция. Типичная эндодерма, клетки которой имеют лигнифицированные участки, называемые *поясками Каспари*, обычно развивается лишь в корневищах. Изредка, как, например, в корневище ландыша, она бывает даже двухслойной.

¹ Общие сведения о понятии стелы и стелярной теории приведены ниже на стр. 142.

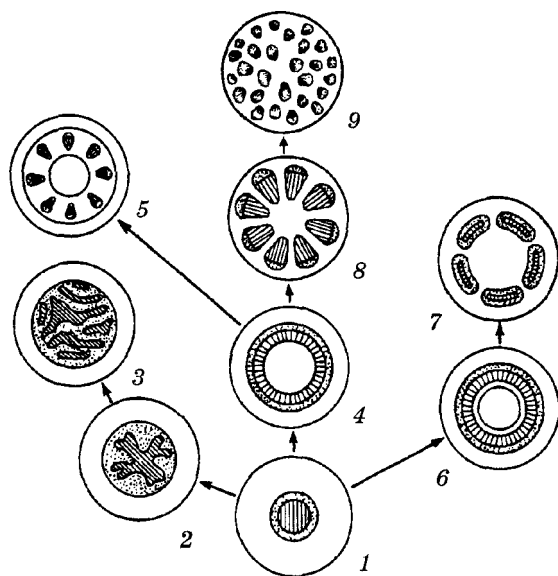


Рис. 77. Схема эволюции стелы:

1 — протостела, 2 — актиностела, 3 — псилтостела, 4 — эктофлорная сифоностела, 5 — артростела, 6 — амфифлорная сифоностела, 7 — диктиостела, 8 — эвстела, 9 — атактостела

Сердцевина обычно состоит из относительно тонкостенных паренхимных клеток. В сердцевине часто откладываются запасные питательные вещества. Здесь же нередко встречаются идиобласты, т. е. отдельные клетки, заполненные таннидами, кристаллами, слизью и др. Иногда часть сердцевины разрушается и образуется полость. Периферическая часть сердцевины, примыкающая к ксилеме, называется *перимедуллярной зоной*.

Описанный выше тип стелы, характерный для двудольных и хвойных, получил название *эвстелы* (рис. 77). Однако в силу того, что прокамбий может закладываться в инициальном слое либо в виде сплошного кольца, либо в виде отдельных тяжей, сформировавшиеся на его основе структуры первичных проводящих тканей могут характери-

зоваться двумя основными типами строения: *слитным* (непучковым) и *пучковым*. В случае непучкового строения кольца первичной флоэмы и ксилемы образуют более или менее сплошной полый цилиндр первичных проводящих тканей, погруженный в основную ткань. Снаружи от цилиндра формируется первичная кора, а внутри сердцевина. Стебель непучкового строения встречается у многих древесных растений и части травянистых (тысячелистник, лен). Пучковый тип строения представляет собой серию отдельных проводящих пучков, образованных первичными ксилемой и флоэмой, располагающихся по кругу (кольцом) и разделенных первичными сердцевинными лучами. Следует заметить, что в обоих случаях между первичными ксилемой и флоэмой почти всегда остается слой меристематических

клеток, дающих довольно рано начало вторичной боковой меристеме — камбию. В первичных сердцевинных лучах некоторые клетки также могут сохранять меристематическую активность. Эти клетки способны дать начало межпучковому камбию.

Утолщения стебля двудольных и голосемянных обычно связаны с деятельностью вторичных меристем, но в некоторых случаях наблюдаются первичные утолщения, называемые *ростом усиления*. Последний реализуется за счет изменений в сердцевине (*медуллярное утолщение*) и отчасти в первичной коре (*кортикальное утолщение*) и состоит в периклинальных делениях и растяжении клеток. Кортикальное утолщение хорошо заметно в стеблях многих кактусов. Примером медуллярного утолщения может служить клубень картофеля.

Как сказано, проводящие ткани всех частей побега тесно взаимосвязаны между собой. Проводящие ткани листа продолжают непосредственно в стебель. Они «входят в стебель», а затем «спускаются» вдоль него. Листовые пучки входят в стебель в узлах, т. е. в тех местах, где лист прикреплен к стеблю. Эта часть, общая для листа и стебля, называется *листовым следом*. Следует отметить, что листовой след может включать один, два, три или много пучков. Пройдя через первичную кору, пучки листового следа направляются вниз по стеблю, встраиваясь в общее кольцо пучков, и, пройдя несколько междоузлий, сливаются с проводящими пучками стебля, образуя так называемые сложные, или синтетические, пучки (рис. 78). Если проводящие ткани стебля образуют сплошное кольцо, то над местом вхождения листового следа они раздвигаются и образуют *листовой прорыв*, заполненный паренхимной тканью. Каждому пучку листового следа может соответствовать собственный прорыв, или несколько пучков одного листового следа входят в один

прорыв. Особенности связи проводящей системы стебля и листьев в узлах изучает «нодальная» анатомия (лат. *nodus* — узел). Данные полученные с использованием метода нодальной анатомии нередко учитываются систематиками при уточнении родства таксонов.

Стебель однодольных. В отличие от двудольных меристема апекса побега однодольных не дифференцируется на первичную кору, центральный цилиндр и сердцевину. Отсутствует и инициальное кольцо. Проводящая система стебля формируется здесь только за счет проводящей системы листьев (рис. 78). Поэтому все пучки стебля — это инди-

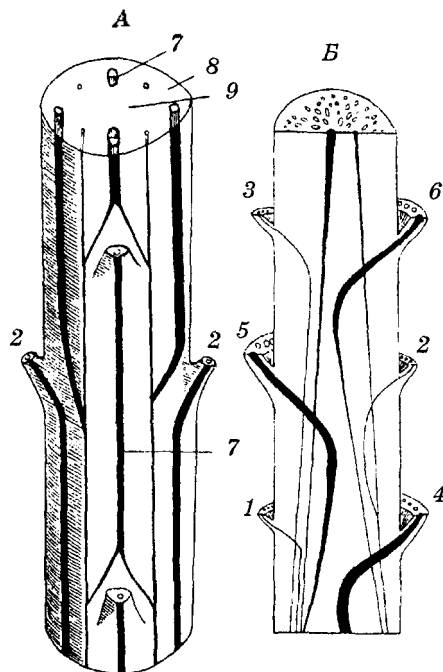


Рис. 78. Схема вхождения листовых следов в стебель:

А — у двудольных растений; Б — у однодольных растений; 1-3 — разрезы у места прикрепления листьев к стеблю, 4-6 — разрезы у основания листьев, 7 — синтетический пучок, 8 — кора, 9 — сердцевина

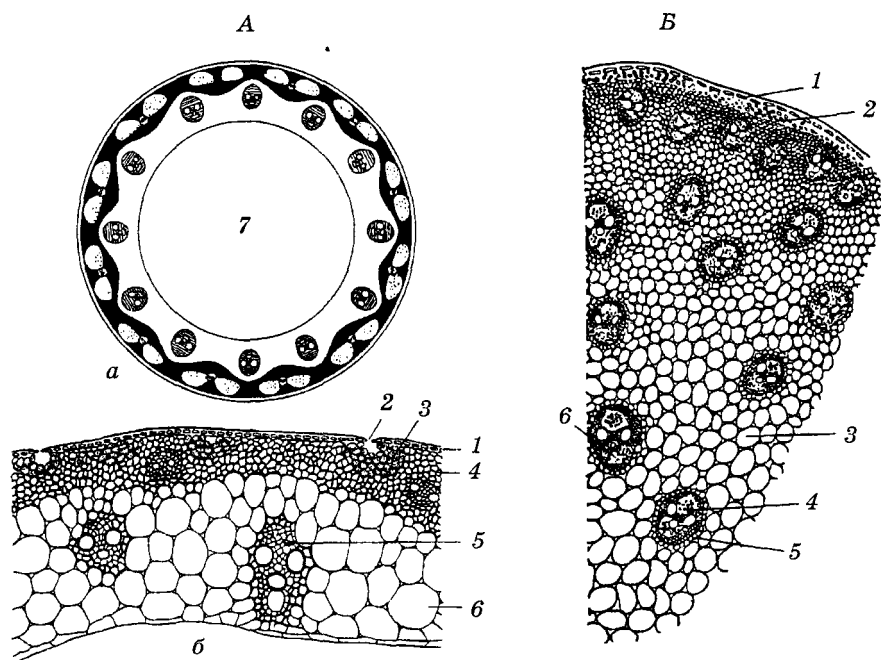


Рис. 79. Стебель однодольных растений:

А — соломина ржи (*Secale cereale*): **а** — общий вид (схема), **б** — участок стебля при большом увеличении; 1 — эпидерма, 2 — устьица, 3 — хлоренхима, 4 — кольцо склеренхимы, 5 — флоэма, 6 — ксилема, 7 — полость клетки; **Б** — участок стебля кукурузы (*Zea mays*): 1 — эпидерма, 2 — склеренхима, 3 — основная паренхима, 4 — закрытые проводящие пучки, 5 — склеренхимная обкладка пучка, 6 — паренхима

видуальные листовые следы. В силу особенностей вхождения листовых следов в стебель на поперечном срезе они выглядят расположенными неупорядоченно. Эти пучки не сливаются друг с другом, камбий в них не образуется, и они в течение всей жизни стебля остаются закрытыми. Существует ряд типов строения стебля однодольных. Из них следует отметить два наиболее известных: стебель с одной большой центральной полостью (большинство злаков) и стебель, таковой полости не имеющий (например, стебель кукурузы) (рис. 79).

Стела стебля однодольных получила название *атактостелы* (рис. 77).

Утолщения стебля, наблюдаемые у древесвидных однодольных (пальмы, юкки, драцены, алоэ), всегда носят характер роста усиления и осуществляются не за счет камбия, а благодаря образованию дополнительных паренхимных клеток по периферии стебля, возникающих в результате активности особых внепучковых периферических меристем (меристемы первичного утолщения).

Понятие о стеле и стелярной теории. Понятием стела (стель) один из авторов стелярной теории Ф. ван Тигем (1886) обозначил совокупность первичных проводящих тканей корня и стебля. В стеле стела состоит из первичных проводящих тканей и часто включает

сердцевину и перикцикл, если они имеются. Окружена стела стебля, как правило, первичной корой. Анатомические исследования стебля и представителей различных таксонов позволили выявить довольно большое разнообразие типов стелы. Выяснилось также, что различные типы стелы отражают ход ее морфологической эволюции и до некоторой степени соответствуют филогенезу крупнейших групп растений (макротаксонов). Это позволило дать филогенетическую оценку многим ископаемым формам и определить их возможные родственные связи с ныне живущими таксонами. Представление об основных типах стелы и их вероятных генетических связях можно составить на основании материалов, представленных на рис. 77. ┘

Вторичное утолщение стебля.

У большинства двудольных и голосемянных довольно рано возникают вторичные изменения анатомической структуры стебля, приводящие к формированию *вторичного тела растения*¹. Вторичные изменения связаны главным образом с активностью боковой вторичной меристемы — камбия и отчасти с другой вторичной меристемой — феллогеном. За счет появления вторичных тканей осуществляется рост стеблей двудольных и многих голосемянных в толщину.

Вторичные изменения в центральном цилиндре начинаются с заложения камбия. Камбий возникает из остатков прокамбия, на границе первичных ксилемы и флоэмы.

Клетки камбия сильно вакуолизированы и удлинены в вертикальном или в горизонтальном направлении. Первые — *веретеновидные инициали* — дают проводящие элементы проводящих тканей; вторые — *лучевые инициали* — образуют горизон-

тально ориентированные лучевые клетки сердцевинных (радиальных) лучей. Инициальные клетки камбия способны к двум типам делений — *периклинальному* и *антиклинальному*. В первом случае клеточная пластинка закладывается параллельно поверхности стебля, во втором — перпендикулярно (рис. 31). В результате возникает непрерывный ряд производных клеток, тянущихся от камбия радиально наружу и вовнутрь. Клетки, откладывающиеся в сторону наружной поверхности стебля, постепенно дифференцируются во *вторичную флоэму*, в сторону сердцевины — во *вторичную ксилему*.

Благодаря собственной меристематической активности сам камбий отодвигается наружу, а увеличение его длины по периметру компенсируется за счет новых инициалей, возникающих вследствие антиклинальных делений.

В регионах с резко выраженным сезонным климатом наблюдаются периоды покоя в деятельности камбия, совпадающие с зимним понижением температуры или с засушливым периодом.

Деятельность камбия активизируется фитогормонами *гиббереллином* и *ауксином*, поступающим из почек и молодых листьев. Если у молодых растений подсолнечника удалить апикальную почку, то у них прекращается деление клеток камбия и не образуется межлучковый камбий. Если же через поверхность среза вводить ауксин, нормальная активность камбия восстанавливается, и наблюдается вторичное утолщение стебля.

Развитие камбия идет по одному из следующих типов (рис. 80).

¹ Речь идет прежде всего о многолетних растениях, у однолетних и двулетних вторичный рост стеблей ограничен вследствие слабой деятельности камбия.

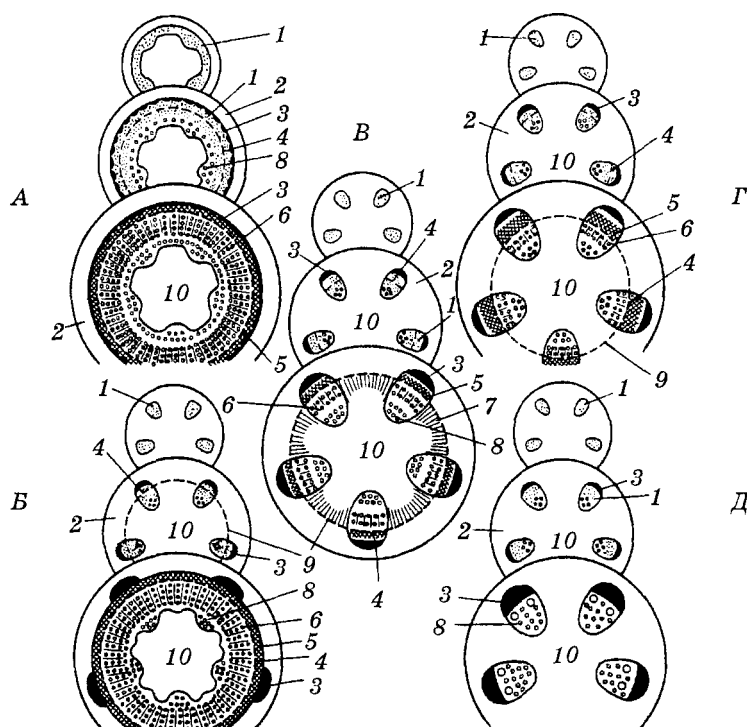


Рис. 80. Различные типы развития прокамбия, камбия и проводящих тканей в стеблях двудольных (А–Д):

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 образует непрерывное кольцо, а затем откладывает сплошные слои вторичных проводящих тканей: флоэмы и ксилемы. В этом случае в стебле сразу же формируется непучковая «вторичная» структура.

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

В. Как и в предыдущем случае, возникает сплошное кольцо камбия,

но вторичные проводящие ткани откладываются лишь в пучках, а вне пучков камбий образует механические элементы.

Г. Межпучковый камбий возникает, но либо активно не функционирует, либо откладывает паренхимные клетки, неотличимые от клеток сердцевинны и коры. Фактически сохраняется пучковое строение.

Д. В течение всей жизни сохраняется пучковое вторичное строение стебля, межпучковый камбий не возникает, пучковый камбий функционирует неактивно.

Время появления камбия и интенсивность его работы различны.

Многолетние, длительно утолщающиеся стебли деревьев и кустарников чаще всего развиваются по типу А или Б, недолговечные травянистые стебли с ограниченным утолщением чаще всего сохраняют пучковое строение (типы В–Д). Типы А и Б считаются эволюционно более древними, а В, Г и Д — более продвинутыми. Предполагается, что травянистые стебли возникли в результате прогрессирующего снижения камбиальной активности и даже полной утраты камбия (рис. 80).

При любом типе вторичных изменений в центральном цилиндре первичная ксилема «оттесняется» к центру и остатки ее располагаются на границе с сердцевинной. 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, неотличимых от волокон, возникающих из перицикла.

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

В конечном итоге в структуре стебля однолетнего побега двудольного растения возможно выделить видоизмененный центральный цилиндр, включающий постоянные ткани, возникшие из перицикла, остатки первичной и вторичную флоэму, камбий, вторичную и остатки первичной ксилемы и сердцевину. Видоизмененный центральный цилиндр окружен остатками первичной коры. Один из возможных вариантов пере-

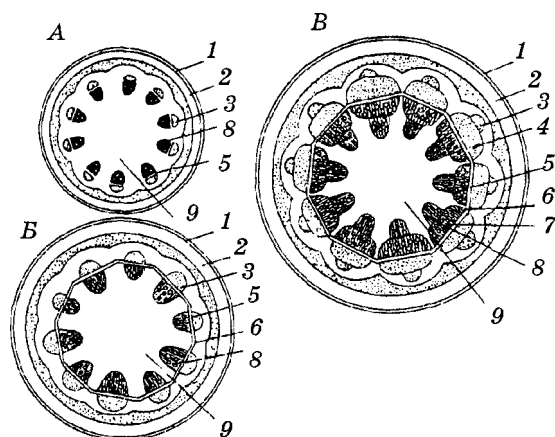


Рис. 81. Схема перехода от первичного к вторичному строению стебля двудольного растения (на примере пучкового строения):

А — первичное строение; Б — появление кольца камбия; В — вторичное строение; 1 — эпидерма, 2 — первичная кора, 3 — первичная флоэма, 4 — вторичная флоэма, 5 — пучковый камбий, 6 — межпучковый камбий, 7 — вторичная ксилема, 8 — первичная ксилема, 9 — сердцевина

хода от первичного ко вторичному строению показан на рис. 81. Он соответствует типу развития, описанному выше под литерой Г.

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 меристем. В результате формирования вторичных постоянных тканей черты эвстелы полностью теряются, одновременно изменяется и структура периферийной части стебля. В конечном итоге формируется стебель, особенности анатомического строения которого показаны на рис. 82.

В стебле многолетнего древесного и кустарникового растения выделяют три основные части: кору, *древесину*¹ и сердцевину.

Граница коры и древесины проходит по камбию. Кора многолетнего стебля древесного растения включает весь комплекс перидермы, возникший в результате деятельности феллогена, остатки первичной коры, группы механических элементов различного происхождения, располагающиеся на границе остатков первичной коры и флоэмы, и всю массу флоэмы (вторичную флоэму и возможные остатки первичной).

У ряда древесных растений с возрастом на смену перидерме фор-

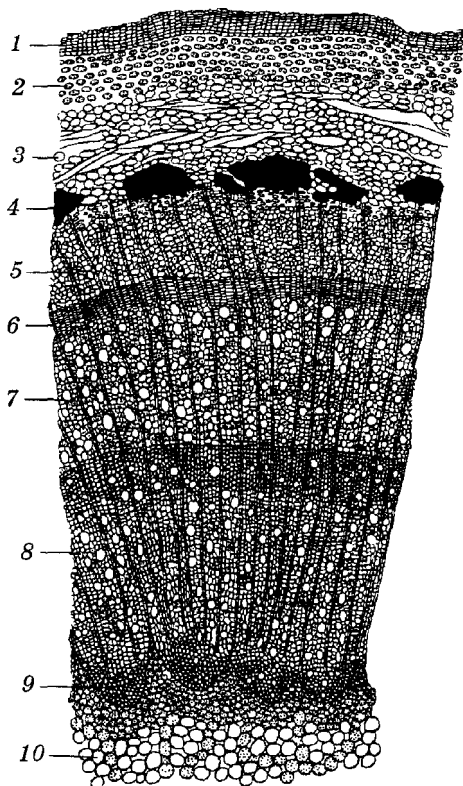


Рис. 82. Строение двулетнего стебля яблони (поперечный срез):

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

мируется корка, которая, как и перидерма, может рассматриваться как часть коры.

Нередко выделяют *наружную* и *внутреннюю* кору. К внутренней относят вторичную флоэму, к наружной — ткани, располагающиеся к пе-

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.

риферии от нее. Периферийную границу вторичной флоэмы легко определить по окончаниям сердцевинных лучей.

Во вторичной флоэме, помимо проводящих и паренхимных элементов, составляющих так называемый *мягкий луб*, 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 тангенциальном направлении и соединяют сердцевину с первичной корой. Они образовались еще в период формирования первичной анатомической структуры стебля. Вторичные лучи — результат деятельности камбия.

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

Г Внешний вид коры и корки многолетних стеблей зависит от способа формирования перидермы или серии перидерм. В тех случаях, когда новые перидермы развиваются прерывистыми, перекрывающими друг друга слоями, возникает чешуйчатая кора, подобная коре относительно молодых стволов сосны и груши. Если заложение осуществляется в виде ряда последовательно закладывающихся перидермальных колец, кора и позднее корка длительное время остаются гладкими.

Интенсивное формирование пробки как части перидермы некоторыми растениями позволяет использовать их для получения хозяйственной пробки. Главнейший вид, дающий промышленную пробку, — пробковый дуб (*Quercus suber*). Снимают урожай примерно раз в 10 лет. На стволах амурского бархата (*Phellodendron amurense*) также образуется пробка, но худшего качества. Пятнышки и продолговатые темные штрихи, заметные на поверхности укупорочной пробки низкого качества, — чечевички.]

Камбиальная зона чаще всего представлена на поперечном срезе несколькими рядами таблитчатых клеток. Один из рядов следует рассматривать как инициальный, прочие — как производные. Однако и они, как правило, сохраняют меристематическую активность. Глубже к центру от камбия находится вторичная ксилема, у многолетних растений чаще называемая *древесиной*. Ею занята основная масса стебля. Ксилема образует сплошной цилиндр, мощность которого зависит от активности камбия, возраста стебля и ряда экологических факторов.

У многолетних растений, обитающих в умеренном и холодном сезонном 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 *годовых колец*. Наиболее четко годовичные кольца выражены у древесных растений. На темп роста годовичного кольца и его ширину значительное влияние оказывают количество атмосферных осадков, температура и освещение. По числу годовичных колец на спиле ствола можно определить возраст дерева. На основании закономерности

стей сложения годичных колец ученые пытаются реконструировать климаты прошлого.

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

Самые старые участки древесины расположены ближе к центру стебля. Полости сосудов здесь обычно закупориваются выростами протопластов ближайших паренхимных клеток — *тилами*, заполняются различными консервирующими веществами и слой за слоем пропитываются танидами (дубильными веществами). В результате эта часть древесины, называемая *ядром*, приобретает определенную окраску, характерную для данной породы деревьев (грецкий орех, каштан, дуб, ильм и др.). Их окрашенная и прочная ядровая древесина ценится особенно высоко.

Особым образом 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 многолетних стеблей хвойных сходен со строением стеблей многолетних двудольных, однако существуют и определенные различия (рис. 83). В частности, в коровой части многих хвойных, так же как и в древесине, образуются смоляные ходы (ель, пихта, сосна). Иногда ходы не возникают, но смола накапливается в крупных клет-

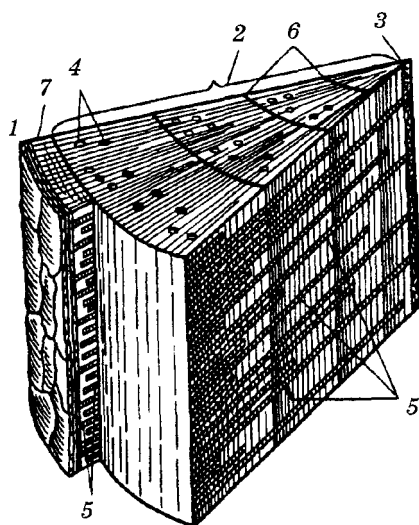


Рис. 83. Объемная схема строения четырехлетнего стебля сосны:

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

ках коровой паренхимы или в сердцевинных лучах (кипарис). Ситовидные элементы флоэмы у хвойных представлены ситовидными клетками, не сопровождающимися клетками-спутниками. 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 изнутри выстланы тонкостенными паренхимными клетками, составля-

ющими эпителий. Клетки эпителия выделяют смолу непосредственно в смоляной ход.

ЛИСТ

Лист — боковая структурная часть побега, как правило, характеризующаяся билатеральной симметрией, плагитропным ростом и уплощенной формой. Он нарастает не верхушкой, а интеркалярно. Лист выполняет три главные функции: фотосинтеза, транспирации (испарения влаги) и газообмена.

Первые листовые органы семенных растений — семядоли зародыша. Следующие листья формируются в ходе онтогенеза первоначально в виде меристематических бугорков, возникающих на апексе побега. Позднее бугорки развиваются в клиновидные выступы — *листовые примордии*, а эти последние — в листья.

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 утрачена 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 и отчасти способность к верхушечному росту. 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, как сказано, закладывается в основании апекса побега в виде бокового выступа — *листового бугорка*, затем превращающегося в листовую примордий. С этого момента начинается внутривушечная фаза его развития. Дальнейшее развитие листового примордия у разных типов листьев происходит неодинаково. Так, у части листьев в основании примордия закладываются прилистники. У простых цельнокрайних листьев примордий вытягивается и превращается в ось листа — в дальнейшем срединную жилку, по бокам которой в результате *маргинального (краевого) роста* формируется пластинка (рис. 84). 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 разворачивания 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* (вставочного или интеркалярного) роста. Он достигается отчасти за счет деления большинства клеток листа, но более того 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 некоторых растений тайги. У части хвойных продолжительность жизни листа достигает 15–20 лет. Однако в большинстве случаев она значительно меньше продолжительности жизни осевых органов растения.

Вечнозеленость растений определяется не продолжительностью жизни отдельных листьев. Обязательное условие вечнозелености — развитие 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 и разрушением хлорофилла. Лист как бы опустошается перед опадением. Массовое опадение листьев получило название *листопада*. У вечнозеленых растений массовый листопад приурочен к началу интенсивного роста новых побегов и почек. Например, у наших хвойных массовое отмирание старых листьев (хвои) наблюдается весной, а не осенью.

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.

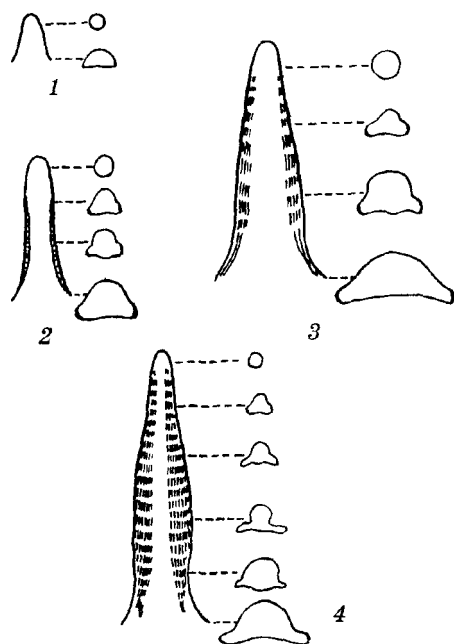


Рис. 84. Схемы продольных и поперечных срезов, иллюстрирующие ранние стадии развития листа табака (*Nicotiana tabacum*):

1 — молодой клиновидный листовый примордий без пластинки; 2, 3, 4 — последовательные стадии его развития

У листопадных деревьев умеренных широт и кустарников опадение листьев на зиму связано с изменением длины дня. Длина дня — это своего рода природные 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.

Морфология листа. Лист, как правило, — плоский орган, форма и размеры которого способствуют созданию максимальной фотосинтезирующей поверхности при оптимальных значениях транспирации. Количество листьев на растении весьма различно. Считается, например, что одно взрослое дерево дуба несет до 250 000 листьев. 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*. Верхняя и нижняя стороны нередко существенно различаются между собой по анатомическому строению, опушению, характеру жил-

кования и окраске. Размеры листьев чаще всего колеблются в пределах от 3 до 15 см, однако известны гигантские листья некоторых пальм и папоротников до 15 м длиной. Крупнейшие листья известной амазонской кувшинки — виктории королевской (*Victoria regia*) достигают 2 м в диаметре. До 1 м длины достигает лист кукурузы. Размеры, форма и степень рассеченности листьев, хотя и являются наследственными признаками того или иного вида, очень изменчивы и 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, соединяющую пластинку и узел побега. Самая нижняя часть листа, сочлененная со стеблем, называется *основа-*

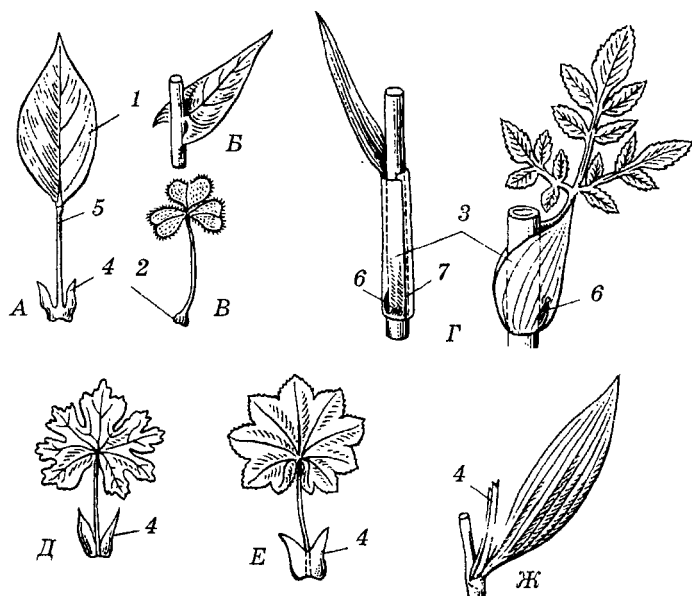


Рис. 85. Лист и его части (схема):

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

нием листа. Часто при основании заметны разного размера и формы парные боковые выросты — *прилистники* (рис. 85).

Пластинка — главная часть листа, как правило, осуществляющая его основные функции. Редуцируется пластинка весьма редко, и тогда ее функции принимают либо расширенный листовидный черешок — *филлодий* (у австралийских акаций), либо крупные листовидные прилистники, свободные или срастающиеся друг с другом (у некоторых видов чины).

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

Основание листа принимает различную форму. Весьма часто оно суженное, либо, напротив, имеет вид небольшого утолщения (*листовая подушечка*). Однако нередко, особенно у злаков и зонтичных, оно раз-

растается и образует замкнутую или незамкнутую трубку, называемую *листовым влагалищем*. Листовое влагалище развивается при длительном сохранении интеркалярной меристемы стебля, защищает пазушные почки и нередко служит средством дополнительной опоры побега.

В процессе формирования листа прилистники разрастаются раньше пластинки и играют защитную роль, составляя часть почечных покровов. После разворачивания почек прилистники часто опадают или подсыхают. Лишь изредка они имеют размеры, сравнимые с размерами листовой пластинки (особенно у сложных листьев, в частности у листьев гороха), и функционируют как фотосинтезирующие органы. Иногда, у части бобовых, например, прилистники превращаются в колючки. В семействе гречишных прилистники в результате срастания образуют так называемый *раструб*, охватывающий стебель над узлом в виде короткой пленчатой трубки. Прилистники более обычны у древесных форм.

✓ **Простые и сложные листья.** Лист, имеющий одну пластинку, называется *простым*. У сложного лис-

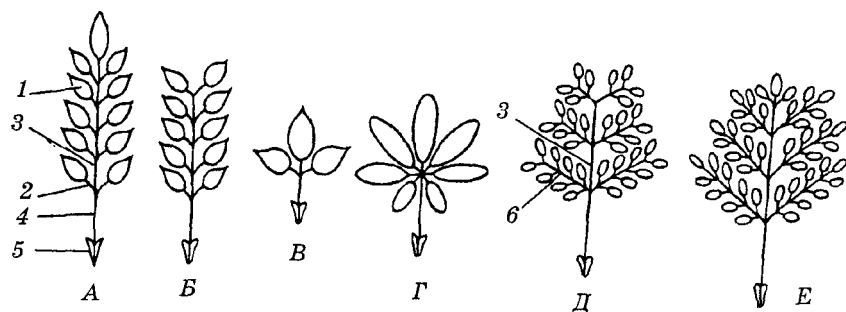


Рис. 86. Сложные листья:

А — непарно-перистосложный; Б — парно-перистосложный; В — тройчатосложный, Г — пальчатосложный; Д — дважды парно-перистосложный; Е — дважды непарно-перистосложный: 1 — листочек, 2 — черешочек, 3 — рахис, 4 — черешок, 5 — прилистники, 6 — рахис первого порядка

та две, три или большее число обособленных пластинок (листочков), снабженных собственными черешочками и иногда особыми сочленениями. Часть оси сложного листа, несущую листочки, называют *рахисом*.

В зависимости от расположения листочков различают *перисто-* и *пальчатосложные* листья (рис. 86). У первых листочки располагаются двумя рядами по обе стороны рахиса, продолжающего черешок. У пальчатосложных и их частного случая — *тройчатосложных* листьев рахиса нет, и листочки отходят от верхушки черешка. По степени разветвления рахиса различают *однократно*, *дважды* и *трижды перистосложные* листья. Если рахис любого порядка перистосложного листа завершается на верхушке непарным листочком, лист является *непарно-перистосложным*, а при отсутствии верхушечного листочка — *парно-перистосложным*. Трижды непарно-перистосложный тип листа известен лишь у одного растения — тропического вида моринги крылосемянной (*Moringa pteridosperma*). Дважды парноперистосложные листья весьма обычны у представителей подсемейства мимозовых (сем. бобовые). Число мелких листочков такого листа иногда достигает 10 тысяч. Классический пальчатосложный лист у видов конского каштана (*Aesculus*). Представление о тройчатосложном листе можно составить, вспомнив листья наших обычных видов клевера (*Trifolium*).

Внешне листочки некоторых растений весьма напоминают простые листья. Следует, однако, помнить, что в пазухах листьев (как простых, так и сложных) располагается *пазушная почка*, в пазухе же листочка ее нет. Листья чаще отходят от стебля в разных плоскостях, а листочки от рахиса в одной.

Морфологические особенности пластинки листа. Лист весьма разнообразен по своим морфологическим особенностям, как по особенностям макро-, так и микроструктуры.

Существенно различаются листья по форме, характеру основания, верхушки и другим особенностям листовидной пластинки. Очень разнообразно опушение листьев. Иногда они кажутся покрытыми войлоком от спутанных многочисленных волосков (сравните верхнюю и нижнюю стороны листа мать-и-мачехи). Наблюдения показывают, что растения, обитающие в аридном (засушливом) климате, опушены чаще, чем растения, живущие в условиях гумидного (влажного) кли-

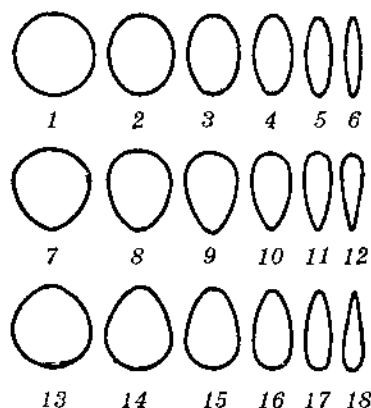


Рис. 87. Шаблоны для определения формы пластинок листьев и листочков (основаны на соотношении длины и ширины):

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

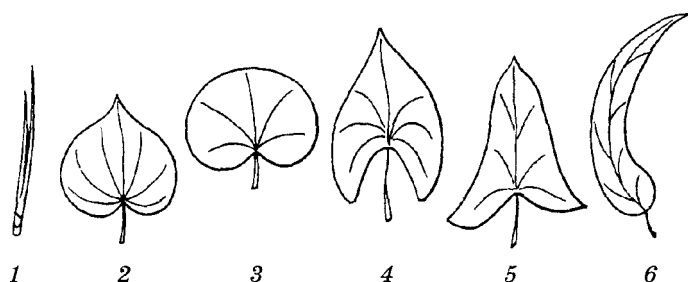


Рис. 88. Особые формы пластинок листьев:

1 — игольчатая, 2 — сердцевидная, 3 — почковидная, 4 — стреловидная, 5 — копьевидная, 6 — серповидная

мата. Считается, что густой покров волосков снижает отдачу влаги (транспирацию).

Особенно высока изменчивость (полиморфизм) листьев водных растений. У части из них, имеющей плавающие и погруженные листья, они резко различаются по форме (явля-

ние диморфизма). Подводные листья нередко узкие линейные или сильно рассеченные. Листья, плавающие на поверхности воды или поднимающиеся над ее поверхностью, более или менее широкие. Регулируются эти различия рядом фитогормонов. Различаются листья нередко

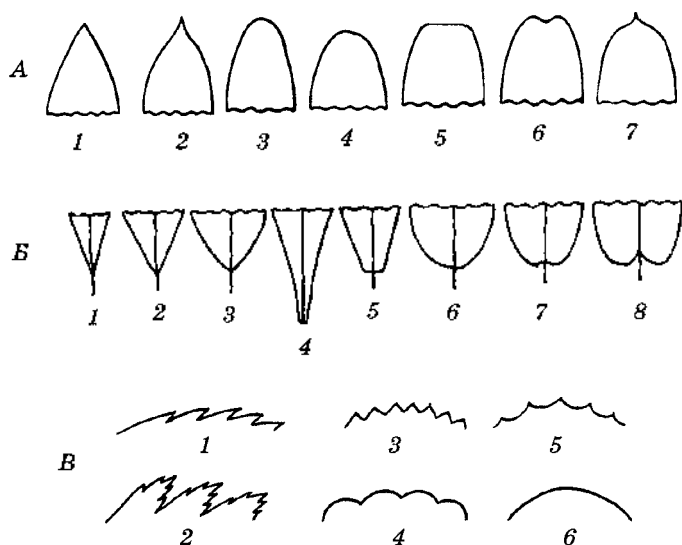


Рис. 89. Основные типы оснований, верхушек и края листовых пластинок:

А — верхушки: 1 — острая, 2 — оттянутая, 3 — округлая, 4 — туповатая, 5 — усеченная, 6 — выемчатая, 7 — с «насаженным» острокошечием; Б — основания: 1 — узкоклиновидное, 2 — клиновидное, 3 — округлоклиновидное, 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

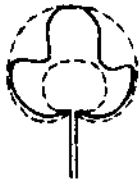
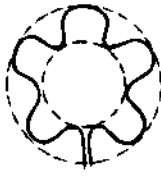
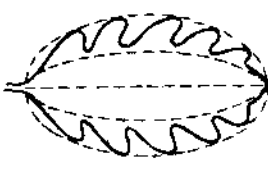

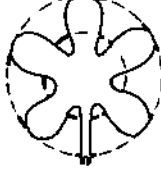
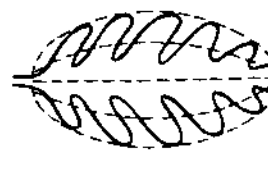



Простые листья	Тройчато-	Пальчато-	Перисто-
лопастный (расчлененный менее чем до половины ширины)			
раздельный (расчлененный глубже половины ширины)			
рассеченный (расчлененный до срединной жилки)			

Рис. 90. Типы расчленения пластинки простого листа

и в пределах одного и того же сухопутного растения (явление *гетерофиллии* — разнолистности).

При характеристике листовой пластинки обращают внимание на ее форму, верхушку, основание и край. Обобщенная схема форм листовой пластинки приведена на рис. 87.

Некоторые особые формы пластинок, не укладывающиеся в обобщенную схему, приведены отдельно на рис. 88. На рис. 89 показаны наиболее часто встречающиеся типы оснований и верхушек листовых пластинок, а также типы их края.

Пластинка листа или листочка может быть цельной или расчлененной. В зависимости от глубины расчленения выделяют *лопастные*, *раздельные* и *рассеченные* простые листья или листочки сложного листа

(рис. 90). Расчленение осуществляется либо пальчато, либо перисто.

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 однократно расчлененные листья, но у представителей некоторых семейств двудольных (например, зонтичных и лютиковых) известны дважды, трижды и многократно расчлененные листовые пластинки.

Жилкование листа. Жилкование у растений — это система проводящих пучков и сопровождающих их тканей в листовых пластинках, посредством которых осуществляется транспорт веществ.

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

У двудольных известны два основных типа жилкования — *перистое* и *пальчатое* (рис. 91).

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 зубцов и т. д. Это так называемое *перистокраежное* жилкование. Оно встречается у ольхи, березы, вяза и т. д. Иной характер у боковых жилок в листьях с *перистопетлевым* 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 видов

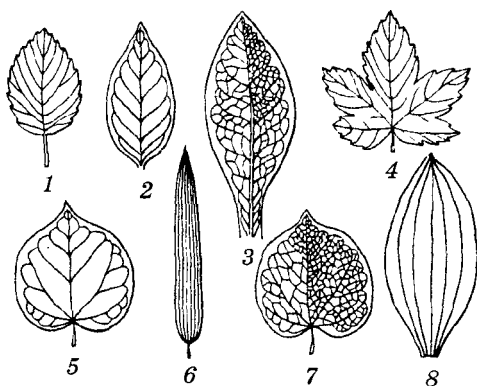


Рис. 91. Основные типы жилкования листьев:

1 — перистокраевое, 2 — перистосетчатое, 3 — перистосетчатое, 4 — пальчатокраевое, 5 — пальчатосетчатое, 6 — параллельное, 7 — пальчатосетчатое, 8 — дуговидное

(ивы, груши, яблони, барбариса), в листьях 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 пальцевидно 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 (*пальчатопетлевым* жилкование). Наконец, при свободном ветвлении жилок второго и последующего порядков возникает *пальчатосетчатое* жилкование. Мелкие жилки образуют замкнутые участки — *ареолы*.

Тип жилкования имеет большое диагностическое значение в ряде областей ботаники. В частности, на анализе типов жилкования в значительной степени основано определение ископаемых растений.

Анатомия листа. Основной «тканью» пластинки листа является мезофилл, или мякоть листа. Здесь главным образом и осуществляется фотосинтез. Прочие 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 органических веществ, образовавшихся в процессе ассимиляции. Механические ткани листа — склеренхима различных типов и колленхима — обеспечивают ему прочность.

Мезофилл часто занимает все пространство между верхней и нижней эпидермой листа, исключая проводящие пучки и участки механической и обкладочной тканей вокруг жилок. Клетки мезофилла относятся к основной хлорофиллоносной паренхиме. Они тонкостенные и не одревесневшие. Чаще всего они дифференцированы на два вида ткани — палисадную (столбчатую) и губчатую (рис. 92). 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 $\frac{3}{4}$ — $\frac{4}{5}$ всех хлоропластов листа, поэтому здесь осуществляется главная работа по ассимиляции CO_2 .

Клетки губчатой ткани более или менее изодиаметричны и, как правило, располагаются очень рыхло. Через межклетники свободно осуществляется газообмен. CO_2 , поступа-

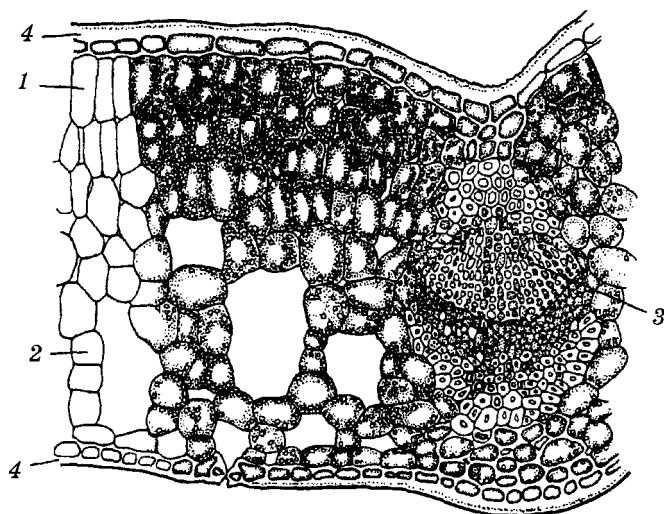


Рис. 92. Поперечный срез листа брусники:

1 — палисадная паренхима, 2 — губчатая паренхима, 3 — проводящий пучок жилки
4 — эпидерма

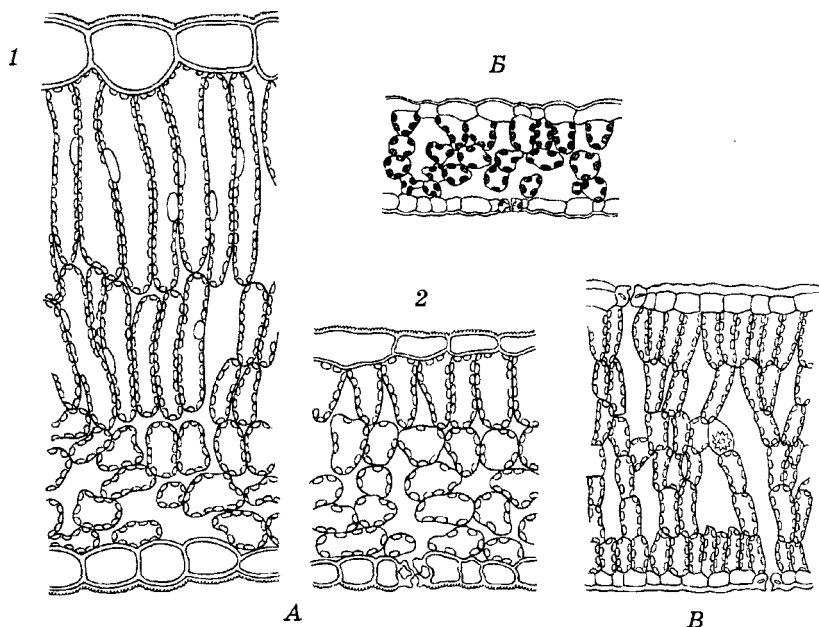


Рис. 93. Поперечные срезы листьев:

А — сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris*): 1 — светового, 2 — теневого; *Б* — зеленчука желтого (*Galeobdolon luteum*): теневого; *В* — эвкалипта (*Eucalyptus* sp.): светового

ющий через устьица внутрь листа, свободно распределяется по всей толще мезофилла, а выделяемый при фотосинтезе кислород по межклетникам 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 стенок клеток, вдающихся внутрь (так называемая *складчатая паренхима* листьев некоторых 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 воронковидных по форме клеток. Наоборот, у растений открытых местообитаний палисадная паренхима обычно насчитывает несколько слоев клеток и имеет значительную общую толщину (рис. 93).

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 *дорсивентральных*. 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». Наружная поверхность клеток эпидермы покрыта кутикулой, иногда довольно значительной толщины. У ряда растений на эпидерме имеется восковой налет. В последнем случае листья приобретают характерный сизоватый оттенок.

Разнообразие в строении эпидермы выражается в различной толщине клеточных стенок, 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 чаще всего они располагаются только на нижней стороне (*гипостоматические* листья). Обычно устьица распределяются на поверхности листа беспорядочно и более или менее равно-

мерно, но на вытянутых листьях односторонних устьица, как правило, располагаются правильными рядами 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. Лишь средние и крупные жилки у некоторых двудольных способны к вторичному утолщению. Ксилема в листе почти всегда ориентирована в сторону морфологически верхней, а флоэма — морфологически нижней поверхности листа. Как правило, пучки не соприкасаются непосредственно с мезофиллом листа, но отделены от него более крупными, часто лишенными хлорофилла обкладочными клетками, аналогичными эндодерме осевых органов, регулирующими ближний транспорт. У многих листьев обкладка проводящих пучков связана с верхней или нижней

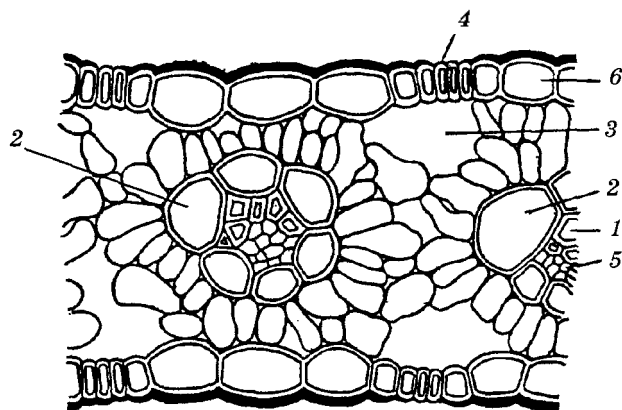


Рис. 94. Поперечный разрез листа кукурузы:

1 — ксилема, 2 — клетки, формирующие краевую структуру, 3 — подустьичная полость, 4 — устьице, 5 — флоэма, 6 — эпидерма

эпидермой особыми продолжениями, очевидно механически укрепляющими лист.

Наибольшую роль в снабжении тканей листа растворами солей и водой, а также 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. Обычно это склеренхимные волокна, сопровождающие все крупные проводящие пучки. В крупных жилках по краю листа нередко находится колленхима, предохраняющая лист от разрывов. В мезофилле, особенно у видов, имеющих толстые листья, нередко встречаются разного вида склереиды, выполняющие функцию распорок (например, в листе камелии).

Сравнительно недавно было установлено, что растения, характеризующиеся C_4 -типом фотосинтеза (в отличие от обычных, у которых C_3 -фотосинтез), а это в основном засухоустойчивые виды, имеют особую структуру вокруг жилок. Она получила название *кранц-структуры*, или *кранц-анатомии* (рис. 94).

У таких растений специальные крупные клетки образуют один, редко два концентрических слоя вокруг жилок. Плотное расположенные очень крупные паренхимные клетки обкладки C_4 -растений содержат много хлоропластов. Из листьев C_4 -растений продукты фотосинтеза отводятся быстрее и полнее, чем у C_3 -видов (подробнее см. раздел «Фотосинтез»).

Черешок. В черешке проходят проводящие пучки, соединяющие проводящие системы стебля и пластинки листа. Количество пучков и их взаимное расположение у разных видов различно.

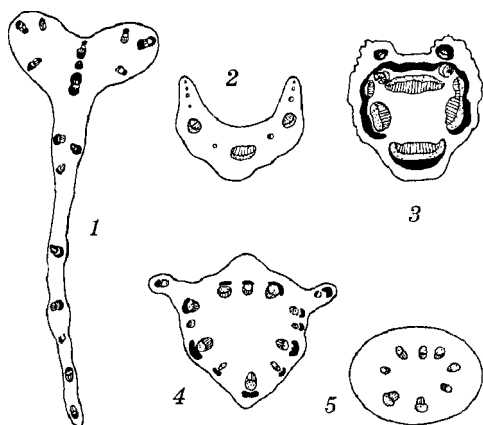


Рис. 95. Примеры строения черешков (в поперечном сечении):

1 — саррацения пурпурная (*Sarracenia purpurea*), 2 — клоповник посевной, кресс-салат (*Lepidium sativum*), 3 — акация белая (*Acacia dealbata*), 4 — чина приморская (*Lathyrus maritimus*), 5 — настурция большая (*Trapaolum majus*)

Связь проводящей системы листа и стебля осуществляется в основном в узле. Эпидерма, покрывающая черешок, имеет небольшое количество устьиц. Механическая ткань представлена колленхимой и склеренхимой. Расположение механической ткани в черешке таково, что оно обеспечивает максимальную прочность на разрыв и изгиб.

Строение черешка и особенно расположение в нем проводящих пучков могут быть использованы в видовой диагностике растений и решении некоторых вопросов систематики (рис. 95).

КОРЕНЬ И КОРНЕВАЯ СИСТЕМА

Наряду с побегом корень — основной орган высшего растения. В типичном случае он осуществляет функцию минерального и водного

питания. Другая важная функция корня, тесно связанная с основной, — закрепление, «заякоривание» растения в почве.

Через корень растения поглощают из почвы воду и растворенные в ней ионы минеральных солей. В корнях осуществляется также биосинтез ряда вторичных метаболитов, в частности алкалоидов. Из корня поступают некоторые фитогормоны (особенно цитокинины и гиббереллины), синтезируемые в меристематических зонах корней и необходимые для роста и развития надземных частей растений. Все эти классы соединений, как поглощенные, так и синтезированные, направляются в стебель и листья главным образом под действием сил корневого давления и листовой транспирации.

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. Корни взаимодействуют с корнями других растений, микроорганизмами и грибами, находящимися в почве. Корень также может служить органом вегетативного размножения.

Корень у большинства растений — осевой орган, имеющий более или менее цилиндрическую форму и обладающий радиальной симметрией. Он способен к открытому 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 покрыта так называемым корневым чехликом.

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

Первый корень семенного растения развивается из *зародышевого корешка*. Он называется *главным*. У двудольных и голосемянных 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*. Все боковые корни семенных растений закладываются эндогенно, т. е. внутри корня предшествующего порядка, и развиваются чаще всего из перикабла.

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, сформированная подобным образом, получила название *мочковатой* (рис. 96). Придаточные корни также закладываются эндогенно. Следует иметь в виду, что описанная картина — характерна прежде всего для однолетних растений. У многолетников как двудольных, так и однодольных часто формируется корневище, от которого отходят придаточные корни. В силу этого сам характер корневой системы может существенно изменяться.

¹ Придаточные корни изредка могут возникать и на листьях (лист бегоний), а также на скелетных корнях.

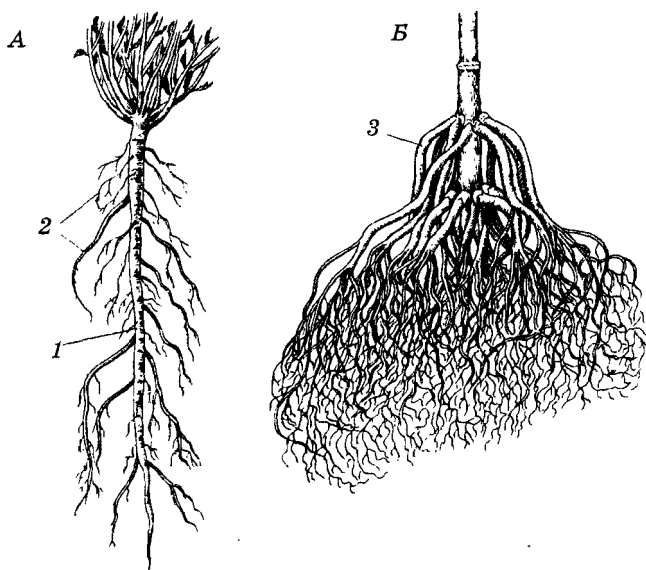


Рис. 96. Корневые системы:

А — стержневая; **Б** — мочковатая: **1** — главный корень, **2** — боковые корни, **3** — придаточные корни

Помимо общеизвестного деления на стержневую и мочковатую корневые системы, возможна и более универсальная классификация. Она основана главным образом на разнообразии возникновения придаточных корней. Согласно этой классификации, прежде всего следует выделить *первично-гоморизную корневую систему* споровых растений (плаунов, хвощей, папоротников). У этих растений зародышевый корешок отсутствует, и вся корневая система изначально формируется только из стеблеродных (т. е. образующихся из стеблей) придаточных корней.

Корневая система, составленная главным, боковыми и придаточными корнями любого типа (стеблеродными, корнеродными), получила название *аллоризной*.

У многих покрытосемянных главный корень либо отмирает довольно

скоро, или вообще не развивается, и тогда вся система оказывается составленной только придаточными корнями. Кроме однодольных, это отмечено у ряда двудольных с преимущественно вегетативным размножением (земляника, картофель, мать-и-мачеха). Подобную корневую систему называют *вторично-гоморизной*.

Стержневая корневая система проникает в почву обычно глубже, чем мочковатая, однако поверхностное заложение последней и «цепкость», с которой она оплетает прилегающие частицы грунта, делают такие растения особенно ценными для создания дернового покрова, предупреждающего эрозию почвы.

Главный корень растет строго ортотропно, прочие корни могут расти более или менее ортотропно и даже почти плагиотропно.

Ветвление корня, ведущее к образованию корневой системы, осуществляется у большинства растений иным путем, чем ветвление побега. Оно всегда боковое, т. е. новые корни закладываются на некотором расстоянии от апекса (верхушки) и всегда образуются эндогенно, возникая во внутренних тканях материнского корня за счет активности перicycle или камбия. Это имеет приспособительное значение, поскольку верхушечное ветвление затруднило бы продвижение корня в почве.

Степень развития корневой системы зависит во многом от среды обитания. В лесной зоне на подзолистых, плохо аэрируемых почвах корневая система на 90 % сосредоточена в поверхностном слое (10–15 см). Здесь находится основная масса так называемых «питающих корней». В зоне полупустынь и пустынь у одних растений (ряд видов полыни) корневые системы *поверхностные*, что связано с приспособлением к использованию ранневесенних осадков или конденсационной влаги, оседающей в ночное время, у других — достигают грунтовых вод на глубине 18–20 м (верблюжья колючка), у третьих — универсальные, использующие в разное время влагу разных горизонтов (саксаул).

По некоторым сведениям, рекордная глубина «погружения» корней 120 м. У пустынного кустарника прозописа сережкоцветкового, или мескито (*Prosopis juliflora*), из сем. бобовых корни достигают 53 м глубины (США, штат Аризона). Для сравнения укажем, что корневая система кукурузы заходит на глубину около 1,5 м и расходится примерно на 1 м во все стороны от растения.

Зоны молодого корня. Различные части молодого корня выполняют неодинаковые функции и характе-

ризуются определенными морфологическими и анатомическими особенностями. Эти части получили название зон (рис. 97). Кончик корня снаружи всегда покрыт *корневым чехликом*, защищающим апикальную меристему. Клетки корневого чехлика продуцируют слизь (вероятно, пектиновой природы), покрывающую поверхность молодого корня. Благодаря слизи снижается трение о почву, и ее частицы легко прилипают к корневым окончаниям и корневым волоскам. Корневой чехлик выполняет и другую важную функцию, контролируя, в частности, реакцию корня на гравитацию (*положительный геотропизм*).

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

Под чехликом располагается *зона деления*, представленная меристематической верхушкой корня, его апексом. Апекс состоит из относительно мелких многогранных клеток — инициалей и их производных, отличающихся густой цитоплазмой и крупными ядрами. В результате активности апикальной меристемы формируются все прочие зоны и ткани корня.

Зона деления имеет размеры 1–3 мм. Эта часть молодого корня заметно отличается от прочих зон своей желтой окраской. Вслед за зоной деления располагается *зона растяжения* (роста). Она также невелика по протяженности (несколько миллиметров), выделяется светлой окраской и как бы прозрачна. Клетки этой зоны практически не делятся, но спо-

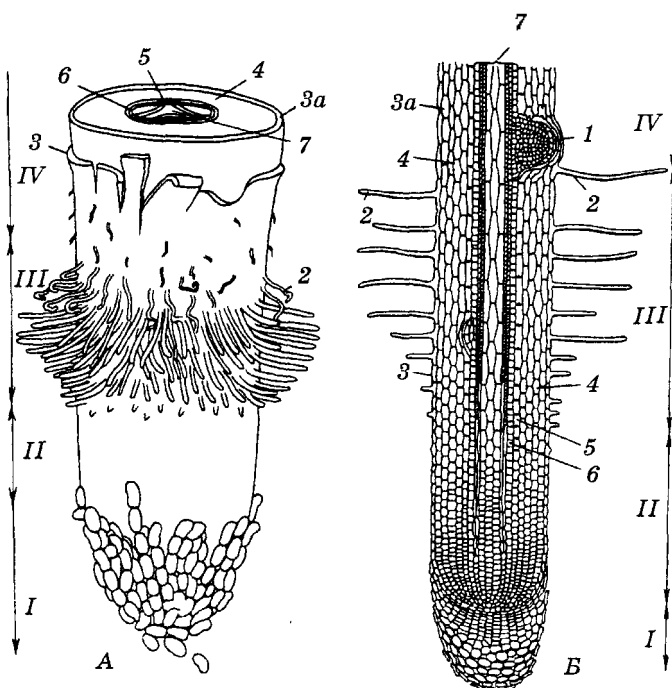


Рис. 97. Общий вид (А) и продольный срез (Б) корневого окончания (схема):

I — корневой чехлик; *II* — зоны деления 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 эпидермисе, 3 — эпидермиса, 3а — экзодерма, 4 — первичная кора, 5 — эндодерма, 6 — перикамбий, 7 — осевой цилиндр

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

Окончание зоны растяжения заметно по появлению на эпидермисе 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. Основную массу воды и растворов солей молодые корни усваи-

вают в зоне всасывания с помощью корневых волосков.

Корневые волоски появляются в виде небольших сосочков — выростов клеток эпидермиса (рис. 97). 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. Анатомическое строение этой зоны у двудольных и голосемянных на разных ее участках неодинаково. По этой части

корня вода и растворы солей, поглощенные корневыми волосками, транспортируются в вышележащие органы растения. В зоне проведения формируются боковые корни, в силу чего она часто называется зоной боковых корней.

Участки зон всасывания и проведения занимают фиксированное положение относительно участков почвы, не смещаясь относительно их. Несмотря на фиксированное положение в пространстве конкретных участков зон поглощения и проведения, сами зоны сдвигаются вследствие верхушечного роста. В результате этого всасывающий аппарат постоянно перемещается в почве.

В пределах одной корневой системы существуют корни, выполняющие различные функции. У большинства растений различаются *ростовые* и *сосущие окончания*. Ростовые окончания долговечнее, относительно мощнее, 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. Скелетные и полускелетные корни выполняют функцию проведения, но могут также и запасать питательные вещества.

Анатомическое строение корня. *Первичное строение.* Внутренняя структура корня относительно проще по сравнению со структурой стебля. Это связано прежде всего с отсутствием листьев и, соответственно, узлов и междоузлий. Вследствие этого в расположении тканей на разных уровнях наблюдаются сравнительно небольшие различия.

Уже в самом начале зоны растяжения масса клеток дифференцируется на три зоны: эпиблему, первичную кору и осевой цилиндр.

Снаружи молодые корневые окончания покрыты *эпibleмой*. Она достигает полного развития в зоне поглощения, где ее клетки образуют корневые волоски. В зоне проведения эпиблема довольно быстро сдвигается.

Количество корневых волосков иногда весьма значительно. В одном из исследований сообщалось, что у четырехмесячного растения риса по расчетам может быть примерно 14 млрд корневых волосков с суммарной длиной более 10 000 км и площадью поглощения 401 м².

Первичная кора обычно дифференцируется из периферийного отдела верхушечной меристемы. Осевой цилиндр формируется из центральной части меристемы.

Первичная кора, на которую приходится основная масса ткани молодого корня, образована паренхимными клетками. Она рыхлая, составлена живыми клетками 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 нередко оказывается занята аэренхимой. Кроме того, кора является той частью корня, через которую активно проходит радиальный (ближний) транспорт воды и растворенных солей от эпibleмы к осевому цилиндру. В тканях коры осуществляется активный синтез метаболитов и откладываются запасные питательные вещества (обычно крахмал). Наружные клетки первичной коры, лежащие непосредственно под эпibleмой, называются *экзодермой*. В зоне

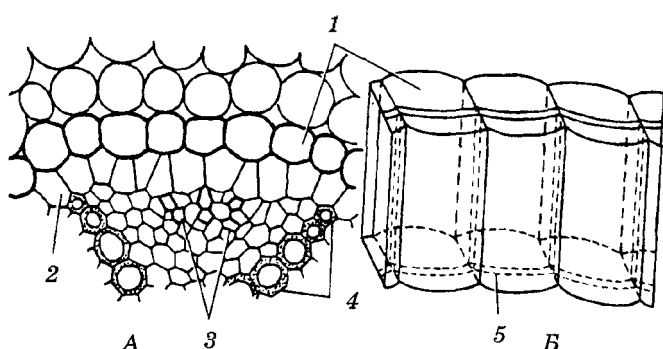


Рис. 98. Участок корня двудольного растения в районе эндодермы (А) и схематическое изображение ее клеток (В):

1 — эндодерма, 2 — перикцикл, 3 — первичная флоэма, 4 — первичная ксилема, 5 — пояс Каспари

проведения после сдвигивания эпидермы 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. В отличие от стебля в корне клетки эндодермы заметно отличаются морфологически от прочих клеток. Это связано с особой функ-

цией эндодермы, 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 особенности. В частности, на их радиальных стенках появляются особые утолщения, непроницаемые для воды, — пояски Каспари, с помощью которых перекрывается передвижение растворов вдоль клеточных стенок (рис. 98). У многих двудольных и голосемянных растений образование поясков Каспари обычно заканчивается дифференцировкой эндодермы. У однодольных в клетках эндодермы могут происходить дальнейшие изменения. В частности, на внутренней поверхности радиальных стенок и «задней» тангенциальной стенки откладывается суберин и далее толстая вторичная целлюлозная оболочка, которая со временем одревесневает. Наружные тангенциальные стенки почти не утолщаются. Среди толстостенных отмирающих клеток эндодермы встречаются живые клет-

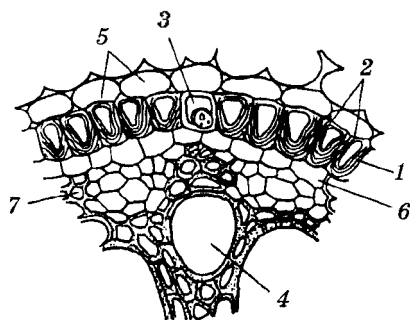


Рис. 99. Эндодерма в поперечном сечении (однодольное растение):

1 — эндодерма, 2 — пояс Каспари, 3 — пропускная клетка, 4 — первичная ксилема, 5 — корковая паренхима, 6 — перикцикл, 7 — первичная флоэма

ки с тонкими неодревесневшими стенками, несущие только пояски Каспари. Это *пропускные клетки*: через них осуществляется физиологическая связь между первичной корой и осевым цилиндром (рис. 99).

Осевой цилиндр (стела). Формирование осевого цилиндра начинается с образования наружного его слоя — *перицикла*. Перицикл представляет собой образовательную ткань, длительно сохраняющую меристематическую активность. Перицикл играет роль основного «корне-родного» слоя, так как в нем закладываются боковые корни, которые, таким образом, имеют эндогенное происхождение. В перицикле корня некоторых растений возникают так-

же зачатки придаточных корневых 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 и первичной ксилеме. Элементы флоэмы и ксилемы закладываются по кругу, чередуясь друг с другом, и развиваются центроостремительно, т. е. по направлению к центру корня. Однако масса элементов ксилемы дифференцируется быстрее, 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* (рис. 100).

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. 101).

Сердцевина нетипична для корня, но иногда заметна в центре в

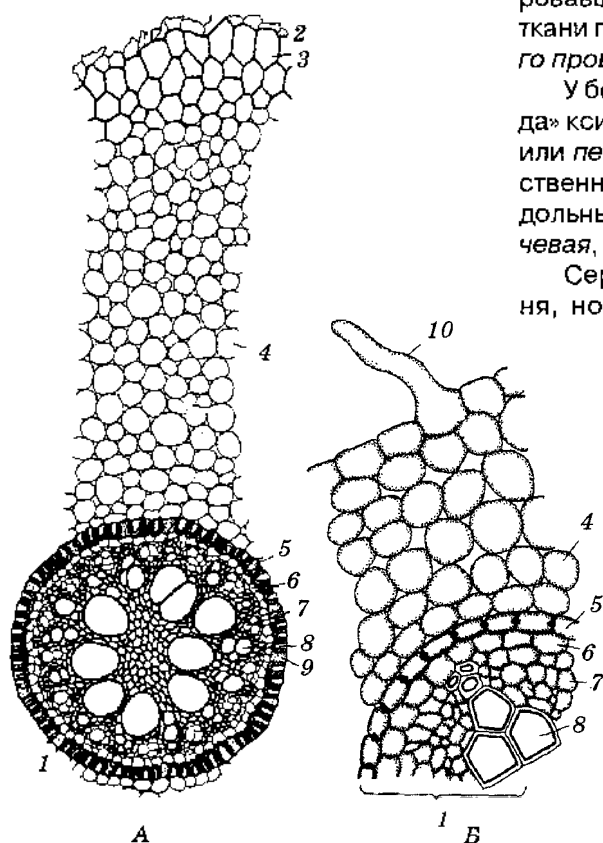


Рис. 100. Поперечный срез корня:

А — первичное строение корня однодольного; Б — первичное строение корня двудольного; 1 — осевой (центральный) цилиндр, 2 — остатки эпидермы, 3 — экзодерма, 4 — мезодерма, 5 — эндодерма, 6 — перицикл, 7 — первичная флоэма, 8 — сосуды первичной ксилемы, 9 — пропускные клетки эндодермы, 10 — корневой вырост

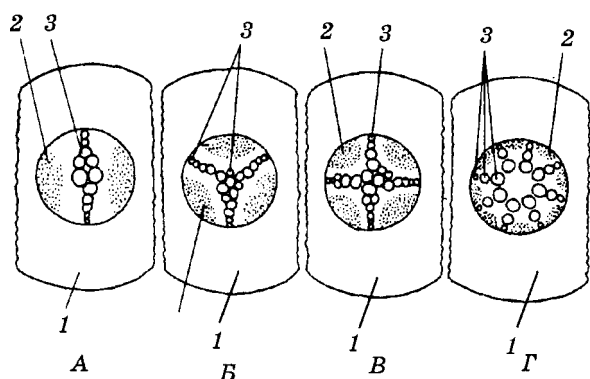


Рис. 101. Различные типы первичного строения осевого цилиндра корня:

А — диархный; *Б* — триархный; *В* — тетраархный (типы *А*, *Б*, *В* характерны для двудольных); *Г* — полиархный (чаще встречается у однодольных растений); *1* — первичная кора, *2* — первичная флоэма, *3* — первичная ксилема

виде небольшого участка механической ткани или тонкостенных клеток.

У большинства семенных растений боковые корни берут начало в перицикле. По мере увеличения размеров молодого бокового корня он проходит через первичную кору, возможно, секретировав при этом ферменты, разрушающие коровые клетки. Уже на ранних стадиях эндогенного развития корневой зачаток формирует корневой чехлик, апикальную и производные меристемы. Центральные цилиндры главного и молодого бокового корней первоначально не связаны между собой. Позднее они соединяются за счет дифференцировки лежащих между ними паренхимных клеток в элементы ксилемы и флоэмы. В итоге формируется физиологически, морфологически и анатомически целостная корневая система.

Вторичное строение. Описанное выше строение корня получило название первичного. У однодольных и папоротников первичная структура корня сохраняется в течение всей жизни, и вторичные ткани не возника-

ют. Иначе обстоит дело с голосеянными и двудольными, у которых в дальнейшем происходят вторичные изменения и в конечном итоге формируется *вторичная структура корня*, при которой *радиальное* расположение проводящих тканей заменяется *коллатеральным*. Образование вторичной структуры корня связано прежде всего с деятельностью камбия, который обеспечивает рост корня в толщину. Камбий вначале возникает из тонкостенных паренхимных клеток в виде разобщенных участков с внутренней стороны тяжей флоэмы между лучами первичной ксилемы. Камбиальную активность вскоре приобретают и некоторые участки перицикла, располагающиеся снаружи от лучей первичной ксилемы. В результате образуется непрерывный камбиальный слой (рис. 102).

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

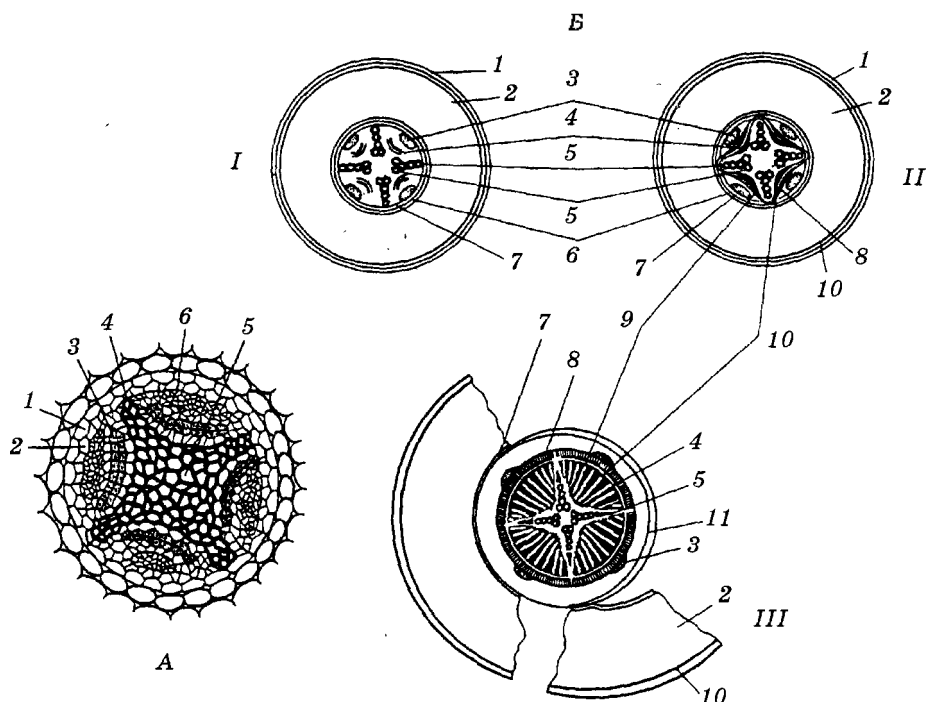


Рис. 102. Формирование вторичного строения корня у бобов (*Faba vulgaris*):

А — начальные этапы перехода к вторичной структуре (показан только осевой цилиндр): 1 — эпидерма, 2 — перикакл, 3 — камбий, 4 — протоксилема, 5 — метаксилема, 6 — первичная флоэма; **Б** — поперечные срезы, показывающие последовательные стадии вторичного роста корня (I, II, III): 1 — эпидерма, 2 — первичная кора, 3 — первичная флоэма, 4 — камбий, 5 — протоксилема, 6 — метаксилема, 7 — эндодерма, 8 — перикакл, 9 — вторичная флоэма, 10 — вторичная ксилема, 11 — экзодерма, 12 — перидерма коры

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 наружу, а «звезда» первичной ксилемы остается в центре корня. Ее

«лучи» сохраняются долго, иногда до конца жизни корня.

Помимо вторичных изменений, происходящих в центральном цилиндре, существенные перемены происходят и в первичной коре. Вследствие быстрого нарастания изнутри вторичных тканей, обуславливающего сильное утолщение корня, первичная кора нередко разрывается. К этому времени клетки перикакла, делясь по всей окружности осевого цилиндра, образуют широкую зону паренхимных клеток, во внешней части которой закладывается феллоген, откладывающий наружу пробку,

а внутрь феллодерму (нередко феллоген формируется непосредственно из клеток перицикла). Пробка изолирует первичную кору от проводящих тканей, кора отмирает и сбрасывается. Клетки феллодермы и паренхима, сформированная за счет перицикла, в дальнейшем разрастаются и составляют паренхимную зону, окружающую проводящие ткани. Иногда эту зону называют *вторичной корой*. Снаружи корни двудольных, имеющие вторичное строение, покрыты перидермой. Кора 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 (лубом). В корне луб развит сильнее, чем в стебле; сердцевинные лучи, как правило, шире; границы годичных колец в древесине выражены менее четко; сосуды и трахеиды в поперечном сечении 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 коревой 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 образуют симбиоз с гифами почвенных грибов, называемый *микоризой* (дословно «грибокорень»). Чаще всего микоризой становится коревая часть корня в зоне всасывания. Растение и гриб извлекают из такого симбиоза взаимную пользу. Во многих случаях гифы грибов функционально заменяют корневые волоски (рис. 103). Большая часть многолетних растений имеет микоризу. Предполагается, что микориза явилась одним из факторов, способствовавших прогрессу цветковых растений. Растения, питающиеся с помощью микоризных грибов, называются *микотрофными*.

Различают два основных типа микоризы: эктотрофную и эндотрофную. Гифы эктотрофной микоризы охватывают корень только снаружи, иногда проникая в межклетники коревой паренхимы. Эктомикориза весьма обычна у многих древесных (сосна, береза, дуб, бук, ива и др.), а также ряда травянистых сельскохозяйственных растений, особенно у злаков. Гриб поселяется на проросшем корешке семени и в дальнейшем развитии, особенно в фазе кушечника, обеспечивает обильное почвенное питание растения.

Эндотрофная микориза встречается более широко. Она характерна для большинства цветковых. Эндомикориза не образует грибной чехол вокруг корня, корневые волоски не отмирают, но гифы проникают в корень и внедряются в клетки коревой паренхимы.

У эпифитных тропических орхидей и некоторых других растений существуют так называемые *воздушные*

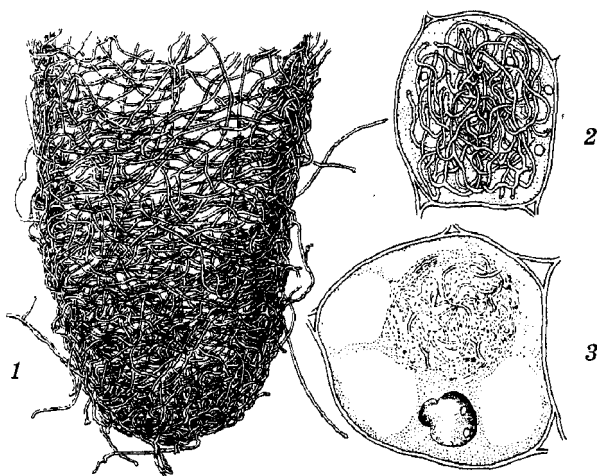


Рис. 103. Типы микоризы:

1 — эктотрофная микориза дуба (основная масса гиф оплетает корень снаружи), 2, 3 — эндотрофная микориза ятрышника (в этом случае мицелий проникает в клетки корня, разрастается там, а затем переваривается в ней, осуществляя таким образом перенос веществ от гриба к растению)

корни. Они покрыты многослойной эпиблемой, называемой *веламеном*. Веламен выполняет иногда фотосинтезирующую функцию, а позже может участвовать в поглощении атмосферной влаги, образуя мертвый губчатый гигроскопичный покров корня.

На корнях бобовых и ряда видов других семейств возникают особые образования — *клубеньки*, в которых поселяются бактерии из рода *Rhizobium* или реже цианобактерии (рис. 104). Эти микроорганизмы способны фиксировать атмосферный молекулярный азот, переводя его в связанное состояние. Часть азотистых соединений, образовавшихся таким путем, усваивает растение-хозяин. С другой стороны, бактерии в ходе их метаболизма используют вещества, находящиеся в корнях 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.

У растений, живущих на бедных кислородом почвах (таксодиум, или болотный кипарис, растения затопляемых морских побережий, образующих мангровые заросли), имеются дыхательные корни — *пневматофоры*. Некоторые тропические крупные 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 кор-

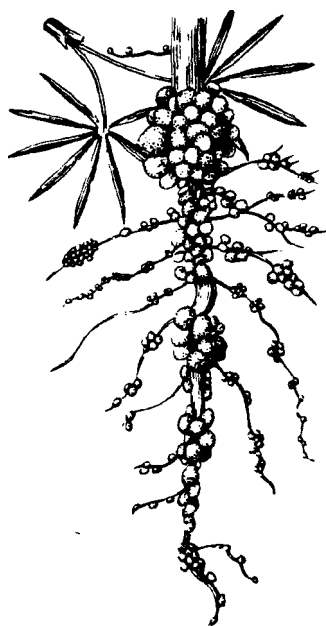


Рис. 104. Клубеньки на корнях
люпина

невая система, в которой запасавшим 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 корневых 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. Особенно 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 зимующими или покоящимися почками. *Полудревесные растения* характеризуются тем, что сохраняются лишь нижние части надземных побегов, тогда как верхние части ежегодно отмирают и возобновляются за счет почек, располагающихся на некоторой высоте (5–20 см, иногда более) над землей. *Полудревесные растения* занимают промежуточное положение между древесными растениями и травами.

Травы многолетних надземных побегов обычно не имеют. Однолетние травы вообще не имеют многолетних органов. У многолетних трав многолетними чаще 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 деревь-

ев — 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 внекамбиальных меристем, образующих главным образом паренхиму.

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

Основная форма деревьев — прямостоячая, однако существуют деревья с полегающим, стелющимся стволом. Это так называемые *сланцы* (например, сибирский кедровый сланчик — *Pinus pumila*). Если многолетний ствол лазающий или обвивает

опору, то это *древесная лиана*, или *лиановидное дерево*. Таковы многие виды 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 продолжительность жизни кустарника может быть очень большой, но каждый отдельный ствол 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

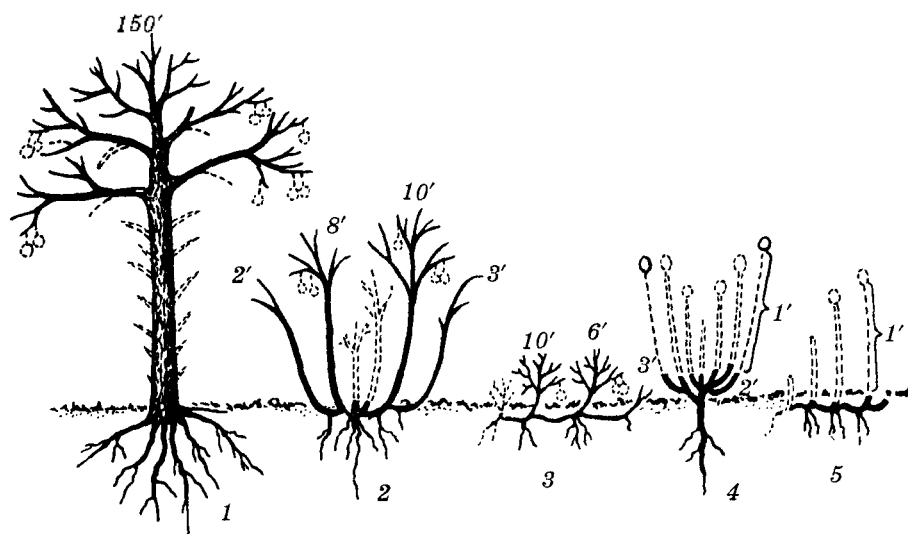


Рис. 105. Некоторые типы древесных, полудревесных и травянистых растений:

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

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, хотя может быть и дольше. Кустарнички преобладают в растительном покрове тундр, а также в хвойных лесах (многие вересковые, рис. 105).

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 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 (*Artemisia*) из Казахстана и Центральной Азии. Полукустарником является широко распространенное лекарственное растение чабрец, или богородская трава (*Thymus serpyllum*). Паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*) — пример **полукустарника-лианы**.

Травы чаще всего сразу делят на однолетние и многолетние. **Однолетние травы** не имеют органов вегетативного возобновления и полностью отмирают после плодоношения. Особо следует отметить однолетники-эфемеры, которые

проходят жизненный цикл за немногие недели. Эфемеры обычны в пустынях. **Двулетние травы** на первый год развивают только прикорневую розетку листьев, тогда как цветение и плодоношение осуществляются на второй год. К двулетним растениям (в культуре) 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 вместе с лицевым запасных веществ), называются **стержнекорневыми** (например, дудник — *Angelica sylvestris*). **Кисте-корневыми многолетниками** называют растения, не имеющие главного корня, но характеризующиеся многочисленными, примерно равными, 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 **короткорневищных 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, ятрышники) образуют запасующие клубни на корневищах или корнях. Широко распространены также луковичные растения, имеющие разного типа луковичи со сменяющейся придаточной корневой системой.

РОСТ, РАЗВИТИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ

РОСТ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ
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.

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 с помощью фитогормонов.

Рост отдельных органов и всего организма складывается из роста его клеток. Основные этапы роста, а также и развития на клеточном уровне — деление клеток и их растяжение, т. е. увеличение размеров. Увеличение линейных размеров, объема и массы клеток — важнейшие показатели роста. В многоклеточных организмах одним из интегральных показателей роста является и увеличение числа клеток в результате клеточного деления.

Растительная клетка способна к росту растяжением, чему содействуют особенности строения ее стенки. Длительность роста растяжением клеток различных тканей неодинакова. У части тканей, стенки которых способны к 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.

У растений рост и развитие тесно связаны с деятельностью меристем. Побеги 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, когда преобладает *интеркалярный рост*.

Важная особенность роста растений — его *ритмичность*, т. е. чередование процессов интенсивного и замедленного роста. Она зависит от части от изменений внешних факторов среды, но более контролируется внутренними факторами (эндогенно), закрепленными генетически в процессе эволюции.

В целом рост растения складывается из четырех основных фаз: начальной, интенсивного роста, замедления роста и стабильного 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 связа-

но 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 значительно более устойчиво к морозам, жаре, засухе. В состоянии покоя могут находиться целые растения (зимой или во время засухи), их семена, почки, клубни, корневища, луковицы и др. Семена многих растений способны к длительному покою, обуславливающему их надежную сохранность в почве. Известен случай развития нормального растения из семени одного из бобовых, пролежавшего в условиях вечной мерзлоты 10 000 лет. В состоянии покоя находятся, например, клубни картофеля, благодаря чему они не прорастают некоторое время после уборки.

Помимо влияния фитогормонов на рост и развитие растений, заметное воздействие оказывают факторы среды, особенно свет, тепло, влага и почвенные условия. Нередко факторы среды потенцируют активность фитогормонов, в других случаях они, напротив, их тормозят. Интенсивность роста существенным образом связана с минеральным питанием растений, особенно с азотным и фосфатным.

Понятие «развитие» применяется к двум различным процессам: индивидуальное развитие отдельного организма и развитие организмов в ходе эволюции. Индивидуальное развитие отдельного организма от рождения до смерти называется он-

тогенезом, а развитие организмов в ходе эволюции — *филогенезом*. Морфология и физиология растений занимаются изучением развития главным образом в ходе онтогенеза.

Меристематические клетки *тотипотентны*, т. е. могут давать начало клеткам, способным развиваться и расти самыми различными путями (рис. 29). Переход меристематической клетки к росту растяжением сопровождается появлением в ней множества вакуолей и их слиянием в одну, вытягиванием стенок в длину и поглощением 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 постоянным тканям. Дифференцировка осуществляется как во время растяжения, так и после окончания видимого роста клеток и определяется дифференциальной активностью генов.

Одним из важных процессов, осуществляющихся в ходе индивидуального развития растения, является морфогенез. *Морфогенез* это становление формы, образование морфологических структур и целостного организма в процессе индивидуального развития, т. е. онтогенеза. Морфогенез растений обуславливается непрерывной активностью многих различных меристем, благодаря чему рост растения продолжается в течение всего онтогенеза, хотя и с разной интенсивностью. Частью морфогенеза является органогенез, т. е. процесс формирования органов.

Процесс и результаты морфогенеза определяются генотипом организма, фитогормонами и законо-

мерностями развития, общими для всех живых существ (явления полярности, симметрии, морфогенетической корреляции и т. д.). 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. п. 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 растений с нужными для человека признаками.

В ходе онтогенеза растение в целом претерпевает возрастные изменения от эмбрионального состояния до глубокой старости и смерти. В связи с особенностями онтогенеза при переходе растений в генеративную фазу выделяют две их группы: *монокарпики* и *поликарпики*. К первой группе (*монокарпики*) относятся однолетники, большая часть двулетников и некоторые многолетники (бамбуки, некоторые пальмы), которые цветут и плодоносят только один раз в жизни, а затем отмирают. 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 часто подразделяют на следующие основные этапы.

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 и 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 семядоли, 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.

Фитогормоны. Фитогормоны — это химические вещества, вырабатываемые в крайне малых количествах, но способные давать значительный физиологический эффект. Фитогормоны, выработанные в одной части растения (обычно в том или ином участке какой-либо меристемы), транспортируются в другие части, определяя рост и развитие тех или иных тканей и органов. Открытие действия фитогормонов принадлежит голландскому физиологу растений Фрицу Венту. Именно ему в 1926 г. удалось впервые выделить один из «стимулов» из верхушек проростков овса и продемонстрировать его эффект на других растениях. Первый открытый фитогормон был

отнесен к классу *ауксинов*. Наиболее известный из представителей ауксинов — индолилуксусная кислота (ИУК). Главнейший эффект ауксинов состоит в стимуляции растяжения клеток. Позднее была выяснена *тормозящая роль* ауксинов на рост боковых почек. Помимо сказанного, ауксины способствуют дифференцировке тканей и активизации камбия и стимулируют образование придаточных корней у черенков. В высоких концентрациях ауксины токсичны. Один из синтетических ауксинов — дихлорфеноксиуксусная кислота — широко используется как гербицид для уничтожения сорняков. В экономическом отношении именно в этом и состоит основное практическое применение регуляторов роста растений.

Другой важный класс растительных гормонов — *цитокинины*. Наиболее известный фитогормон этого класса — кинетин. Главнейший эффект цитокининов — стимулирование цитокинеза, т. е. деления клеток.

Гиббереллины — третий класс фитогормонов. Гиббереллины оказывают значительное влияние на рост растений, стимулируя его, способствуют ускорению прорастания семян и стимулируют цветение.

Помимо трех классов фитогормонов, оказывающих по преимуществу стимулирующее действие, известны два класса — *абсцизовая кислота* и *этилен*, — способствующие торможению ряда физиологических процессов. Абсцизовая кислота выделена главным образом из оснований завязей и плодов. Главный эффект абсцизовой кислоты — ингибирование роста растений. Есть основания предполагать, что устойчивость некоторых растений к стрессовым условиям, например засухе, непосредственно связана с их способностью вырабатывать абсцизовую кислоту.

Этилен способствует опадению листьев, цветков и плодов у растений. Общеизвестно действие этилена, ускоряющее созревание плодов. Чаще всего он используется для ускорения созревания томатов, которые собирают зелеными, хранят при отсутствии этилена и интенсивно обрабатывают им непосредственно перед продажей.

Механизм действия перечисленных фитогормонов неодинаков, а иногда и не вполне ясен. В практике, помимо использования ауксинов в качестве гербицидов, фитогормоны используют в ряде биотехнологических процессов, в частности для размножения побегов, в процессах соматического эмбриогенеза и т. д.

Движения растений и ритмы развития. Перемещение растений в пространстве имеет ограниченный характер. Для многоклеточных растительных организмов свойственно прежде всего перемещение отдельных частей общего вегетативного тела, что связано с особенностями роста, развития, обмена веществ, действием фитогормонов и влиянием факторов среды. Одним из примеров такого перемещения 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).

Фотопериод имеет большое значение для характера распространения растений. В процессе естественного отбора у многих 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. Часть видов не может выходить за пределы географической широты, определяющей их способность к цветению при соответствующей длине дня. Виды, индифферентные к длине дня, являются потенциальными космополитами. Сюда же относятся и виды, цветущие с ранней весны до поздней осени. Фотопериодизм важен и в практическом отношении, поскольку он определяет возможности продвижения южных растений на север, а северных — на юг.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Размножение — это присущее всем живым организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее таким образом непрерывность и преемственность жизни. Результат размножения — существование видов в пространстве и времени.

В самом общем плане в природе наблюдаются две основные формы размножения — бесполое и половое.

Половое — характеризуется обязательным наличием полового процесса, где дочерние особи развиваются из особой клетки — зиготы, возникающей в результате слияния мужской и женской половых клеток — гамет. При этом имеется в виду, что гаметы генетически различны и обладают противоположным физиологическим «знаком».

Бесполое размножение осуществляется без участия полового процесса и при отсутствии гамет. Оно существует в двух основных формах. Первая форма, нередко называемая *вегетативным* размножением, сводится к делению вегетативного тела материнского организма на равные или неравные части, которые затем продолжают существование как независимые дочерние организмы.

Вторая форма бесполого размножения связана с формированием на материнском растении специализированных клеток — спор, которые, отделяясь от материнского растения и прорастая, дают начало дочерним организмам. Нередко именно эту форму размножения и считают собственно бесполой, предпочитая сохранять за первой термин вегетативного размножения. Обе формы бесполого размножения осуществляются многочисленными способами, часть из которых будет охарактеризована при описании соответствующих групп организмов. У значительной части организмов половое и бесполое размножение последовательно сменяют друг друга, что имеет большой эволюционный и биологический смысл.

В процессе онтогенеза половое размножение растений может быть однократным (организмы с одно-

кратным размножением называются монокарпическими и приносят, как правило, многочисленное потомство) или многократным (поликарпические организмы, дающие относительно менее обильное потомство).

Бесполое размножение по вегетативному типу. Многие многоклеточные организмы способны успешно размножаться путем отделения жизнеспособных участков вегетативного тела, из которых формируются полноценные дочерние особи. Легко размножаются вегетативно многие грибы, лишайники, протоктисты типа водорослей, слизевиков и т. п.

Подобным же образом размножаются многие растения. Примером цветкового растения, размножающегося на территории Европы исключительно вегетативно, является двудомная элодея канадская (*Elodea canadensis*), попавшая сюда из Северной Америки. При этом в Европу были занесены лишь женские экземпляры, не способные образовывать семена в отсутствие мужских особей. Несмотря на отсутствие семенного возобновления, этот вид исключительно быстро вегетативно размножается и стремительно осваивает новые местообитания.

У некоторых голосемянных и многих покрытосемянных размножение корневыми отпрысками, корневой порослью, стелющимися побегами или подземными корневищами имеет гораздо больший удельный вес, чем размножение семенами. При этом совокупность особей, возникших из одного родительского организма в результате вегетативного размножения, называется *клоном*.

Очень часто вегетативное размножение осуществляется с помощью специализированных укороченных участков побега — так называемых

выводковых почек. Они могут возникать на листьях или стебле растений в большом количестве, а потом опадать с него, подобно семенам (например, у видов бриофиллума). Иногда выводковые почки могут быть видоизменены в *луковички* (например, у видов зубянки — *Dentaria* и некоторых лилий) или в *клубеньки* стеблевого происхождения (у горца живородящего — *Polygonum viviparum*). Довольно часто молодые растения формируются на длинных надземных столонах, или усах, что очень характерно для земляники.

В практике сельского хозяйства разработано множество способов искусственного вегетативного размножения культурных растений, относящихся к самым разным жизненным формам. Так, многие кустарники и многолетние травы размножаются делением куста, корневищами и корневыми отпрысками. Лук, чеснок, лилии, тюльпаны, гиацинты, крокусы, гладиолусы и др. успешно размножаются *луковичками* и *клубне-луковичками*, путем отделения дочерних луковичек, или «деток», от материнских растений. В садоводстве особенно широко распространены формы вегетативного размножения с помощью черенков и прививок.

Черенком называют отрезок вегетативного органа, служащий для искусственного вегетативного размножения. Черенки могут быть *стеблевыми*, или *побеговыми*, однако некоторые растения могут размножаться также *листовыми* (бегония, лилия) или *корневыми* (малина) черенками. Разновидностью черенкования является размножение деревьев и кустарников *отводками*. В этом случае часть побега сначала специально прижимают к почве для укоренения и только потом отрезают. Отводки встречаются и в природе,

при полегании ветвей пихты, липы, черемухи и других пород, способных укореняться таким образом. При черенковании сохраняются все свойства материнского растения, что очень важно, так как при семенном размножении многие специально отобранные путем селекции признаки легко утрачиваются.

Очень широко в садоводстве используется прививка, когда черенок или всего лишь вегетативная почка растения с нужными свойствами, так называемый *привой*, срастается с более мощным и неприхотливым растением или *подвоем*. Прививка позволяет быстро размножить ценные растения и обеспечивает их ускоренное развитие, при полном сохранении нужных качеств. При этом прививаемое растение может получить такие ценные свойства подвоя, как морозостойкость, устойчивость к грибным заболеваниям и неприхотливость к плодородию почвы. К настоящему времени разработано более 100 способов прививок. Многие сортовые растения, не образующие семян, размножаются исключительно с помощью прививок.

Бесполое размножение при помощи спор. Это наиболее специализированная форма бесполого размножения. Единицей этой формы размножения служит спора.

Спора (греч. *spora* — сеяние, посев) — специализированная клетка, предназначенная для бесполого размножения и во многих случаях расселения организмов. Возникают споры различным образом — *эндогенно* (внутри особых образований — *спорангиев*) или *экзогенно* (на особых веточках — *спорангиеносцах*). У растений образованию спор обязательно предшествует *мейоз*, при этом возникают так называемые *мейоспоры*. Мейоспоры всегда га-

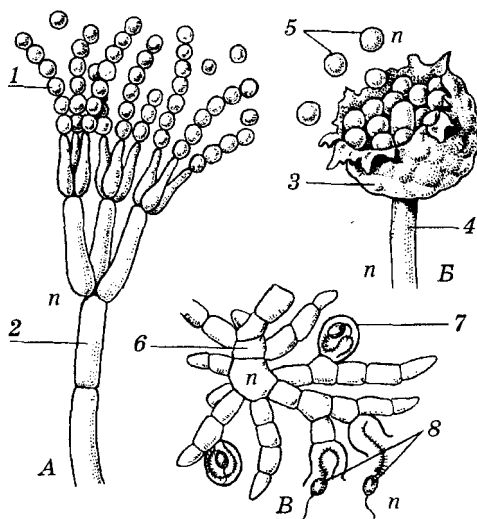


Рис. 106. Спороношение гаплоидных организмов:

А — конидии у несовершенных грибов пенициллина, *Б* — споры у зигомидетов мукора, *В* — гаплоидные зооспоры у бурых водорослей: 1 — конидии, 2 — конидиеносец, 3 — вскрывшийся спорангий, 4 — спорангиеносец, 5 — споры, 6 — гаплоидный таллом (гаметоспорофит), 7 — спорангии, 8 — гаплоидные зооспоры, дающие начало новым гаплоидным талломам; *г* — гаметофит

плоидны, и формирующиеся при их прорастании растения (*гаметофиты*) также гаплоидны (рис. 106).

У части грибов и протоктист типа водорослей споры могут образовываться в результате *митоза* (*митоспоры*). В зависимости от пloidности материнского растения митоспоры могут быть либо гаплоидными, либо диплоидными. Соответственно, формирующиеся из митоспор дочерние организмы будут или гаплоидными, или диплоидными. У водных организмов, относящихся к протоктистам, споры обычно не имеют твердой клеточной стенки, но, как правило, снабжены ундулиподиями, способствующими их передвижению.

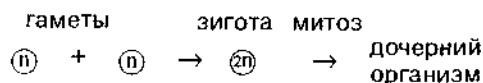
Такие споры получили название *зооспор*. Зооспоры недолговечны. Споры сухопутных организмов не имеют ундулиподиев, одеты клеточной стенкой и могут сохраняться живыми от 10 дней до 3–5 лет и даже больше.

У равноспоровых растений все споры одинаковы, у разноспоровых они различаются по величине. Мелкие споры называют *микроспорами*, крупные — *мегаспорами*. В соответствии с этим спорангии, в которых образуются микроспоры, называются *микроспорангиями*, мегаспоры — *мегаспорангиями*.

Форма спор различна: овальная, цилиндрическая, нитевидная и т. д. Поверхность часто орнаментирована разного рода ребрышками, шипиками и другими образованиями, хорошо различимыми в электронном сканирующем микроскопе. Размеры спор от 3–5 до 25–50 мкм (у нитевидных — до 200 мкм). Разносятся споры наземных организмов чаще током воздуха.

Из спор, образуемых споровыми растениями, формируются гаметофиты.

Половое размножение. При половом размножении новая, дочерняя, всегда диплоидная особь образуется из диплоидной клетки — *зиготы*, возникающей при слиянии двух гаплоидных клеток, называемых *гаметами*. Упрощенная схема полового размножения может быть представлена следующим образом:



В простейшем случае у некоторых одноклеточных водорослей, лишенных твердой оболочки, при половом процессе сливаются целые организмы, выступающие в роли га-

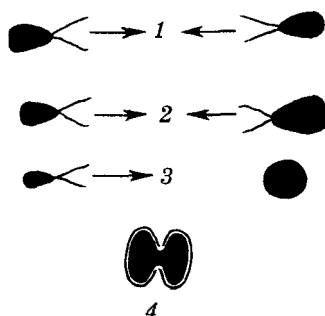


Рис. 107. Некоторые типы полового процесса у протоктист и растений (схема):

1 — изогамия (характерна для части водорослей), 2 — гетерогамия (часть водорослей), 3 — оогамия (часть водорослей, все растения), 4 — конъюгация (некоторые водоросли)

мет. Такой половой процесс, при котором сливающиеся клетки неотличимы друг от друга и являются самостоятельными организмами, называется *хологамией*. Диплоидная зигота в этом случае обычно сразу же делится мейотически с образованием 4 дочерних гаплоидных одноклеточных организмов.

Гаметы формируются в особых органах — *гаметангиях*. В том случае, когда гаметы, образующиеся в гаметангиях, одинаковы по форме и размеру, одинаково подвижны за счет ундулиподиев, а их слияние основано лишь на физиологическом различии, половой процесс называют *изогамным* (рис. 107). Изогамия встречается у некоторых протоктист. Разновидностью изогамии до известной степени является *конъюгация*, встречающаяся у некоторых нитчатых водорослей (протоктисты). При конъюгации отдельные гаплоидные клетки параллельно лежащих нитевидных талломов попарно посылают навстречу друг другу выросты, соединяющие их трубкой. По этой

трубке содержимое одной из клеток перетекает и соединяется с содержимым второй конъюгирующей клетки, которая превращается в диплоидную зиготу.

Если подвижные гаметы резко различаются по величине, то их слияние называют *гетерогамным половым процессом*. У части протоктист и у всех растений половой процесс — *оогамный*. При оогамной форме полового процесса женская гамета, называемая у растений *яйцеклеткой*, неподвижна, лишена ундулиподиев, имеет крупные размеры и большой запас питательных веществ. Мужская гамета, часто называемая *сперматозоидом*, — маленькая, подвижная, с ундулиподием. Для сперматозоидов характерно крупное ядро и очень небольшое количество цитоплазмы.

Неподвижная яйцеклетка образуется при *оогамии* в гаметангии, называемом либо *оогонием* (у водорослей и некоторых других протоктист), либо *архегонием* (у мхов, папоротников и основной части голосемянных), либо *зародышевым мешком*, расположенным в семязачатке (у цветковых растений). Оогоний может состоять из одной клетки, реже, например, у харовых водорослей, он многоклеточный. Архегоний и зародышевый мешок являются всегда многоклеточными образованиями, в которых женская гамета, или яйцеклетка, окружена стерильными клетками, несущими защитную функцию.

Сперматозоиды водорослей и споровых растений образуются в гаметангиях, называемых антеридиями. *Антеридии* — это одноклеточные (у протоктист) или многоклеточные (у споровых растений) мужские половые органы, имеющие в различных систематических группах разнообразное строение. Сперматозоиды, созревшие в антеридиях, могут до-

стичь яйцеклетку только в жидкой среде. Наличие капельно-жидкой воды однозначно необходимо для успешного процесса оплодотворения у всех групп растительных организмов, за исключением семенных растений.

Как сказано, при слиянии двух гамет всегда образуется диплоидная зигота. Именно из прорастающей зиготы формируется новое дочернее растение, получившее название *спорофита*.

Принципиально иной характер полового размножения у семенных растений, а также у сальвиний и азолл. Прежде всего, это всегда разноспоровые организмы. Внутри микроспора формируется крайне редуцированный мужской гаметофит, образующий мужские подвижные гаметы — сперматозоиды или не имеющие ундулиподиев неподвижные спермии. В мегаспорангиях образуется женский гаметофит, который тем или иным способом формирует яйцеклетку.

Микроспора со сперматозоидами или спермиями внутри (у семенных растений это образование носит название *пыльцевого зерна*) переносится к месту развития яйцеклетки ветром, насекомыми или другими агентами (*процесс опыления*). Здесь мужские гаметы тем или иным путем, но без участия капельно-жидкой воды достигают яйцеклетки и после оплодотворения образуют зиготу, которая трансформируется, не покидая родительское растение (спорофит), в новый миниатюрный дочерний *зародышевый спорофит*. Этот зародышевый спорофит, или зародыш, является частью особой структуры — *семян* и покидает материнское растение только вместе с ним.

Помимо типичного полового процесса, в котором участвуют две сливающиеся гаметы, в природе встре-

чается особый тип размножения, называемый в широком смысле *апомиксисом*. Апомиксис обусловлен различными упрощениями гаметогенеза, в результате чего процесс оплодотворения серьезно нарушается или даже полностью выпадает. Зародыш в этом случае образуется из неоплодотворенной яйцеклетки. Апомиксис широко встречается у покрытосемянных, в частности у представителей розоцветных, сложноцветных и многих других групп растений (в том числе у некоторых сортов свеклы, хлопчатника, льна, табака и ряда других сельскохозяйственных культур). Апомиктическое образование семян может рассматриваться до известной степени как специализированная форма бесполого размножения, поскольку все члены апомиктического клона обладают идентичными генотипами с полностью закрепленными признаками материнского растения. В тех случаях, когда зародыш развивается из гаплоидных клеток, при апомиксисе образуются гаплоидные потомки.

Преимущества полового размножения и чередование гаплоидного и диплоидного поколений у растений. При бесполом размножении наследственные особенности в ряду поколений передаются без изменений. Генотип потомков в этом случае может изменяться лишь за счет случайных мутаций. Изменчивость таких организмов обычно незначительна, и материал для естественного отбора невелик.

Преимущество полового размножения по сравнению с бесполом заключается в том, что в диплоидной зиготе объединяются гаплоидные наборы хромосом генетически разных организмов, а, кроме того, при последующем образовании гамет происходит обмен гомологичными участками хромосом исходных гаплоидных наборов (*кроссинговер*). Таким образом, у особей, возникших при половом размножении, достигается рекомбинация наследственных свойств родителей, что увеличивает изменчивость и дает более богатый материал для естественного

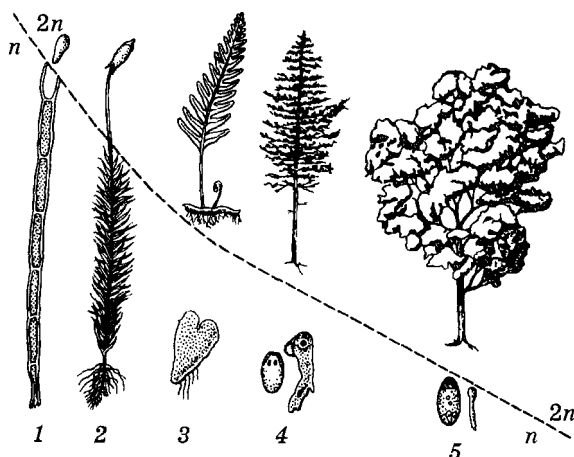


Рис. 108. Схема изменений соотношения гаметофита (n) и спорофита ($2n$):

1 — водоросли, 2 — мхи, 3 — папоротники, 4 — голосемянные, 5 — покрытосемянные (цветковые)

отбора. Приспособительные (адаптивные) возможности и скорость эволюции организмов, размножающихся половым путем, оказываются, таким образом, существенно выше.

Важно отметить, что диплоидия, по сравнению с гаплоидией, позволяет накапливать больше наслед-

ственной информации и гораздо тоньше регулировать ее проявление в ходе развития организма. По-видимому, именно это обстоятельство наряду с некоторыми другими обеспечило доминирование спорофита в эволюции растительного мира (рис. 108).

Глава 6

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ

Репродуктивные органы, или, как их еще называют, *генеративные органы*, являются образованиями, осуществляющими функцию размножения живых организмов. Как явствует из предыдущего раздела, существуют органы бесполого размножения, формирующие споры и органы, образующие гаметы, т. е. единицы полового размножения.

Характеристика всех вариантов и типов репродуктивных органов в учебнике технически невозможна, да и вряд ли необходима. Поэтому в части случаев (протоктисты, грибы) будут даны лишь самые общие сведения касательно их строения там, где специально обсуждаются эти таксоны. В этом разделе более детально будут охарактеризованы только репродуктивные органы собственно растений.

Спорангии и спорогенез споровых растений. Напомним, что *спорангий* — орган, в котором формируются споры. Принципиально у всех растений существуют только *мейоспорангии*, т. е. спорангии, где споры образуются лишь в результате мейоза и в силу этого всегда гаплоидны. Мейоспоры могут быть одинаковыми по размеру, и тогда расте-

ния считаются равноспоровыми. При прорастании такие мейоспоры образуют обоеполые заростки. Однако весьма часто спорангии одного и того же вида производят споры разных размеров. Так называемые *мегаспорангии* формируют более массивные споры, известные как *мегаспоры*; *микроспорангии* продуцируют менее крупные *микроспоры*. Из мегаспор развиваются женские, а из микроспор — мужские заростки. Таксоны, производящие споры двух типов, получили название *разноспоровых*.

Процесс формирования любых типов мейоспор протекает принципиально сходным образом у всех групп растений, однако особенности *спорофита*, т. е. растения, продуцирующего спорангии, и строение самих спорангиев может быть весьма различным.

Среди растений только у мхов гаметофит доминирует над спорофитом. Во всех других случаях спорофит хорошо развит и имеет высокодифференцированное вегетативное тело. При этом спорангии образуются либо прямо на побеге, как у многих вымерших растений, не имевших еще настоящих листьев, либо на ли-

стях. Листья, на которых развиваются спорангии, называются *спорофиллами*. Расположение спорангиев на спорофиллах характерно почти для всех ныне живущих растений, исключая мхи и некоторые плауны. Спорофиллы нередко собраны в более или менее компактные *стробилы*, иногда в просторечии называемые «спороносными колосками» (хвощи, плауны). Спорофиллы, несущие микроспорангии, называют *микроспорофиллами*, мегаспорангии — *мегаспорофиллами*. При срастании спорангиев иногда образуются синангии. Более или менее компактные образования — собрания спорангиев называются *сорусами* (многие папоротники).

Большинство спорангиев вскрывается, и нередко для этого существуют определенные механизмы. Зрелые споры, выпавшие из вскрывшегося спорангия, попадая в благоприятную среду, сразу же прорастают, давая начало однопо-

лому или обоеполому заростку — гаметофиту.

Гаметангии и гаметогенез споровых растений. У растений диплоидный спорофит образует споры путем мейоза, в результате чего происходит редукция числа хромосом. Из этих спор развивается гаплоидный организм. Восстановление уровня пloidности от n до $2n$ происходит в результате слияния специализированных, иногда довольно сложно устроенных гаплоидных клеток — гамет, образуемых гаплоидным организмом. Специализированные органы, в которых формируются гаметы, называются *гаметангиями*, а организм, на котором они образуются, принято называть *гаметофитом*.

У споровых растений гаметы образуются в более или менее сложных многоклеточных образованиях — антеридиях (рис. 109) и архегониях. Это один из важнейших признаков, разграничивающих растения и водоросли из царства протоктистов.

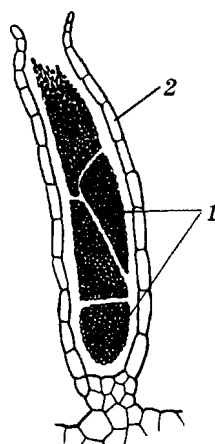


Рис. 109. Репродуктивные органы мхов (вскрывшийся антеридий):

1 — сперматогенная ткань антеридия,
2 — стенка антеридия

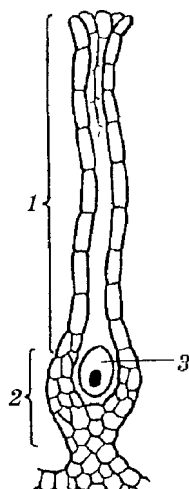


Рис. 110. Репродуктивные органы мхов (архегоний):

1 — шейка архегония, 2 — брюшко архегония, 3 — яйцеклетка

Среди растений наиболее примитивные принципиально сходные репродуктивные половые органы имеются у мхов, плаунов, хвощей и папоротников. Антеридий в этом случае представлен группой клеток, развивающихся позднее в мужские гаметы и окруженных стерильными клетками, несущими защитную функцию. При созревании антеридия стенка, образованная стерильными клетками, разрывается и мужские гаметы выходят наружу.

Неподвижная женская гамета, или яйцеклетка, также окружена стерильными клетками, образующими подобие кувшина. Это и есть архегоний. В базальной расширенной его части, или *брюшке*, располагается яйцеклетка. Суженная верхушка архегония, или его *шейка*, в виде вытянутой трубки связывает полость архегония с внешней средой (рис. 110). По этой трубке мужские гаметы проникают внутрь архегония и оплодотворяют яйцеклетку. Для этого процесса необходима водная среда, поэтому осуществляется он обычно во время дождя, когда репродуктивные органы покрыты тонкой пленкой капельно-жидкой влаги.

ЦВЕТОК

Если у водорослей и большинства растений процесс бесполого и полового размножения пространственно разобщен, то у покрытосемянных эти процессы совмещены в едином органе — цветке (рис. 111). Исключительная роль цветка как особой морфологической структуры связана с тем, что в нем полностью совмещены все процессы бесполого и полового размножения. В обоеполом цветке, а покрытосемянные — разносторовые растения, осуществ-

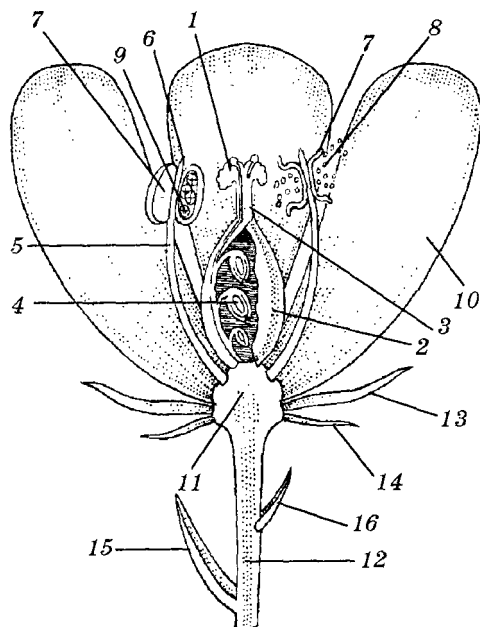


Рис. 111. Обобщенная схема строения цветка:

1 — рыльце, 2 — завязь, 3 — столбик, 4 — семязачаток, 5 — тычиночная нить, 6 — связник, 7 — пыльник, 8 — пыльцевые зерна, 9 — микроспоры и пыльца, 10 — лепесток, 11 — цветоножка, 12 — цветоножка, 13 — чашечка, 14 — подчашник, 15 — прицветник, 16 — прицветничек

ляются микро- и мегаспорогенез, микро- и мегагаметогенез, опыление, оплодотворение и начальные этапы развития зародыша. Завершается онтогенез цветка образованием плода с семенами. Особенности строения цветка обеспечивают осуществление всех этих функций с наименьшими затратами пластических веществ и энергии. Во многих отношениях цветок уникален и столь характерен для покрытосемянных, что эту группу нередко называют *цветковыми*.

Происхождение цветка. Древние ископаемые цветки достоверно известны начиная с середины мелов-

вого периода. Древнейший ископаемый цветок растения, похожего на современный черный перец (*Piper nigrum*), возраст которого 120 млн лет, был обнаружен Л. Хаски и Д. Тейлором неподалеку от Мельбурна (Австралия). Относительно происхождения обоеполого цветка существуют различные гипотезы. Наиболее распространена и широко обоснована стробилиярная, или эвантиевая, гипотеза, разработанная в начале XX в. Согласно этой гипотезе, цветок — это видоизмененный укороченный спороносный побег, первоначально напоминавший шишку голосемянных. Мегаспорофиллы в процессе метаморфоза превратились в плодolistики, а микроспорофиллы — в тычинки (рис. 112). Эти видоизменения многие исследователи связывают с приспособлением покрытосе-

мянных к насекомопопылению. Примитивные цветки имели значительные размеры и удлиненное цветоложе, на котором располагались многочисленные микро- и мегаспорофиллы, окруженные бесплодными листьями, составлявшими первичный околоцветник. Такие цветки могли быть сходными с цветками ныне живущих магнолиевых, лютиковых, кувшинковых. Следуя этой гипотезе, многие авторы располагают перечисленные семейства близ основания системы покрытосемянных как наиболее древние и архаичные.

Другая точка зрения, также разработанная в начале XX в., получила название псевдантливой гипотезы происхождения цветка. Согласно этой гипотезе, цветок представляет собой видоизмененное собрание редуцированных разнополых стро-

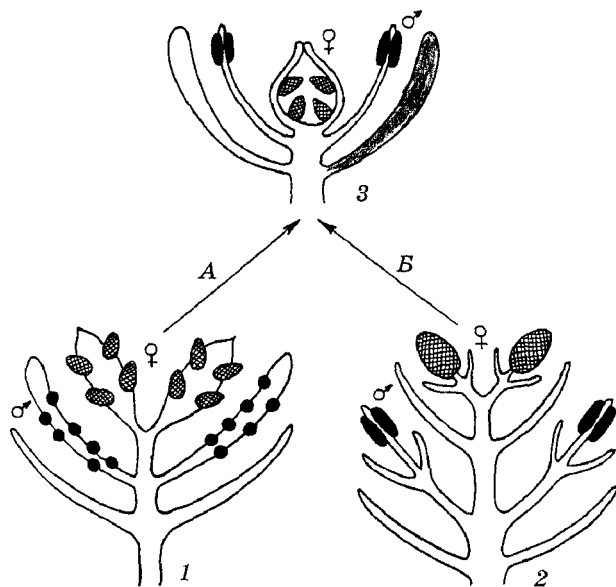


Рис. 112. Схема, иллюстрирующая стробилиярную, или эвантиевую (A), и псевдантливую (B) гипотезы происхождения цветка:

1 — собрание мега- и микроспорофиллов, 2 — собрание редуцированных разнополых стробилей, состоящих только из мега- или только из микростробилов, 3 — гипотетический цветок первичных покрытосемянных

билов, сросшихся между собой (рис. 112). На основе этой гипотезы наиболее архаичными следует считать семейства с раздельнополыми невзрачными цветками (ивовые, казуариновые и т. п.).

Обе эти гипотезы являются *фолиарными*, так как исходят из представлений, что цветки образовались из листостебельных спороносных побегов. Фолиарным гипотезам противопоставляются различные *теломные* гипотезы, довольно широко распространившиеся в 60–70-е годы XX в. Согласно этим гипотезам, все части цветка могут быть выведены из теломов, т. е. аналогов осевых органов цилиндрических структур, свойственных риниофитам. Варианты теломной теории принадлежат английскому ученому Р. Мелвилю и голландцу А. Мееузе (Мёзе).

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, обитающего в тропических лесах о. Калимантан (Индонезия), имел диаметр около 1 м.

Цветок возникает из конуса нарастания цветоносного побега. Листочки околоцветника, тычинки и пестики последовательно образуются в виде бугорков из верхушечной меристемы. Первоначально процессы формирования и развития цветоч-

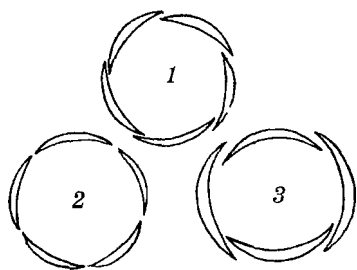


Рис. 113. Главнейшие типы листосмыкания (почкосложения) частей околоцветника:

1 — свернутое, 2 — створчатое, 3 — черепитчатое

ных структур осуществляются в цветочной почке. Цветочная почка обычно состоит из *почечного покрова* (*перулы*), образованного почечными чешуями, т. е. видоизмененными листьями, которые плотно окружают нераскрывшийся 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. 113). Тип листосмыкания покровов цветка в бутоне — важный систематический признак. Его легко удастся отразить на диаграмме цветка.

По положению цветок бывает верхушечным или боковым, т. е. вы-

¹ Иногда не совсем точно говорят о *почкосложении*.

ходит 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 андроеца образуется особая структура, называемая *гипантием*. Она может быть разнообразной формы, иногда даже 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*, или *спироциклическим*. Обычно считают, что эволюционно ациклические цветки архаичнее циклических, т. е. они образовались в процессе эволюции раньше последних.

Члены каждого круга расположены чаще в промежутках между членами соседних кругов. 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; тримерным, или трехчленным (многие однодольные); тетрамерным, или четырехчленным, — с четырьмя членами в круге; пентамерным, или пятичленным, и т. д.

Иногда число кругов и членов в них увеличивается (особенно у садовых форм). Такой цветок называют *махровым*. Махровость обычно связана либо с расщеплением ле-

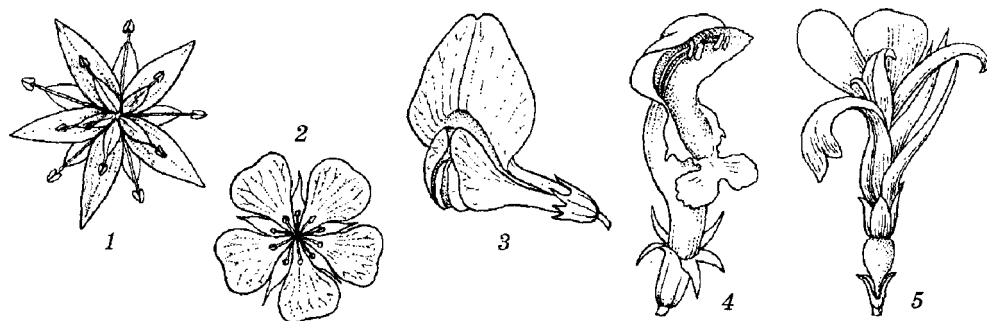


Рис. 114. Типы симметрии цветков:

1, 2 — актиноморфные цветки очитка (*Sedum*) и герани (*Geranium*), 3, 4 — зигоморфные цветки горошка (*Vicia*) и яснотки (*Lamium*), 5 — асимметричный цветок канны (*Canna*)

пестков в процессе онтогенеза цветка, либо с превращением в лепестки части тычинок. На явлении махровости основано выведение сортов культурных роз, пионов, гвоздик 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*. Они могут быть разделены вертикальной плоскостью, проходящей через их ось, на две половины только в одном направлении (например, цветки многих бобовых). Существуют также *асимметричные* цветки, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии (цветки валерианы лекарственной — *Valeriana officinalis*, представители семейства канновых (*Capnaseae*) (рис. 114).

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 листочков¹ 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 предста-

вителей из подклассов магнолиид и ранункулид, а в цветках однодольных обычно кратно трем. Иногда околоцветник частично или полностью редуцирован, что, как полагают, преимущественно связано с приспособлением к ветроопылению.

Двойной околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик, обычно существенно различающихся 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)², 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, т. е. сросшейся части чашечки, различают трубчатую, колокольчатую и воронковидную чашечки.

Чашечка возникла в процессе эволюции в большинстве случаев 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 двой-

¹ В зарубежной литературе листочки околоцветника часто обозначают термином «тепалом», что представляет собой анаграмму латинского слова «петалом» — лепесток.

² У многих чайных чашелистики трудно отличимы от листьев перулы.

ным околоцветником образованы чашечкой. При распускании цветка или во время цветения чашечка иногда опадает (семейство маковые) или отгибается и относительно малозаметна. Однако нередко она способна видоизменяться по завершении цветения, приобретая иные функции, главным образом связанные с распространением плодов и семян. В семействе яснотковых, например, чашечка служитместищем для дробного плода, у астровых она нередко превращена в хохолок (*палпус*), способствующий разносу плодов ветром. Иногда на чашечке имеются характерные крючочки, сохраняющиеся при плодах; с их помощью плоды цепляются за шерсть животных. Изредка 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, форм 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 обычно 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 исключительно тонко изменен для обеспечения процесса опыления (бобовые, орхидные). Благодаря яркой окраске лепестков венчик спосо-

бен 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 утолщенными тычинками. Однако у некоторых представителей архаичных семейств (магнолиевые, пионовые, лютиковые) лепестки, подобно чашелистикам, — видоизмененные прицветные листья.

Пластика лепестка иногда не дифференцирована, но четко подразделяется на две части: нижнюю суженную, получившую название *ноготка*, и верхнюю, называемую *пла-*

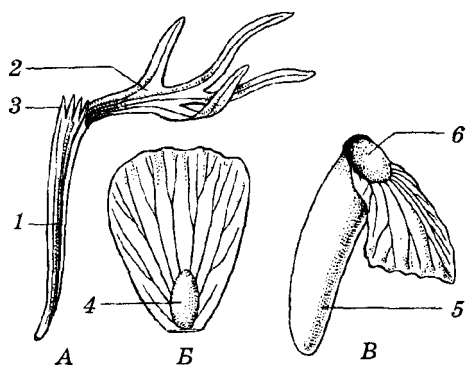


Рис. 115. Примеры видоизменений лепестков:

А — ноготочный лепесток коронки кукушкин цвет (*Coronaria flos-cusculi*): 1 — ноготок, 2 — отгиб, 3 — придаток (привенчик), 4 — чешуйка, прикрывающая нектарную ямку, 5 — цилиндрический шпорец, 6 — вход в шпорец; Б — сидячий лепесток лютика едкого (*Ranunculus acris*), образующий в основании нектарную ямку; В — сидячий лепесток пальчекорника мясо-красного (*Dactylorhiza incarnata*), образующий в основании цилиндрический шпорец

тинкой, или отгибом (семейства гвоздичные, бобовые). 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) (рис. 115). Появление шпорцев связывают с особенностями опыления. В полости шпорца обычно накапливается нектар, выделяемый его стенками или специальными нектарниками.

Различают *раздельно-* и *сростнолепестные* венчики. Наиболее архаичные из нынеживущих цветковых (магнолиевые, лютиковые, кувшин-

ковые) *раздельнолепестные*. *Сростнолепестность* в процессе морфологической эволюции возникла позднее и независимо в разных филетических линиях покрытосемянных. *Сростнолепестный* венчик свойствен, как правило, насекомопыляемым цветковым. В *сростнолепестных* венчиках различают нижнюю сросшуюся часть, называемую *трубкой*, и верхнюю — расширенную — *отгиб*. 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, горечавковые и др.). У нарциссов вырост простого венчикообразного околоцветника очень крупные, ярко окрашенные и образуют как бы второй «венчик», называемый *привенчиком*, или *коронкой*. Последний выполняет роль осмофора (см. выделительные ткани). 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, особенно *сростнолепестные*, очень разнообразны по форме — от трубчатого до блюдцеобразного и двугубого (рис. 116).

Андроцей. Совокупность тычинок одного цветка называют *андроцеем* (от андрос — муж). В некоторых цветках андроцей вообще отсутствует — это так называемые женские однополые цветки, а в однополых мужских цветках, напротив, есть только тычинки.

Большинство специалистов считают, что *тычинки* — это видоизмененные микроспорофиллы каких-то вымерших голосемянных.

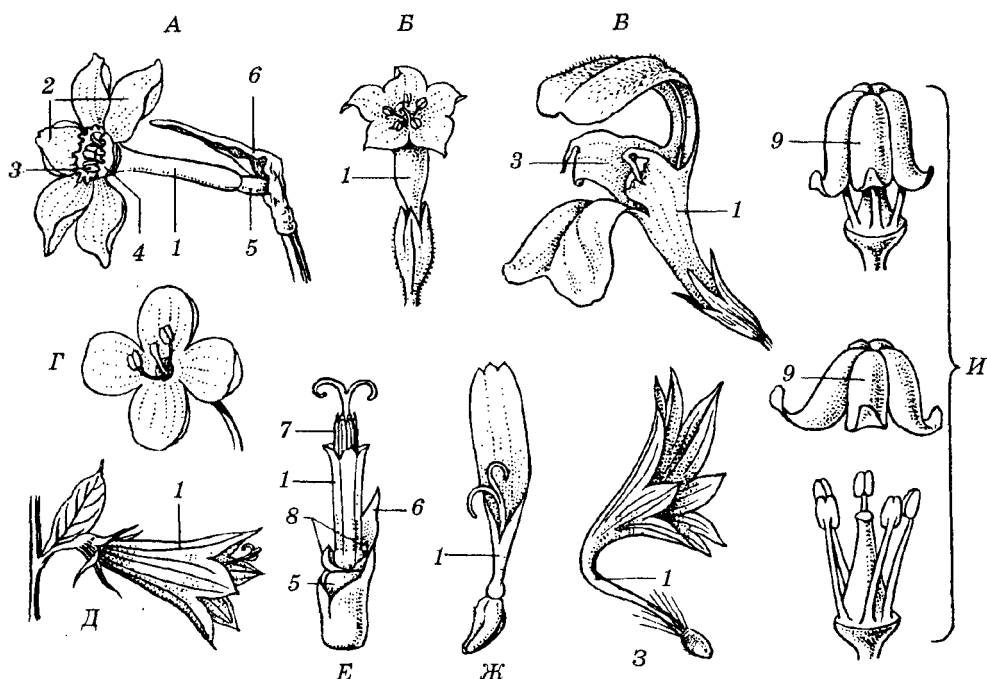


Рис. 116. Некоторые формы сростнолепестных венчиков:

А — трубчатый, с блюдцевидным отгибом, один из лепестков удален, нарцисса поэтического (*Narcissus poeticus*); Б — воронковидный табака (*Nicotiana glauca*); В — двугубый яснотки белой (*Lamium album*); Г — колесовидный вероники дубравной (*Veronica chamaedrys*); Д — колокольчатый колокольчика репчатовидного (*Campanula rapunculoides*); Е — трубчатый подсолнечника (*Helianthus annuus*); Ж — ложноязычковый календулы лекарственной (*Calendula officinalis*); З — воронковидный василька синего (*Centaurea cyanus*); И — колпачковый винограда (*Vitis vinifera*): 1 — трубка венчика, 2 — отгиб, 3 — зев, 4 — привесчик (коронка), 5 — завязь, 6 — придветный лист (у подсолнечника это чешуевидный лист общего цветоложа), 7 — тычинки, 8 — чашелистик, 9 — венчик, опадающий в виде колпачка

Количество тычинок, образующих андроцей, очень варьирует — от одной (семейство орхидные) до нескольких сотен (многие виды подсемейства мимозовых — семейство бобовые). Многочисленные тычинки ряда 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, однако, характерны 3, 4, 5, 6, 8 или 10 тычинок

(*олигомерный андроцей*). Они обычно располагаются в 1–2 круга. Считают, что эволюция шла в основном от полимерного андрогония к олигомерному. Как правило, количество тычинок у одного и того же вида постоянно, но изредка, например у *моготипного* (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 лепест-

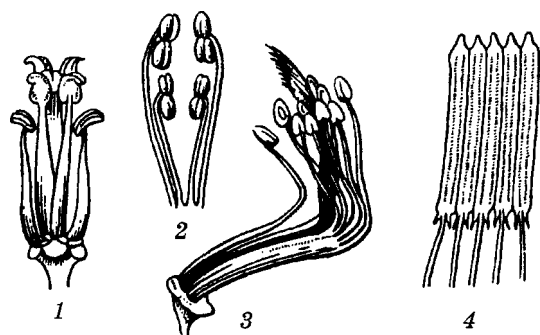


Рис. 117. Типы андроцея:

1 — четырехсильный (у крестоцветных), 2 — двухсильный (характерен для многих губоцветных), 3 — двубратственный (бобовые подсемейства мотыльковых), 4 — андроцей со склеившимися в трубку пыльниками (сложноцветные)

ками. 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. 117).

Каждая тычинка состоит из суженной нитевидной или редко лентовидной или лепестковидной части — *тычиночной нити* и обычно 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. Формирование нити начинается позже пыльника и ее дальнейшее удлинение осуществляется за счет вставочного роста. Число формирующихся бугорков иногда меньше числа тычинок, в дальнейшем бугорки расщепляются и тычинок может быть довольно много (подсем. мимозовые — сем. бобовые). 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 (рис. 118).

Каждая половинка пыльника несет два (реже одно) гнезда — микроспorangия. 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 так назы-

ваемого 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) и способствует их дифференциации. Гнезда пыльника обычно заполнены материнскими клетками микроспор, микроспорами и зрелой пылью. Микроспоры, как известно, возникают из микроспороцитов в результате мейоза, а сами микроспороциты — из немногих клеток археспория (образовательной ткани, функционирующей на ранних стади-

ях 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 андроеца 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 или осмофоры 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 (см. рис. 51).

В тычинке, точнее в гнездах пыльников, осуществляется два существеннейших для репродукции процесса: микроспорогенез и микрогаметогенез. В результате этих двух процессов формируется особое морфологическое образование — *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 за-

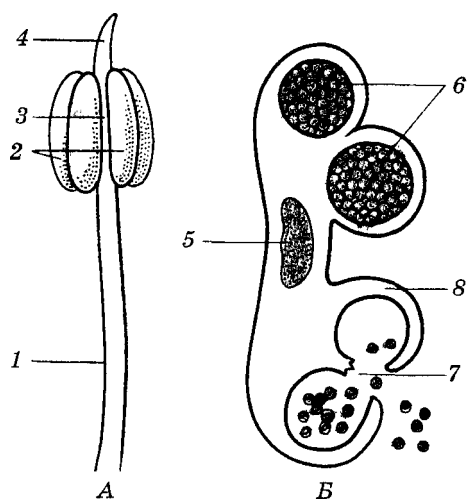


Рис. 118. Строение тычинки (А)

и пыльника (поперечный разрез — Б):

1 — тычиночная нить, 2 — пыльник, 3 — связник, 4 — надсвязник, 5 — сосудистый пучок, 6 — гнездо пыльника (соответствующее одному микроспорангию), 7 — раскрывающаяся половинка пыльника с высыпавшимися пыльцевыми зёрнами, 8 — стенка пыльника

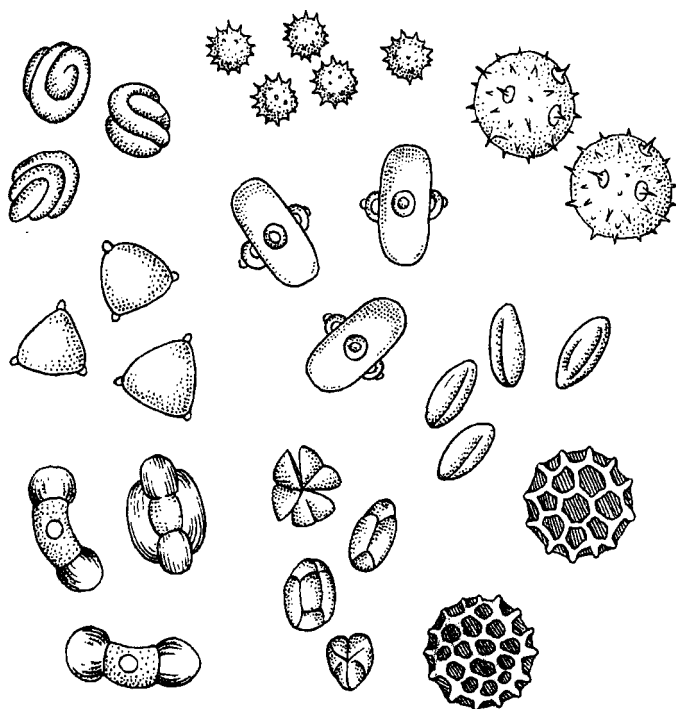


Рис. 119. Различные типы пыльцевых зерен

тем 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 (у голосемянных) — остатки редуцированного мужского гаметофита. После формирования такого редуцированного гаметофита микроспора преобразуется в пыльцевое зерно. Пыльцевое зерно покрытосемянных обычно содержит две клетки: маленькую генеративную и более крупную, часто называемую вегетативной.

Гаметогенез крайне упрощен. Генеративная клетка делится однократ-

но, и из нее образуются две лишенные ундулиподиев мужские гаплоидные гаметы — спермии. Вегетативная клетка при прорастании на рыльце дает начало *пыльцевой трубке*.

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*. 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, опреде-

лять, какие растения росли в те или иные геологические периоды. Экзина несет на поверхности разнообразные скульптурные утолщения (рис. 119). Особенности их весьма важны при морфологической характеристике пыльцевых зерен отдельных таксонов. Наиболее развиты такие утолщения у энтомофильных (насекомоопыляемых) растений. Интина менее стойка, чем экзина. Она состоит из целлюлозы и пектина и как бы облегает содержимое пыльцевого зерна.

Гинецей. Совокупность плодolistиков одного цветка, образующих один или несколько пестиков, называют *гинецеем* (от греч. гине — женщина). Плодolistики, или карпеллы, — это структуры, связанные, как считают, по происхождению с листом. Однако функционально и морфологически плодolistики 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 (кондуликратно) плодolistики, которые затем срослись краями и образовали *пестик* с его наиболее существенной частью — *завязью*, несущей семязачат-

ки. Таким образом сформировалась уникальная, более ни у каких групп растений не встречающаяся структура, напоминающая замкнутый сосуд, в котором развиваются надежно защищенные семязачатки. Структура пестика идеально приспособлена к опылению и оплодотворению. В семязачатках, находящихся в завязи, осуществляются процессы мегаспорогенеза и мегагаметогенеза.

Пестик, а точнее завязь, выполняет функцию влажной камеры, предохраняющей семязачатки от высыхания, что сделало покрытосемянные 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.

Пестик, образовавшийся из одного плодolistика, называют *простым*, из двух и более сросшихся плодolistиков — *сложным*. Простой пестик обычно одногнездный; сложный может быть разделен на гнезда или бывает также одногнездным в зависимости от особенностей сращения плодolistиков (рис. 120).

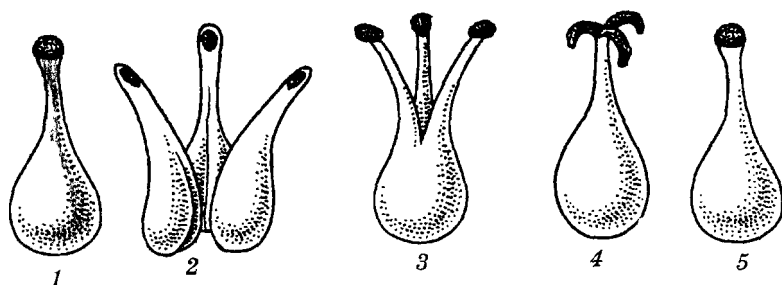


Рис. 120. Схема образование сложного пестика:

1 — простой пестик (один плодolistик, образующий монокарпный гинецей), 2 — апокарпный гинецей, состоящий из нескольких свободных плодolistиков (простых пестиков), 3, 4 — ценокарпный гинецей, представленный сложным пестиком, состоящим из нескольких в разной степени срастающихся плодolistиков, 5 — псевдомонокарпный гинецей

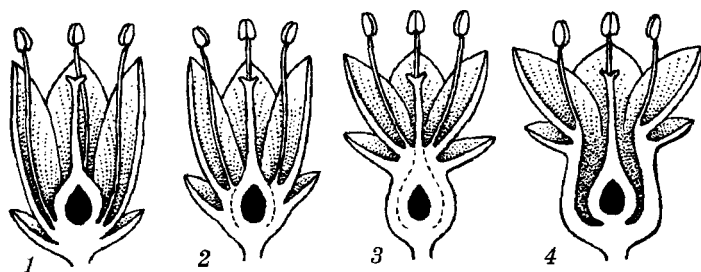


Рис. 121. Типы завязи в зависимости от ее положения относительно места прикрепления других частей цветка:

1 — верхняя, 2 — полунижняя, 3 — нижняя, 4 — верхняя, окруженная стенками гипантия

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* (см. рис. 111).

Рыльце пестика — уникальная и только для цветковых характерная структура — предназначено для восприятия пыльцы. Оно развивается на верхушке столбика¹ 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 — *пелликулу*, которая, взаимодействуя с белками спородермы пыльцевого зерна, обеспечивает прорастание пыльцевой трубки или препятствует ему.

Столбик состоит из рыхлой паренхимной ткани. Он как бы приподнимает рыльце вверх, что необходи-

мо при некоторых механизмах процесса опыления. Морфология столбиков довольно 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 некоторых видов лилий) 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 как в простом пестике, сформированном из одного плодолистика, так и в сложном пестике вследствие редукции боковых стенок сросшихся меж-

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».

ду собой рядом расположенных плодolistиков. Многогнездность возникает либо в результате срастания плодolistиков, либо вследствие образования дополнительных перегородок — выростов стенок завязи.

В зависимости от положения завязи по отношению к другим частям цветка различают *верхнюю, полунижнюю и нижнюю* завязи (рис. 121). 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 стенке завязи различают несколько типов *плацентации* (рис. 122). Расположение семязачатков (точнее, плацент) может быть *постенным*, или *париетальным*, когда семязачатки располагаются внутри завязи по ее стенкам или в местах срастания плодolistиков. В случае когда семязачатки находятся на центральной колонке завязи, расчлененной на гнезда по числу плодolistиков, плацентация называется *осевой, или аксиальной*. При *свободной центральной* плацентации семяпочки развиваются на свободной центральной колонке, не связанной перегородками со стенкой завязи. В некоторых случаях единственный семязачаток находится в самом основании одногнездной

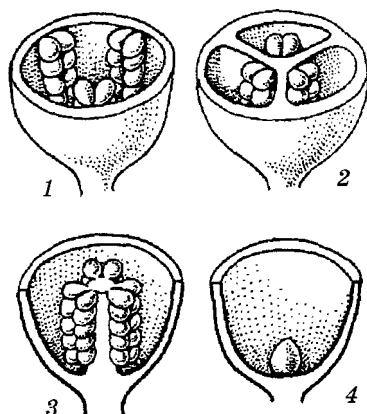


Рис. 122. Плацентация у цветковых растений:

1 — постенная, или париетальная, 2 — осевая, или аксиальная, 3 — свободная центральная, 4 — базальная

завязи. Такой тип плацентации называется *базальным*. Существуют и другие типы плацентации, но встречаются они сравнительно редко. Различия в плацентации имеет существенное значение в познании эволюции цветковых растений.

Гинецей, состоящий из одного простого, т. е. образованного одним плодolistиком, пестика, называют *монокарпным*. *Апокарпный* гинецей состоит из двух—многих свободных простых пестиков. В процессе эволюции пестики могут различным образом срастаться, в результате чего возникает гинецей, получивший обобщенное название *ценокарпного*. Такой гинецей представлен одним сложным пестиком. В зависимости от способа срастания плодolistиков различают несколько подтипов ценокарпных гинецеев: *синкарпный, паракарпный и лизикарпный* (рис. 123). *Синкарпный гинецей* образован плодolistиками, которые срастаются между собой боковыми стенками; *паракарпный* возникает в результате

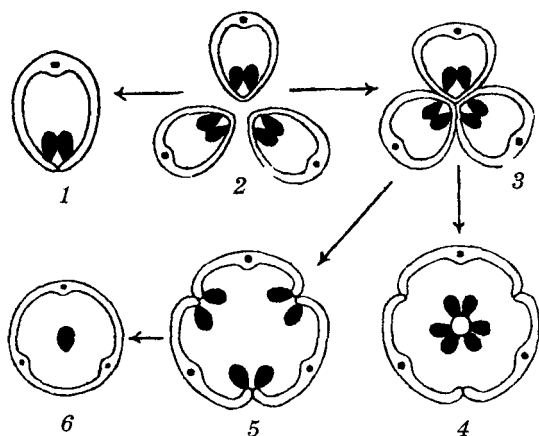


Рис. 123. Схематическое изображение (поперечный срез) важнейших типов гинецея и вероятные направления его эволюции:

1 — монокарпный, 2 — апокарпный, 3–5 — ценокарпные типы гинецеев (3 — синкарпный, 4 — лизикарпный, 5 — паракарпный), 6 — псевдомонокарпный

срастания плодолистиков краями, а у лизикарпного гинецея плодолистики срастаются между собой боковыми стенками, границы между которыми затем исчезают. Эволюционно эти подтипы ценокарпного гинецея, очевидно, возникали независимо в разных группах цветковых.

Эти понятия широко используют в морфологии, но при общей характеристике растения нередко достаточно простого указания на то, что гинецей моно-, апо- или ценокарпный. Иногда границы между сросшимися плодолистиками вообще незаметны, а единственное гнездо завязи несет только один семязачаток. Такой гинецей, возникший из ценокарпного, называют псевдомонокарпным.

СЕМЯЗАЧАТОК

Семязачаток первоначально возникает на плаценте в форме небольшого бугорка.

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 нуцеллуса образуют различной ширины канал — *микропиле* (рис. 124). Изредка интегументы отсутствуют (сем. санталовые — *Santalaceae*). Семязачаток сообщается с плацентой с помощью *семяножки*, или *фуникулуса*, форма, длина и толщина которой различны

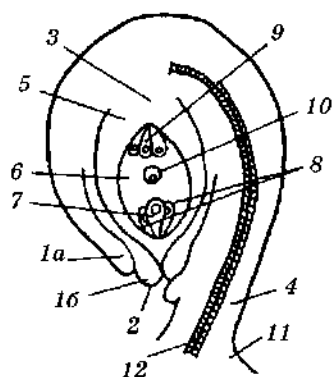


Рис. 124. Строение семязачатка и зародышевого мешка (женского гаметофита) покрытосемянных растений:

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

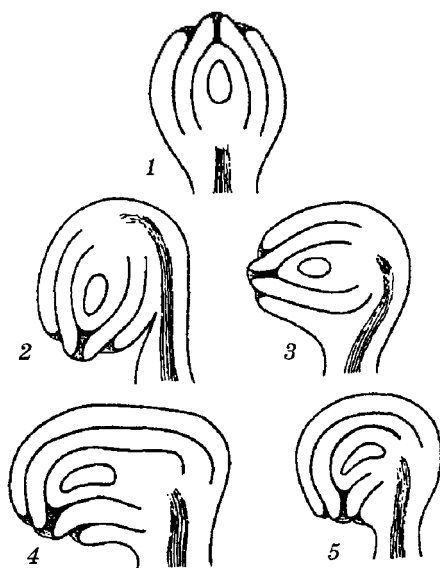


Рис. 125. Основные типы семязачатков: 1 — ортотропный, 2 — анатропный, 3 — гемитропный, 4 — кампилотропный, 5 — амфитропный

у разных видов цветковых. 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. Нуцеллус занимает центральную часть семязачатка и в нем развивается главная его часть — зародышевый мешок.

В зависимости от ориентации и взаимного расположения халазальной и микропилярной частей, а также особенностей нуцеллуса различают несколько типов семязачатков (рис. 125). *Ортотропный*, или *атропный*, тип имеет микропиле и фуникулус, расположенные на противоположных концах оси семязачатка

(сем. крапивные, гречишные, ароидные и т. п.). *Анатропный* — нуцеллус повернут по отношению к продольной оси семязачатка примерно на 180° (многие покрытосемянные). *Гемитропный* — семязачаток повернут на 90° по отношению к продольной его оси (некоторые представители норичниковых, первоцветных). *Кампилотропный* — нуцеллус изогнут только микропилярным концом к основанию семязачатка (мальвовые, бобовые, резедовые). *Амфитропный* — нуцеллус изогнут в виде подковы (тутовые, ладанниковые). Особенности строения зрелого семени во многом определяются типом и особенностями семязачатка.

Мегаспорогенез, мегаспоры, мегагаметогенез, зародышевый мешок. Мегаспоры образуются в процессе мегаспорогенеза. Он осуществляется в мегаспорангии, кото-

рым является часть семязачатка, освобожденная от покровов (интегументов). У цветковых растений в мегаспорангии из клеток археспория 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, называемый *зародышевым мешком* (рис. 124). Формирование зародышевого мешка осуществляется путем трех последовательных митотических делений. В результате первого деления мегаспоры образуются два ядра, которые расходятся к полюсам сильно удлинняющейся 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 оболочки. У микропиларного 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

наиболее распространенный тип зародышевого мешка, который сильно редуцирован по сравнению с гаметофитом голосемянных. У покрытосемянных нет архегониев.

Пол цветка, однодомность и двудомность растений. Цветки бывают *обоеполые* — с андроцеом и гинецеом или *раздельнополые* (однополые) — только с андроцеом или только с гинецеом. Цветки, имеющие только гинецей, называются *женскими*, только андроцей — *мужскими*. Часть ботаников-эволюционистов полагает, что у наиболее древних покрытосемянных цветки были обоеполыми, а раздельнополые цветки возникли позднее из обоеполых. Основная причина перехода обоеполых цветков в раздельнополые — приспособление к более надежному перекрестному опылению. Нередко в цветках присутствуют как тычинки, так и пестик, но цветок может быть функционально либо мужским, либо женским.

Растения, развивающие раздельнополые 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 большей наглядности используют формулы и диаграммы цветка. *Формула цветка* — условное обозначение его строения с помощью букв латинского алфавита, символов и цифр. При составлении формулы чаще всего употребляют следующие обозначения: *P* — простой околоцветник (*perianthium*); *Ca* (или *K*) — чашечка (*calyx*); *Co* (или *C*) — венчик (*corolla*); *A* — андроцей (*androecium*); *G* — гинецей (*gynoecium*); знак *, помещаемый в начале формулы, указывает

на актиноморфию цветка; знак \uparrow — на его зигоморфию или асимметрию. Обоеполый цветок обозначается знаком ♂ ; мужской — ♂ ; женский — ♀ . Знак «+» при цифровых обозначениях 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 $\text{G}_{(3)}$, свидетельствует о том, что завязь верхняя; черта над цифрой — завязь нижняя; черта от цифры — полунижняя завязь. Большое и неопределенное число членов обозначается знаком ∞ (здесь этот знак называется знаком неопределенности).

Например, формула цветка тюльпана $\text{♂ P}_{3+3} \text{A}_{3+3} \text{G}_{(3)}$ 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 $\uparrow \text{♀ Ca}_{\dots} \text{Co}_{(5)} \text{A}_{(5)} \text{G}_{(2)}$ или, лучше, $(\bar{1})$, свидетельствует, что его цветки зигоморфные, обоеполые, имеют околоцветник, в котором чашечка редуцирована или превращается в хохолок, венчик состоит из пяти сросшихся лепестков, андроцей — из пяти сросшихся (фактически слипшихся) пыльниками тычинок, а гинецей — из двух сросшихся плодолистиков, образующих нижнюю завязь. Поскольку из двух сросшихся плодолистиков, как полагают, разви-

вается лишь один, т. е. гинецей псевдомонокарпный, то для формулы цветка одуванчика допустима и более рациональная запись $\text{G}_{(\bar{1})}$.

Формула цветка яснотки белой $\uparrow \text{♀ Ca}_{(5)} \text{Co}_{(2+2)} \text{A}_4$, или $2+2 \text{G}_{(2)}$ 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, располагающимися в два круга, а ценокарпный гинецей — двумя сросшимися 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 срастаний (рис. 126). Кроме того, на диаграмме нередко указывается расположение кроющего (прицветного) листа, прицветничков и оси соцветия или побега, несущего цветок. Прицветник, прицвет-



Рис. 126. Построение диаграммы цветка:

1 — ось соцветия, 2 — прицветник, 3 — чашелистик, 4 — лепесток, 5 — тычинка, 6 — гинецей, 7 — кроющий лист

нички и чашелистики чаще изображаются скобками с килем (фигурными скобками) различного размера, лепестки — круглыми скобками, тычинки в виде среза через пыльник или для упрощения в виде затупленного эллипса, гинецей — также в виде среза через завязь или завязи (для апокартного гинецея) с прорисовкой места плацтации и семязачатков, через которые прошел срез.

ОПЫЛЕНИЕ

Опыление — это процесс переноса пыльцы от тычинки на рыльце пестика. Опыление впервые появляется у голосемянных, однако наибольшее разнообразие механизмов опыления и его совершенство достигают у цветковых растений.

Различают два типа опыления — *самоопыление*, или *автогамию*, и *перекрестное опыление*, или *ксеногамию*.

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 оно происходит и в закрытых нераспустившихся цветках. В этом случае говорят о *клеистогамии*. В генетическом отношении все эти способы самоопыления вполне равноценны.

Если перенос пыльцы осуществляется между цветками разных особей, то происходит перекрестное опыление. Считается, что оно свойственно не менее 90 % растений. Перекрестное опыление обуславливает обмен генным материалом — мутациями между особями, поддерживает более высокий уровень гетерозиготности популяций. Это созда-

ет широкое поле для 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 застуханию микроэволюционных процессов. 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 нередко 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, диогогамия, гетеростилия, самонесовместимость и т. д. Наиболее надежное средство предотвращения самоопыления — двудомность, но эффективность такого механизма оплачивается дорогой ценой, поскольку часть популяции (мужские особи) не дают семян. Однодомность, т. е. существование раздельнополых цветков на одном и том же растении, устраняет автогамию, но не всегда ведет к собственному перекрестному опылению. Функциональная раздельнополость получила название *диогогамии*. Она проявляется в разновременном созревании пыльцы и рылец в цветках одного и того же растения. Диогогамия чаще всего встречается в форме *протандрии*. В этом случае раньше вызревает пыльца. При *протогинии* происходит более раннее созревание пестиков.

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*) (рис. 127) и болотное растение дербенник иволистный (*Lythrum salicaria*).

Иногда бывает полная физиологическая самонесовместимость. Она выражается в подавлении при самоопылении прорастания пыльцы на рыльце пестика той же особи. Самонесовместимость встречается у покрытосемянных более широко, чем двудомность. Она зарегистрирована более чем у 10 000 видов цветковых.

Процессы (и агенты) опыления весьма разнообразны и являются главным объектом изучения особого раздела ботаники, называемого *антэкологией*. Опыление, с точки зрения агентов, способствующих ему, подразделяют на два основных типа — *биотическое* и *абиотическое*. Биотическое опыление осуществляется животными, абиотическое — с помощью неживых факторов внешней среды. Наибольшее значение среди механизмов биотического опыления имеет *энтомофилия* — опыление цветков насекомыми. Насекомые сыграли выдающуюся роль в эволюции цветка. Цветки привлекают насекомых запасом пищи: пыльцы, которая нередко производится в избыточных количествах, а главное — нектара, выделяемого специальными образованиями цветка — нектарниками.

Опылителей привлекают яркая окраска и более всего характерный запах цветков; некоторое значение

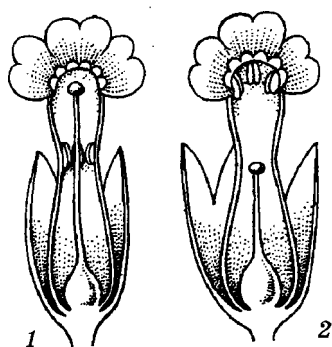


Рис. 127. Гетеростилия у цветков первоцвета весеннего (*Primula veris*):

1 — продольный разрез длинностолбчатого цветка, 2 — продольный разрез короткостолбчатого цветка

имеет и их форма. Конкретные механизмы перекрестного опыления, осуществляемого насекомыми, очень разнообразны и связаны как со строением цветка, так и с особенностями тела насекомого. Цветки некоторых видов, особенно из бобовых, губоцветных, орхидных и многих других семейств цветковых растений, очень высоко специализированы, и их могут опылять только определенные виды насекомых. При этом морфология цветка и в еще большей мере тела насекомого длительное время эволюционно изменялись под воздействием отбора как единая морфолого-функциональная система из двух компонентов, выступающих в качестве партнеров. Такое явление называют *сопряженной эволюцией*. В ее ходе сформировалось точное, нередко очень сложное структурное соответствие строения цветка и его опылителей.

Помимо насекомых существенную роль в биотическом опылении, особенно в тропиках, играют почвенные беспозвоночные, птицы (*орнитофилия*), летучие мыши, некоторые

нелетающие млекопитающие (например, крысы), а также жуки (*кантарофилия*).

Абиотическое опыление связано прежде всего с переносом пыльцы ветром (*анемофилия*), реже (у болотных и водных растений) — водой (*гидрофилия*). Анемофилы — это преимущественно растения открытых пространств. У анемофильных цветковых растений, как правило, невзрачный, сильно редуцированный околоцветник, тычинки на длинных тычиночных нитях и крупные, часто мохнатые рыльца с увеличенной воспринимающей пыльцу поверхностью. Очень часто мелкие цветки анемофилов собраны в плотные или многоцветковые соцветия, пыльца их обильна и легка.

Эффективность опыления отдельных цветков существенно повышается агрегацией их в более или менее многочисленные группы, называемые *соцветиями*.

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 на поверхности рыльца и выхода из аперттуры (рис. 128) 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

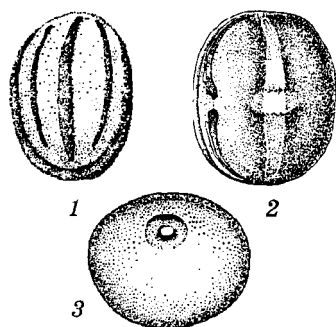


Рис. 128. Схематическое строение аперттуры пыльцевого зерна:

1 — бороздчатая, 2 — бороздно-поровая, 3 — поровая

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 все 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* (рис. 129). 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.

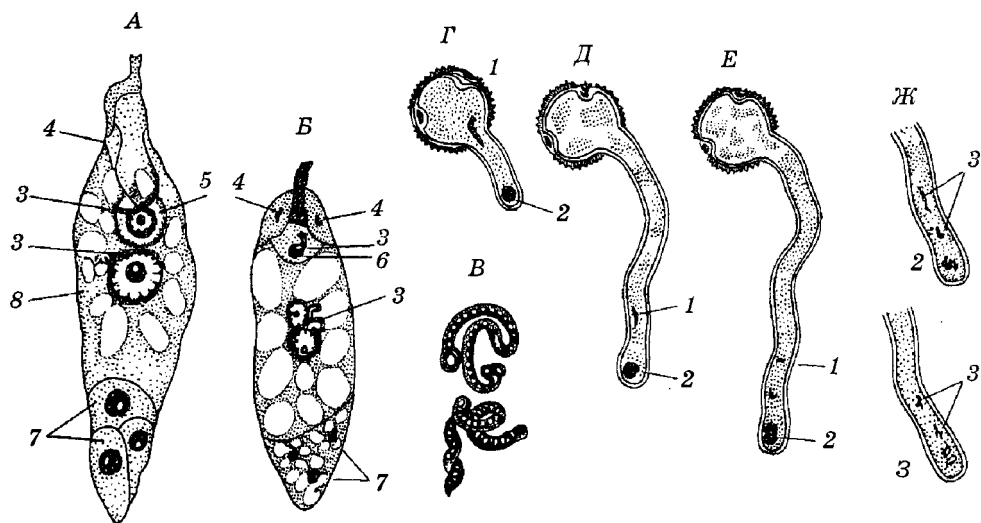


Рис. 129. Оплодотворение у покрытосемянных:

А — двойное оплодотворение у лилии; Б — двойное оплодотворение у подсолнечника; В — спермии у него же; Г-З — рост пыльцевой трубки и формирование спермиев; 1 — генеративное ядро, 2 — вегетативное ядро, 3 — спермий, 4 — синергиды, 5 — яйцеклетка, 6 — ядро яйцеклетки, 7 — антиподы, 8 — вторичное ядро

В отличие от голосемянных, где довольно мощный гаплоидный эндосперм развивается независимо от процесса оплодотворения, у покрытосемянных 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.

СОЦВЕТИЯ

Соцветие может быть определено как часть побега или побег, несущий цветки и более или менее отгра-

ниченный от вегетативной части растения.

Существует две версии происхождения соцветий: согласно первой, архаичные растения характеризовались отдельными цветками, располагавшимися на концах ветвей, а затем «собранными» в соцветия; вторая версия утверждает прямо противоположное — соцветие явление очень древнее, а одиночные цветки сформировались в результате редукции боковых цветonoсных осей. Впрочем, этот спор скорее схоластический, ибо совершенно очевидно, что в разных линиях развития цветковых возможно и то, и другое направление морфологической эволюции.

Биологический смысл возникновения соцветий — в возрастающей вероятности опыления цветков как анемофильных, так и энтомофильных растений. Несомненно, что насе-

комое 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 понижающие 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. В качестве примера можно привести шоколадное дерево (*Theobroma cacao*). Считается, что в условиях тропического леса каулифлория делает цветки более доступ-

ными для насекомых-опылителей. Другой пример каулифлории — у широко культивируемого в Крыму и на Кавказе бобового растения церциса рождового (*Cercis siliquastrum*).

Количество цветков в соцветии может колебаться от 2 до нескольких сотен тысяч (у некоторых пальм). Широко варьируют соцветия и по размеру: от нескольких миллиметров (так называемые клубочки свеклы) до нескольких метров в длину у агав и некоторых пальм.

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.

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 (рис. 130).

Соцветие в узлах несет видоизмененные или неизмененные листья. Сильно видоизмененные листья называются прицветниками, или бракетеями. Фрондозное, т. е. облиственное, соцветие несет неизмененные ассимилирующие листья. У брактеозного соцветия в узлах располагаются прицветники. Иногда вследствие полной редукции брактей соцветие становится эбрактеозным (без прицветников). Соцветия (особенно эбрактеозные, брактеозные) могут быть резко отделены от вегетативной части, у других эта граница выражена неясно.

Соцветия, у которых боковые оси ветвятся, называются сложными. У простых соцветий боковые оси не разветвлены и являются цветоножками. У сложного соцветия могут

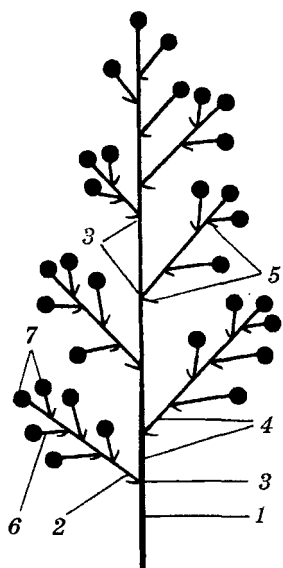


Рис. 130. Строение соцветия:

1 — главная ось, 2 — боковая ось, 3 — узлы, 4 — междоузлия, 5 — прицветники, 6 — цветоножки, 7 — цветки

быть боковые оси первого, второго и последующего порядков. Иногда части сложных соцветий, располагающиеся на боковых осях в пазухах одного листа, называют *парциальными* (частными) соцветиями.

Главная и все конечные боковые оси могут заканчиваться верхушечными цветками, вследствие чего их рост ограничен и такие соцветия получили название *закрытых*.

У *открытых* соцветий рост главной оси неограничен (т. е. открыт), а цветки располагаются сбоку от морфологической верхушки цветоносного побега. Это же может относиться и к боковым осям.

У обоеполых растений соцветия несут обоеполые цветки, а у однодомных и двудомных — соцветия могут быть тычиночными (образованы мужскими цветками), пестичными (образованы женскими цветками) или полигамными (только у однодомных растений). В последнем случае в одном соцветии встречаются одновременно тычиночные, пестичные и обоеполые цветки в разных комбинациях.

Существуют различные классификации соцветий. Нередко классификация осуществляется на основе особенностей ветвления конечных осей или ветвления соцветия в целом. В соответствии с этим соцветия подразделяют на два главных типа: ботриоидные и цимоидные. У ботриоидных соцветий характер ветвления всех осей моноподиальный.

Цимоидные соцветия характеризуются симподиальным ветвлением либо всех осей, либо конечных боковых осей.

Ботриоидные соцветия развиваются, как правило, снизу по направлению к верхушке (акропетально), цимоидные чаще от верхушки к основанию соцветия (базипетально).

Простые ботриоидные соцветия. Боковые оси у этих соцветий не ветвятся и фактически представляют собой цветоножки, заканчивающиеся цветками. Они могут быть закрытыми или открытыми, причем наиболее обычны у травянистых растений. Возникают простые ботриоидные соцветия чаще (есть мнение противоположное) из сложных ботриоидных соцветий.

Наиболее простое и очень обычное соцветие кисть. Кисть — соцветие с удлинненными междоузлиями главной оси и удлинненными боковыми осями — цветоножками. Кисти, как правило, зацветают акропетально и могут быть фрондозными, брактеозными или эбрактеозными, закрытыми или открытыми. Кисти встречаются у очень многих крестоцветных, хорошо известные примеры открытой кисти — соцветия иванчая (*Chamaenerion angustifolium*) и ландыша (*Convallaria majalis*).

Колос (простой) — соцветие с удлинненной главной осью, но укороченными боковыми осями. Он часто произведен от кисти и отличается от нее сидячими цветками. Классический простой открытый колос у подорожника большого (*Plantago major*) и у пальцекольника пятнистого (*Dactylorhiza maculata*). Разновидностью колоса следует считать сережку. Сережка обычно поникает и после отцветания и 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*. Он характеризуется разросшейся толстой продолговатой осью соцветия. Нередко початок окружен прицветным листом, называемым покрывалом.

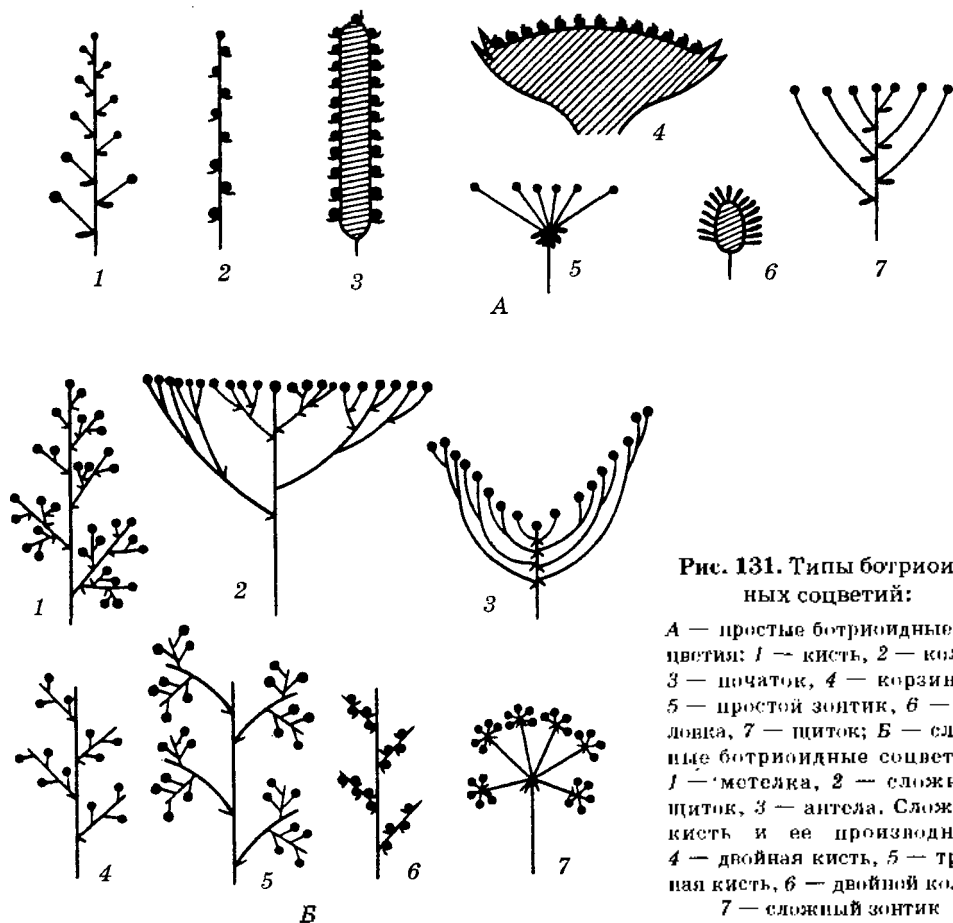


Рис. 131. Типы ботриоидных соцветий:

А — простые ботриоидные соцветия: 1 — кисть, 2 — колос, 3 — початок, 4 — корзинка, 5 — простой зонтик, 6 — головка, 7 — щиток; Б — сложные ботриоидные соцветия: 1 — метелка, 2 — сложный щиток, 3 — антеда. Сложная кисть и ее производные: 4 — двойная кисть, 5 — тройная кисть, 6 — двойной колос, 7 — сложный зонтик

Все перечисленные соцветия имеют нормально развитую главную ось. Однако существует ряд соцветий с укороченной главной осью и нормально развитыми цветоножками. К соцветиям такого типа относятся зонтик (простой), головка и корзинка. Примером *простого зонтика* могут служить соцветия первоцвета весеннего (*Primula veris*) и женьшеня (*Panax ginseng*). *Головка* представляет видоизмененный зонтик, у которого редуцированы цветоножки, а укороченная ось округло утолщена. Головка, окруженная оберткой, т. е. сближенными верхушечными листья-

ми, известна под названием *корзинки*. Корзинка характерна для многих представителей семейства сложноцветных (рис. 131).

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 — ме-

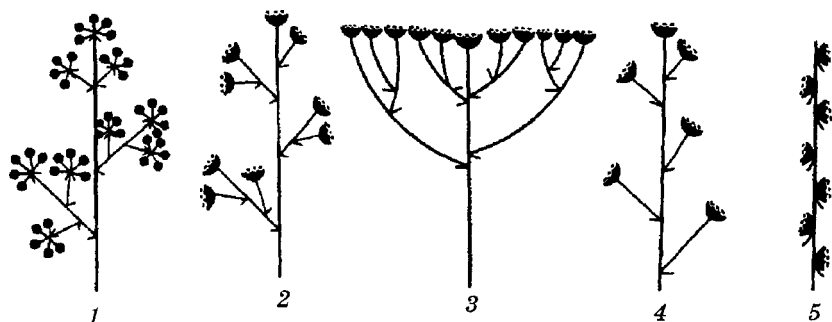


Рис. 132. Типы агрегатных соцветий:

1 — метелка зонтиков, 2 — метелка корзинок, 3 — щиток корзинок, 4 — кисть корзинок, 5 — колос корзинок

телка некоторых злаков. До известной степени метелкой можно считать соцветия сирени (*Syringa*), спиреи иволистной (*Spiraea salicifolia*) и бобового софоры японской (*Styphnolobium japonicum*)¹.

Метелка легко видоизменяется в несколько других типов сложных ботриоидных соцветий. Упомянем *сложный щиток* и *антелу*. Сложный щиток — видоизмененная метелка с укороченными междоузлиями главной оси и сильно развитыми междоузлиями боковых осей. Окончания парциальных соцветий при этом достигают уровня верхушечного цветка. У антелы междоузлия боковых осей так сильно удлиняются, что верхушечный цветок оказывается на дне воронки, образованной боковыми ответвлениями. Примером сложного щитка может служить соцветие спиреи японской (*Spiraea japonica*), а антелы — соцветие лабазника обыкновенного (*Filipendula vulgaris*) (рис. 131).

Сложная кисть представляет собой соцветие, у которого ботриоид-

ные 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 сидячие, т. е. расположенные непосредственно на боковых осях, 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.

Другое производное сложной кисти — *сложный зонтик* (у представителей семейства зонтичных). Чаще всего сложный зонтик имеет боковые оси первого и второго порядков. Оси первых отходят от верхушки главной оси, вторых — от верхушек осей первого порядка. Парциальные соцветия сложного зонтика, таким образом, представляют простые

¹ Известны более точные определения этих соцветий, но они достаточно сложны и малоупотребительны в учебной литературе. Желая ознакомиться с современной научной классификацией соцветий можно рекомендовать монографию Т. В. Кузнецовой, Н. И. Пряхиной и Г. П. Яковлева «Соцветия», СПб. (1992).

зонтики и получили у систематиков название зонтичков.

Помимо перечисленных, существует еще ряд типов соцветий, у которых особенности ветвления главной оси отличаются от особенности ветвления парциальных соцветий (рис. 132). Их иногда называют *агрегатными*. Например, *метелка зонтиков* — метельчато ветвящееся соцветие, несущее на конечных осях простые зонтики (многие представители семейства аралиевых); *метелка корзинок* — метельчато разветвленное соцветие, несущее на конечных осях корзинки. Существует еще кисть (закрытая) *корзинок* (череда трехраздельная — *Bidens tripartita*) и т. п.

Цимоидные соцветия. Это обширная группа соцветий, встречающаяся так же часто, как и ботриоидные. У цимоидных соцветий боковые оси образуются путем симподиального ветвления (рис. 133). Среди ци-

моидных соцветий выделяют два основных типа: *цимоиды* и *тирсы*. Цимойды представляют собой либо упрощенные тирсы, либо возникают независимо.

Различают три типа цимойдов: монохазии, дихазии и плейохазии (иногда говорят только о двух первых). У монохазиев под цветком, завершающим главную ось, развивается только одно парциальное соцветие цимойдного типа или в простейших случаях единственный цветок. В соответствии с особенностями ветвления парциальных соцветий типа монохазиев принято выделять *извилину* и *завиток* (рис. 133). Монохазии довольно обычны у части лютиковых, в частности у лютика едкого (*Ranunculus acris*). Парциальные соцветия в виде завитка встречаются у большинства бурачниковых.

От главной оси дихазия, под завершающим ее цветком, отходят два

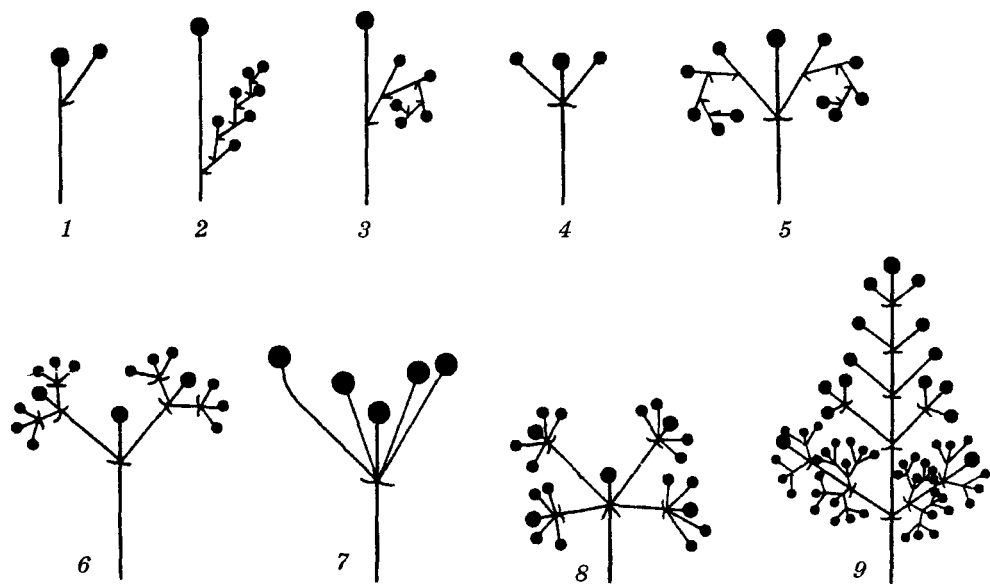


Рис. 133. Типы цимойдных (1-8) соцветий и пример тирсы (9):

монохазии: 1 — «элементарный» монохазий, 2 — извилина, 3 — завиток; дихазии: 4 — простой, 5 — двойной, или двойной завиток, 6 — тройной; плейохазии: 7 — простой, 8 — двойной

парциальных соцветия или в простейших случаях — два цветка. Возможны простые, двойные, тройные дихазии и т. д. Дихазии встречаются у ряда гвоздичных, например видов рода звездчатка (*Stellaria*).

У *Плейохазиев* под цветком, завершающим главную ось, развиваются три и более парциальных соцветия (или цветка). Принципиально возможны двойные, тройные и т. д. *Плейохазии*.

Для рода молочай (*Euphorbia*) из семейства молочайных характерен особый тип цимойдного соцветия, получивший название *циатий*. Циатий состоит из верхушечного пестичного цветка и пяти тычинок, возникших вследствие крайней редукции пяти тычиночных парциальных соцветий. Циатий окружен оберткой, состоящей из прицветных листьев редуцированных парциальных соцветий.

Тирсы устроены сложнее, чем цимойды. Это разветвленные соцветия, причем степень разветвления уменьшается от основания к верхушке. Главная ось тирса нарастает моноподиально, но парциальными соцветиями того или иного порядка являются цимойды.

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 цимойды размещаются на осях третьего и более высоких порядков; *Дитирсы*, у которых цимойды расположены на осях второго порядка; и *Монотирсы*, у которых цимойды находятся непосредственно на главной оси соцветия (рис. 133).

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 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, закрытый тирс — соцветие конского каштана (*Aesculus hippocastanum*); другой пример — открытый тирс — соцветие коровяка (*Verbascum*) из семейства норичниковых. Тирсы различных типов представляют собой соцветия многих губоцветных. Соцветие березы — *сережковидный тирс*.

Использование цветков и соцветий. Практическое использование цветков и соцветий определяется прежде всего их привлекательным внешним видом и ароматом. Культура декоративных красивоцветущих растений неотделима от развития человеческих цивилизаций. Самые древние памятники изобразительного искусства содержат наглядные свидетельства применения цветов в культовых и праздничных церемониях. Использование цветов для украшения быта является важнейшим элементом культуры и искусства народов всех стран мира. В Японии составление букетов оформилось в целую школу национального прикладного искусства, называемого *икебаной*. Повсеместно без цветов не обходятся ни скромные семейные праздники, ни общенародные торжества.

Из многих видов растений природной флоры в результате длительной упорной селекции человеком по-

лучены исключительно разнообраз- ные сорта, подчас поражающие во- ображение изысканной формой и окраской своих цветков. Известно, например, около 25 тыс. сортов роз, около 4 тыс. сортов тюльпанов, 12 тыс. сортов нарциссов и т. д. Уч- реждены специальные общества любителей и коллекционеров роз, орхидей, ирисов, георгинов, тюльпа- нов, примул. В России и за рубежом существуют фирмы, специализирую- щиеся на разведении и продаже кра- сивоцветущих растений. Особенно высоко поставлена культура декора- тивных луковичных однодольных (тюльпаны, гиацинты) в Нидерлан- дах. В Сингапуре и ряде других стран Юго-Восточной Азии в про- мышленных масштабах выращивают орхидеи.

Многие цветки содержат арома- тические эфирные масла. Розовое масло получают из лепестков махров- ых форм розы дамасской (*Rosa da- mascena*), розы столистой (*R. centi- folia*) и некоторых других; оно приме- няется в парфюмерии и отчасти в медицине. В медицине употребляют и цветки таких растений, как ромаш- ка аптечная (*Matricaria recutita*), виды липы (*Tilia*), календула, или ноготки (*Calendula officinalis*). Бутоны софоры японской (*Styphnolobium japoni- cum*) — источник промышленного получения витамина Р (рутина) и др.

Цветки ряда видов применяются для ароматизации вин и табаков. Из них особенно известен донник ле- карственный (*Melilotus officinalis*), чьи цветки, содержащие кумарин, до- бавляют во многие сорта табака. Пи- щевые красители получают из цвет- ков календулы, рылец культивируе- мого шафрана посевного (*Crocus sativus*) и сафлора красильного (*Car- thamus tinctorius*). Зеленые бутоны каперсов колючих (*Capparis spinosa*)

маринуют и используют как острую приправу. Ценная пряность — буто- ны сизигиума ароматного (*Syzygium aromaticum*). Они в качестве пище- вой пряности известны под назва- нием гвоздики.

Некоторые крупные тропические цветки используют как овощи, на- пример бутоны нескольких видов ба- нанов (*Musa*). Нектар многих цвет- ков — основа разных сортов меда. Наиболее ценные медоносы — раз- ные виды липы, фацелия пижмолист- ная (*Phacelia tanacetifolia*) и гречиха (*Fagopyrum esculentum*). В после- дние десятилетия препараты из пыльцы растений стали довольно широко использоваться в медицине.

ПЛОДЫ

Морфология плодов. Плод — часть репродуктивной сферы покры- тосемянных растений, заключающий единицы размножения — семена — и развивающийся из одного цветка. По выражению крупного американского ботаника А. Имса, плод — это «зре- лый цветок». Таким образом, плод представляет собой конечный этап развития репродуктивной сферы цветковых. В других систематических группах растений частей тела гомо- логичных плоду нет.

Как правило, плод развивается после оплодотворения, но у части покрытосемянных может образовы- ваться и в результате апомиксиса, т. е. развития зародыша семени без оплодотворения. Функции плода — формирование, защита и распро- странение семян.

Морфологической основой пло- да является гинецей, прежде всего завязь. Прочие части цветка — око- лоцветник, тычинки и чашечка — чаще быстро увядают, но нередко из-

меняются 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 стенках плода 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 гинецея, формируется как более или менее морфологически единое образование, а из апокарпного — в виде отдельных, каждая из которых соответствует простому пестику апокарпного гинецея. Каждая такая отдельность называется *плодиком*.

Существеннейшей частью плода, формирующей его внешнюю струк-

туру, 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 (*альbedo*), лежащий непосредственно под желтым.

Самая внутренняя часть околоплодника — *эндокарпий*, или *внутриплодник* (от греч. эндос — внутренний). В плодах вишни, а также перси-

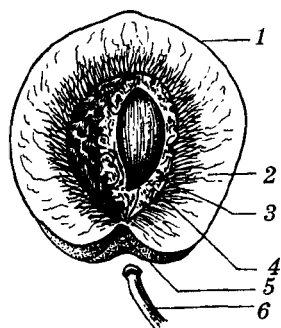


Рис. 134. Строение плода (однокамян-ки) персика обыкновенного (*Persica vulgaris*):

1—3 — околоплодник, или перикарпий (1 — экзокарпий, 2 — мезокарпий, 3 — эндокарпий), 4 — семя, 5 — след плодоножки, 6 — плодоножка

ка, 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. 134).

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

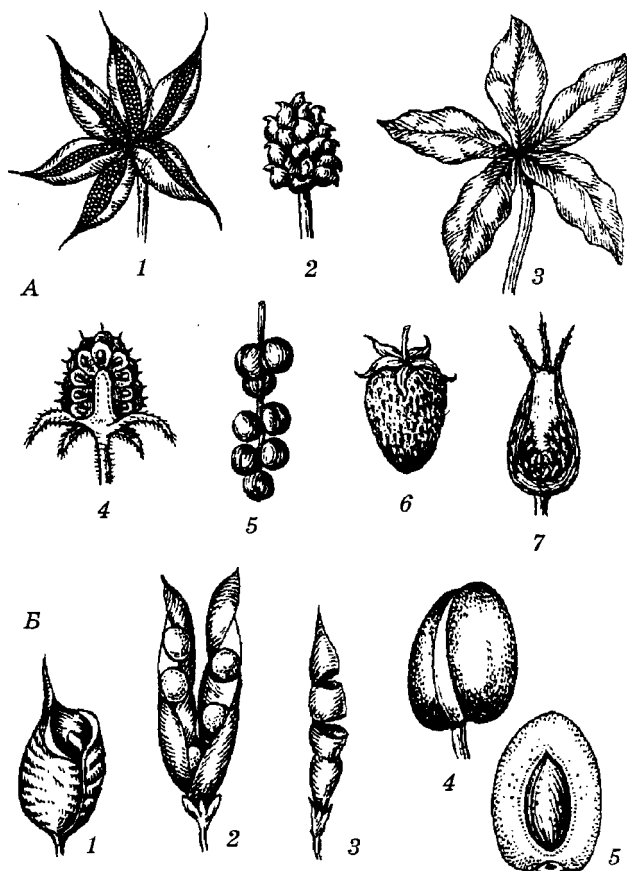
(*Astragalus*) и остролодочников (*Oxytropis*) (сем. бобовые). Реже формируются поперечные перегородки, делящие плод на отдельные камеры. Изредка эти камеры полностью изолированы друг от друга, и плод легко распадается или разламывается по перегородкам между камерами на отдельные членики, которые разносятся ветром или водой. Плоды любого типа, распадающиеся поперечно на отдельные членики, называют членистыми.

В месте срастания краев одного плодолистика образуется шов, который карпологи (специалисты, изучающие плоды) называют сутуральным, или брюшным швом, а место средней жилки плодолистика — спинным или дорзальным швом, или спинной складкой. На верхушке плода иногда заметны остатки видоизменившегося столбика.

В соответствии с функциями плоды чрезвычайно разнообразны по размерам, форме, строению перикарпия, его окраске, способам вскрывания, наличию выростов, придатков и т. п. Очевидно, это один из самых пластичных органов покрытосемянных. 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 20 кг. Таких плодов на растении образуется немного. Другой очень крупный плод

Рис. 135. Типы плодов:

А — сухие и сочные апокарпии: 1, 3 — многолистовка (многие лютиковые и пион), 2 — многоорешек (некоторые лютиковые), 4 — многокостянка (розовцветные из рода *Rubus*), 5 — сочная многолистовка, отдельные плодики сидят на удлиненном цветоложе (лимонник), 6 — земляничина, особый тип сочного многоорешка с разросшимся цветоложем (земляника), 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)



тропического бобового — энтады фасолевидной (*Entada phaseoloides*) уступает сейшельской пальме по массе, но может достигать 1,5 м длины. Представление о разнообразии форм плодов можно составить на основе рис. 135, 136.

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. Необыкновенно разнообразны по окраске тропические плоды. Разнообразие окраски связано с соотношением желтых и oran-

жевых пигментов — каротиноидов и сине-фиолетовых антоцианов (группа соединений полифенольной природы). 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 эволюционное развитие этого органа. Современные морфогенетические классификации основаны главным образом на типе гинецея. Все многообразие плодов

удобно делить на четыре главных морфогенетических типа в соответствии с основными типами гинецей: плоды — 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 цветоножке простому пестику в зрелом плоде соответствует свободный плодик. Апокарпии всегда возникают из цветков с верхней завязью. Эволюционно апокарпии — по-видимому, наиболее архаичные плоды. Главные морфологические типы апокарпиев показаны на рис. 136. 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-листочками, вскрывающимися по брюшному шву. Довольно редкий тип плода — сочная многолистовка, — как правило, не вскрывается, но на брюшной стороне ее плодиков явно виден шов от срастания краев плодolistиков. Плоды-многолистовки довольно обычны для примитивных магнолиид, розид, дилленниид 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, усажен-

ное свободными пестиками, начинает удлиняться, в результате чего образуется подобие веточки, на которой сидят красные «ягоды», каждая из них — сочный плодик-листочек.

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 всем 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. Монокарпии генетически родственны апокарпиям и появились скорее всего в результате редукции всех плодиков, кроме одного. Чаще всего они встречаются у наиболее эволюционно продвинутых представителей подклассов розид и ранункулид.

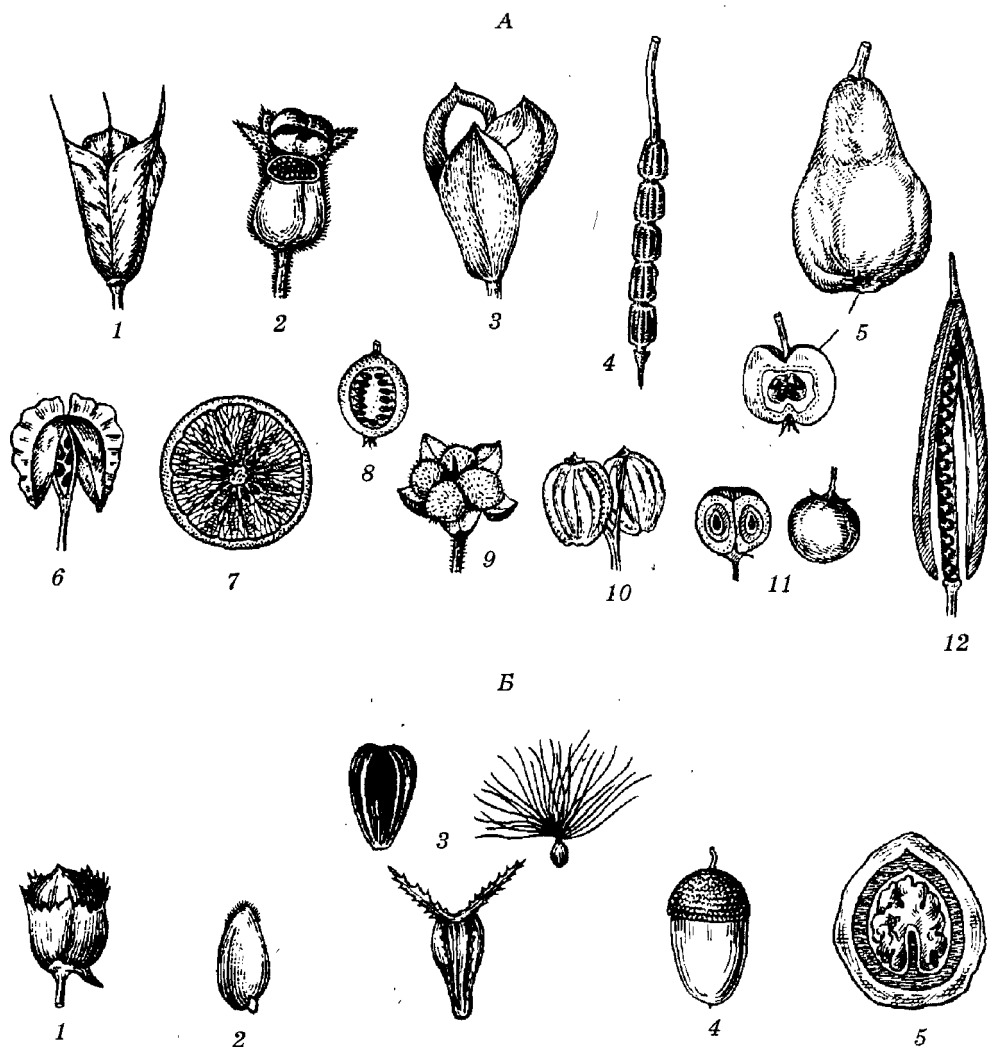


Рис. 136. Типы плодов:

А — сухие и сочные ценокарпии: 1 — ценокарпная многолистовка (подосбор из лютиковых), 2 — коробочка, вскрывающаяся крышечкой (белена), 3 — коробочка, вскрывающаяся по створкам (представители многих семейств), 4 — членистый стручок (редька дикая из крестоцветных), 5 — яблоко (все представители подсемейства яблоневых, сем. розоцветных), 6 — стручок (многие крестоцветные), 7 — гесперидий, или померанец (плоды цитрусовых), 8 — ягода (представители многих семейств, типичные ягоды у черники, брусники, винограда и т. д.), 9 — ценобий, видны четыре эрема (плоды бурачниковых и губоцветных), 10 — вислоплодник, разделившийся на два мерикария, — пример дробного ценокарпия (плоды зонтичных), 11 — ценокарпная многокостянка (толокнянка), 12 — стручок (большинство крестоцветных); Б — сочные и сухие псевдомонокарпии: 1 — орех (лещина), 2 — зерновка (злаки), 3 — семечки различного типа (представители сложноцветных), 4 — желудь (плоды буковых), 5 — псевдомонокарпная костянка (грецкий орех)

Наиболее обычны следующие морфологические типы монокарпиев: боб, однолистовка, одноорешек, однокостянка сухая и сочная (рис. 135). 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 (*Fabaceae*) имеет такой плод, от которого и произошло название этой систематической группы. Иногда бобы встречаются и в других семействах. Помимо типичного боба, известны бобы не вскрывающиеся (у гороха — *Pisum sativum*), членистые бобы, распадающиеся по перетяжкам между члениками (род копеечник — *Hedysarum*), сочные не вскрывающиеся бобы (у широко культивируемой в южных районах страны софоры японской (*Styphnolobium japonicum*) и т. д.

У некоторых видов 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 не вскрывающийся односемянной монокарпий, эндокарпий которого (косточка) твердый, склерифицированный. Мезокарпий может быть сочным (у сочной однокостянки), 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 не вскрываю-

щийся монокарпий. Одноорешки свойственны видам кровохлебки (*Sanguisorba*), манжетки (*Alchemilla*) и репешку (*Agrimonia eupatoria*) — растениям из семейства розоцветных.

Плоды-ценокарпии — самая многочисленная группа плодов (рис. 136).

В противоположность апокарпиям, ценокарпные¹ плоды развиваются из ценокарпных гинецеев, образованных сросшимися плодолистиками¹. Основа ценокарпиев — сложный пестик. Ценокарпные плоды нередко разделены на отдельные гнезда (обычно по числу плодолистиков). Однако стенки гнезд могут разрушаться, и тогда плод становится одnogнездным. В других случаях в результате образования добавочных (иногда их называют ложными) перегородок стенками завязи число гнезд (ложных гнезд) плода может увеличиваться и превышать число плодолистиков, участвовавших в образовании завязи.

Ценокарпии возникают как из верхней, так и из нижней завязи. Сухие ценокарпные плоды бывают вскрывающимися, не вскрывающимися, распадающимися продольно, т. е. *дробными* (так называемые *схизокарпии*), и членистыми — распадающимися поперечно. Сочные ценокарпии обычно не вскрываются.

Морфологические типы ценокарпиев весьма разнообразны. Главнейшие из них — ягода, коробочка, стручок, вислоплодник, а также ценокарпная листовка, яблоко, тыква, гесперидий, ценобий и ценокарпная костянка, или пиренарий.

Житейское и ботаническое понятие ягод существенно различаются. Примерами ягод в ботаническом

¹ См. соответствующий раздел о гинецеев.

смысле являются плоды брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), черники (*V. myrtillus*), винограда. У ягоды сочный не вскрывающийся 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, или авокадо (*Persea americana*) из семейства лавровых. Ее крупные плоды, достигающие 15 см в длину и 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, имеющим 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 многосемянной. Число гнезд в коробочке варьирует и чаще всего зависит от числа гнезд завязи, но иногда у зрелого плода перегородки разрушаются или вообще не возникают в силу особенностей срастания плодолистиков. Коробочки характерны для представителей многих семейств: лилейных, норичниковых, пасленовых, подорожниковых, гвоздичных, вахтовых, ивовых,

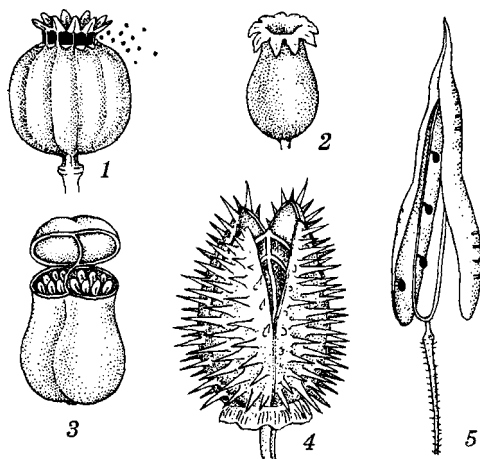


Рис. 137. Способы вскрывания коробочек:

1 — дырочками (мак), 2 — зубчиками (примула), 3 — крышечкой (белена), 4 — створками (дурман), 5 — створками (чистотел)

фиалковых, маковых, колокольчиковых, кипрейных и др. По форме, размерам и способам вскрывания они могут существенно различаться (рис. 137). Коробочка, вскрывающаяся продольно по брюшным швам слагающих ее плодолистиков (например, у наперстянки крупноцветковой — *Digitalis grandiflora* и зверобоя продырявленного — *Hypericum perforatum*), получила название септицидной. Локулицидная коробочка вскрывается вдоль спинных швов слагающих ее плодолистиков (чайный куст китайский — *Camellia sinensis*, лилия — *Lilium*, тюльпан — *Tulipa*). Иногда коробочки распадаются на отдельные створки, разрываясь не по швам, а в ином месте (скополия тангутская — *Scopolia tangutica*), или вскрываются специальной крышечкой (белена черная — *Hyoscyamus niger*). Часть коробочек не вскрывается, но семена освобождаются через особые поры, щеле-

видные отверстия, прикрытые клапанами и т. д. (рис. 137). Примеры таких плодов — мак снотворный (*Paraver somniferum*), многие виды колокольчика (*Campanula*) и ряд 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 краев сросшихся плодолистиков вырастают внутрь полости плода перегородки, делящие его на два гнезда. Когда стручок раскрывается, на плодоножке остается рамка по краям 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 (редька дикая — *Raphanus raphanistrum*). Стручочками называют плоды такого же типа строения, но длина которых меньше или 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*. Характерен схизокарпий, например, для многих представителей семейств мальвовых. Плоды мальвовых, распадающиеся на незамкнутые с брюшной стороны мерикарпии, называются *каличиками*. *Регма* — это схизокарпий, у которого при опадании и одновременном вскрывании мерикарпиев в центре остается колонка. Такой плод имеют многие молочайные. Известная всем крылатка клена (*Acer*) может быть названа *двукрылым схизокарпием*.

Схизокарпий части зонтичных из-за специфического строения получил название *вислоплодника*. При созревании вислоплодник часто распадается по спайке, объединяющей доли плода, на два мерикарпия, повисающих на так называемом *карпоре*. Помимо зонтичных, подобного типа плод встречается и у некоторых представителей близкого семейства аралиевых.

К схизокарпиям относятся *ценобии* — плоды многих бурачниковых и почти всех губоцветных (рис. 136). Они возникают 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.

У ценокарпной костянки, или *пиренария*, как и у плодиков апокарп-

¹ Не следует использовать термин «орешек» (плодик апокарпия) для обозначения долей ценокарпного дробного плода.

ной 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, склерифицированные «оболочки» которых являются эндокарпиями. Число косточек зависит от числа фертильных, т. е. плодущих, гнезд. Примером ценокарпной многокостянки могут служить плоды толкнянки — 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 яблоко также относится к ценокарпиям. Гнезда такого плода содержат семена, окруженные хрящевой 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.

Плоды-псевдомонокарпии — также довольно обычные. Внешне псевдомонокарпии имитируют монокарпии, отчего и возникло их название. Псевдомонокарпии образуются из псевдомонокарпного гинецея. В таком гинецее первоначально закладываются два или большее число плодолистиков, но развивается только один, а остальные так или иначе редуцируются. Иногда редукция не происходит, но плодолистки так плотно срастаются краями, что границы между ними не заметны. В обоих слу-

чаях возникает единственное гнездо завязи, обычно с единственным семязачатком. К псевдомонокарпиям относятся орех, желудь, псевдомонокарпная костянка, семянка, мешочек и зерновка (рис. 136).

Перикарпий ореха сильно и полностью склерифицирован, 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 видов ольхи — *Alnus*, хмеля — *Humulus lupulus*). Иногда на его перикарпии образуются крыловидные выросты, и в этом случае говорят о крылатом орехе (виды березы — *Betula* и ревеня — *Rheum*). К ореху близок желудь, имеющий кожистый или деревянистый перикарпий. У основания желудь окружен особым образованием — плюской, представляющей собой сросшиеся стерильные ветви цимозидного соцветия (виды дуба — *Quercus* и каштана — *Castanea*). Плод грецкого ореха (*Juglans regia*) следует называть псевдомонокарпной костянкой, потому что околоплодник у него состоит из плотного экзокарпия, мясистого мезокарпия и склерифицированного эндокарпия.

Семянка — относительно небольшой плод с кожистым перикарпием, как правило, не срастающимся с семенем. Плод-семянка характерен для подавляющего большинства представителей огромного семейства сложноцветных, а также для семейств ворсянковых, валериановых и крапивных. Семянке часто свойственны разного рода «придатки», представляющие собой видоизмененные покровы цветка или прицветников. Многие семянки снабжены летучками. Семянка (иногда ее

считают орехом) осок заключена в особой формы видоизмененный пузыревидный прицветник, который называется *мешочком*. *Зерновка* — плод всех злаков и некоторых других семейств однодольных. Это односемянный плод, одетый тонким пленчатым, реже мясистым (у некоторых тропических бамбуков) перикарпием, сростающимся или почти сростающимся с единственным семенем.

СОПЛОДИЯ

Обычно 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, образовавшихся из цветков одного соцветия, более или менее четко обособленного от вегетативной части побега. Проще говоря, соплодие — это соцветие, несущее зрелые плоды. Исходя из подобной точки зрения, соплодиями следует считать гроздь ягод винограда, щиток плодов рябины, сложные зонтики вислоплодников укропа, «плоды» хлебного дерева и ананаса. Классифицировать соплодия можно на основе соцветий, из которых они возникли, но это, как правило, практически не требуется.

Распространение плодов и семян. В начале XX в. шведский ботаник Р. Сернандер дал любым частям растений, с помощью которых они способны расселяться, общее название *диаспор*¹. В качестве диас-

пор могут выступать споры, семена, плоды, соплодия, части вегетативного тела и даже целые растения. Главнейшие типы диаспор у семенных растений — плоды и семена, у споровых — споры.

Существуют два основных пути распространения диаспор. Один — путем механизмов, выработанных в процессе эволюции самим растением, другой — с помощью различных внешних агентов — ветра, воды, животных, человека и т. д. Первый тип получил название *автохории*, второй — *аллохории*.

Растения соответственно типу их расселения 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 лежит повышенное осмотическое давление клеток основной ткани. Наиболее обычные растения такого рода — недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*), эсба́лиум пружинистый, или бешеный огурец (*Ecballium elaterium*). На небольшие расстояния могут «отползать» упавшие на землю плоды некоторых клеверов вследствие гигроскопических движений зубцов сохраняющейся чашечки, прикрепленной к плоду. До 1 м могут «отлетать» семе-

¹ Слово «диаспора» с ударением на втором слове означает проживание части народа вне родной страны, места происхождения.

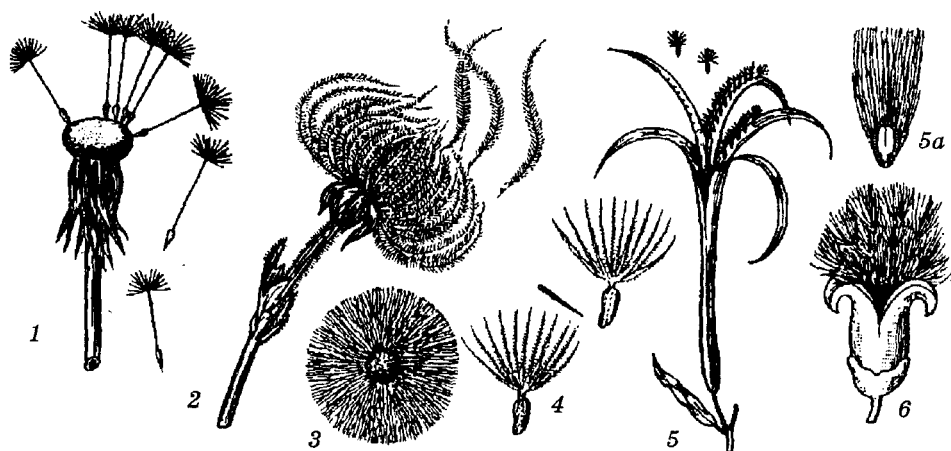


Рис. 138. Семена (3, 5) и плоды (1, 2, 4, 6) с волосистыми летучками:

1 — одуванчик, 2 — гравилат, 3 — хлопчатник, 4 — чертополох, 5 — кипрей, 5a — семя из него в продольном разрезе, 6 — раскрытый плод тополя

на некоторых бобовых при вскрывании их плодов.

К барохорам относят растения, обладающие тяжелыми плодами и семенами. В качестве примера можно указать желуди дуба черешчатого (*Quercus robur*), плоды грецкого ореха (*Juglans regia*), семена конского каштана (*Aesculus hippocastanum*). Эти семена осыпаются с материнского растения и оказываются в непосредственной близости от своих родителей.

К группе автохоров относятся также геокарпные растения. У геокарпных видов плоды в процессе развития внедряются в почву и там созревают. Наиболее известен в этом плане арахис подземноплодный, или земляной орех (*Arachis hypogaea*)¹.

Существуют четыре основных способа аллохории. Это анемохория, зоохория, гидрохория и антропохория. Семена анемохоров пере-

носятся движением воздуха. Для не-вскрывающихся плодов — анемохоров характерны разнообразные летательные приспособления: летучки (рис. 138), крылатки (рис. 139) и т. д. Классический пример растения, имеющего плоды-летучки, — одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*). Его плоды способны перелетать по воздуху на значительные расстояния. Крылатые плоды ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*) и клена платановидного (*Acer platanoides*), оторвавшись от материнского растения, могут планировать на несколько десятков метров. Крылом, возникшим из прицветника и несущим целое соплодие, обладают виды липы (*Tilia*).

Приспособлениями к анемохорному распространению обладают не только плоды, но и семена. При этом плоды, содержащие такие семена, обязательно вскрываются, а высypающиеся семена разносятся вет-

¹ В ботаническом «смысле» плод арахиса — боб.

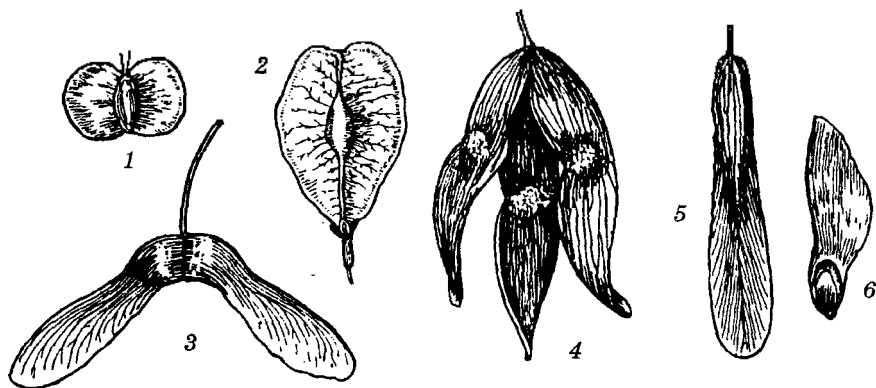


Рис. 139. Плоды (1–5) и семена (6) с крыловидными выростами:

1 — береза, 2 — вяз, 3 — клен, 4 — айлант, 5 — ясеня, 6 — крылатое семя сосны

ром. Всем знаком тополевый пух, являющийся опушением мелких семян тополя и легко разносящийся даже при слабом ветре.

В отдельных случаях отмершее растение (без корней) или соплодие со зрелыми плодами способно само перемещаться под порывами ветра. Эта группа растений называется перекати-поле. Подсыхающий стебель таких растений легко обламывается при основании, и рыхлый или более или менее компактный легкий шар свободно перегоняется ветром, рассеивая при этом созревающие семена. К растениям типа перекати-поле относятся многие обитатели степей из различных таксономических групп, например качим развесистый — *Gypsophila paniculata* (сем. гвоздичные), солянка холмовая — *Salsola collina* (сем. маревые) и др.

Плоды гидрохоров, распространяющиеся с помощью воды, снабжены плотным малопроницаемым для воды эндокарпием, волокнистым легким мезокарпием, а также воздухоносными полостями, поддерживающими плод на плаву. Наиболее известным тропическим гидрохором

является кокосовая пальма (*Cocos nucifera*), заселившая тропические побережья всех океанов. Плоды таких гидрохоров могут переноситься морскими и океаническими течениями на тысячи километров. Так, остатки плодов тропической лианы — энтады (*Entada*) находили близ острова Новая Земля, куда заходит последняя ветвь Гольфстрима. Плоды пресноводных гидрохоров нередко снабжены плавательными поясками из опробковевшей ткани и плотной кожурой. Большинство водных и прибрежноводных растений нашей флоры относятся к этой экологической группе, например частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), вех ядовитый (*Cicuta virosa*) и многие другие.

Зоохорными называются способы распространения плодов и семян с помощью животных. Они очень разнообразны. Есть плоды, прикрепляющиеся к шерсти и лапам животных с помощью различных прицелок, крючков, шипов (рис. 140), а также благодаря клейкой поверхности или железистому опушению — экзозоохория. Классические экзозоохории —

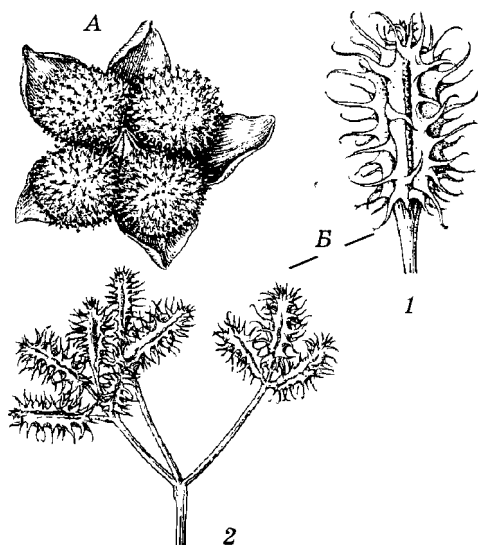


Рис. 140. Зоохория плодов:

А — чернокорень (*Cynoglossum officinale*);
Б — прицепник (*Caulocalis lappula*); 1 — от-
дельный плод, 2 — сложный зонтик при
плодах)

виды лопуха (*Arctium*), чьи соплодия, обладающие очень цепкими щетинками обертки, легко переносятся шерстью животных, К лапам животных с помощью липкой поверхности прикрепляются плоды линнеи северной (*Linnaea borealis*). Столь же часто плоды и семена расселяются эндозоохорно. Млекопитающие, птицы и насекомые поедают их и разносят на значительные расстояния. Обычными эндозоохорами являются сочные плоды наших лесов: например толокнянка. Особую группу среди зоохоров составляют растения-мирмекохоры, плоды и семена которых имеют мясистые сладкие или маслянистые придатки и разносятся муравьями.

Антропохория среди растений тесно связана с деятельностью человека. В частности, антропохорами являются все сорные растения, а

также мусорные растения, подобные крапиве (*Urtica dioica*). К группе антропохорных растений примыкают и культурные растения, занимающие огромные площади возделываемых земель на всех материках.

СЕМЯ

Если протоктисты и споровые растения размножаются и расселяются при помощи спор, то единицей размножения и расселения семенных растений является более сложная по структуре единица, получившая название семени.

Существует довольно много определений семени, но, возможно, наиболее корректное определение будет следующим.

Семя — единица воспроизведения, расселения (диссеминации) и переживания неблагоприятных условий у семенных растений, формирующаяся из оплодотворенного или неоплодотворенного (апомиксис) семязачатка.

У голосемянных семена развиваются чаще всего прямо на поверхности макроспорофилла (на семенной чешуе), а у покрытосемянных семена заключены в полость плода. В отличие от споры — единицы расселения споровых растений — семя обладает рядом особенностей, закрепившихся в результате прогрессивной эволюции. Прежде всего, семя представляет собой многоклеточную структуру, объединяющую запасную 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.

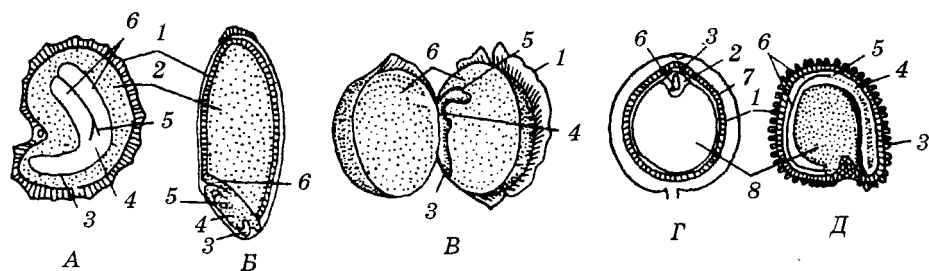


Рис. 141. Типы семян:

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 периспермом (перец — *Piper nigrum*); Д — с периспермом (куколь — *Agrostemma githago*): 1 — семенная кожура, 2 — эндосperm, 3 — корешок, 4 — стебелек, 5 — почечка, 6 — семядоли (3-6 — зародыш), 7 — околоплодник, 8 — перисперм

По своей физиологии спора и семя также существенно различаются. Спора прорастает немедленно при поступлении в клетку влаги. Многие семена имеют различный 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 и нередко приобретает свойства гаустория — присоски. Вторая клетка многократно митотически делится и в конечном итоге образует зародыш.

У голосемянных эндосперм гаплоидный и образуется из тканей женского гаметофита. У покрытосе-

мянных начало эндосперму дает обычно триплоидное ядро, образовавшееся в результате слияния диплоидного 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 нередко связана с увеличением относительных размеров зародыша. С увеличением его размеров запасные вещества обычно накапливаются в самом зародыше (рис. 141).

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* и отмечена для семян

представителей семейств перцевых, гвоздичных и ряда других.

Семена покрытосемянных весьма разнообразны по величине и деталям строения. Обычно они невелики — до 1 см длиной, но иногда достигают нескольких десятков см в длину (пальмы, некоторые бобовые) или, как у орхидных, напротив, пылевидны, состоят из немногих клеток и имеют 3–5 микрометров в диаметре. Существуют виды с удивительным постоянством формы и веса семян¹, но иногда форма и вес семени даже у одного и того же растения может существенно меняться, что получило название *гетероспермии* (разносемянности).

Поверхность семян может быть совершенно гладкой, блестящей или шероховатой, бороздчатой, ребристой, ямчатой, опушенной волосками и т. д. Различают семена и по окраске. Особенно разнообразны по окраске семена бобовых. Семена часто снабжены разного рода придатками (присемянником), выростами (например, крыловидными), иногда пучками волосков. Обычно семена прикреплены в плоде при помощи *фуникулуса* — специальной ножки, соединяющей семя со стенкой завязи, но изредка — непосредственно к плаценте. Общий план строения семени определяется типом семязачатка, из которого оно возникло.

Основные структурные части зрелого семени: семенная кожура, питательная (запасаящая) ткань и зародыш.

Семенная кожура. Семенная кожура, или *спермодерма*, формируется главным образом за счет интегументов семязачатка, реже — за

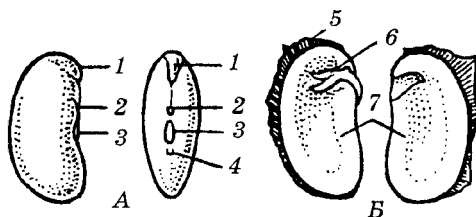


Рис. 142. Семя фасоли (*Phaseolus vulgaris*):

А — общий вид; Б — зародыш; 1 — след халазы, 2 — след микропиле, 3 — рубчик, 4 — семенной шов (рафа), 5 — семенная кожура (спермодерма), 6 — почечка (пльмула), 7 — семядоля

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, а также с особенностями околоплодника. Они имеют большое значение для систематики. У семян, развивающихся во вскрывающихся плодах, в семенной кожуре часто образуется защитный слой из склерифицированных клеток (*склеротеста*). Иногда наружный слой кожуры становится мясистым и сочным (*саркотеста*), что привлекает птиц и млекопитающих и способствует распространению семян. Ослизняющаяся семенная кожура (точнее, ослизняется эпидерма) получила название *миксотесты*. Соотношение разных тканей в составе семенной кожуры различно.

На поверхности семени обычно хорошо заметен *рубчик* — след,

¹ В этом плане наиболее известны семена рожкового дерева (*Ceratonia siliqua* — сем. *Fabaceae*, подсем. *Caesalpinioideae*), удивительно одинаковые и одного веса, которые послужили первоначальной единицей веса в ювелирном деле под названием карат (от арабск. *karat* — зерно). Ныне метрический карат составляет 200 миллиграммов.

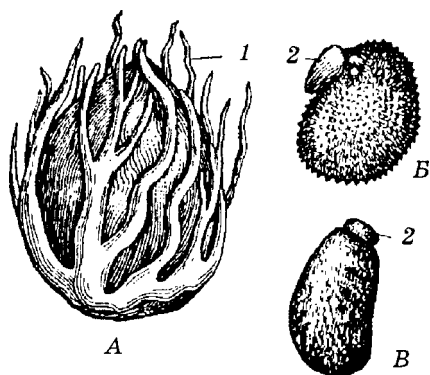


Рис. 143. Ариллус и карункула:

А — семя мускатного ореха с ариллусом (1);
Б — семя хохлатки с присемянником — кар-
рункуллой (2); В — семя клещевины с присе-
мянником (2)

остающийся на месте прикрепления семени к фуникулусу (рис. 142). 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.

Канал или углубление в семенной коже, являющееся остатком микропиле семязачатка, называется *микропиллярным следом*, остаток халазы на противоположном конце семени именуется *халазальным следом*. Через микропиллярный след при прорастании семени выходит корешок. Помимо рубчика, микропиллярного и халазального следов, на семенной коже обычно можно заметить особое утолщение, называемое *ребром семени*, или его *швом*. Шов возникает в той части фуникулуса, которая у некоторых типов семязачатков сливается с интегументом.

Многим семенам цветковых растений свойственно особое образование, имеющее вид мясистых наростов, пленок или бахром.

Оно развивается в различных частях семени и получило название *присемянника*, или *ариллуса*. Природа присемянника различна. Иногда он возникает в результате разрастания тканей фуникулуса, обрастает семя частично или полностью, плотно прилегая к семенной коже, но не срастается с нею. В иных случаях ариллус — производное наружного интегумента семязачатка. Присемянники, располагающиеся близ микропиллярного следа семени, известны под названием *карнкуллы*. Присемянники большей частью ярко окрашены и содержат сахара, жиры и белки. Эти придатки часто привлекают определенных животных, обычно птиц или муравьев, которые способствуют распространению семян и расселению растений (рис. 143).

Питательные ткани. Питательной тканью в семенах могут 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 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 обычно образуется из оплодотворенной яйцеклетки и представляет собой зачаток новой особи. *Зародыш* — это миниатюрный спорофит. Процесс формирования зародыша (*эмбриогенез*) сложен и подразделяется на несколько этапов.

Семена большинства растений заключают один зародыш¹. 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 маленький, точечный и формируется поздно, за период прорастания семени. У эволюционно более 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* (рис. 65). Верхушка стебелька завершается почечкой, или *плюмулой*, зачатком главного побега

растения. В семени корешок нередко направлен к следу микропиле. Из него образуется главный корень нового растения. У части растений 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 или очень редко одна, у однодольных только одна, у голосемянных их чаще всего несколько (от 2 до 15). Единственная семядоля однодольных часто называется *щитком*. Она как бы отделяет зародыш от эндосперма и нередко выполняет при прорастании функцию гаустория, т. е. присоски. На начальном этапе формирования зародыша закладываются зачатки двух семядолей, но у однодольных развитие получает лишь одна. Семядоли — первые листья растения, развивающиеся в семени на еще не дифференцированном зародыше. Считается, что односемядольный зародыш произошел от двусемядольного в процессе эволюции. При надземном прорастании семядоли зеленеют и способны к фотосинтезу, а при подземном — служат, главным образом, хранилищем питательных веществ, например, у лещины или дуба. В других случаях семядоли (у злаков) выполняют роль гаустория, поглощающего питательные вещества эндосперма и передающего их в надземную часть проростка.

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 рас-

¹ Иногда в одном семени различными путями образуется несколько зародышей. Это явление получило название полиэмбрионии.

тительных гормонов. По мере того как активность гормонов и ферментов снижается до минимума, влажность семян падает. Покровы семени претерпевают существенные изменения: их ткани часто отмирают, уплотняются и нередко одревесневают. Такие зрелые семена способны переносить неблагоприятные условия среды и могут длительно (иногда до нескольких десятков лет) сохранять способность к прорастанию. Это так называемый *физиологический покой* семян. В таком 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. Некоторые семена, особенно однолетних растений, легко набухают и прорастают уже под влиянием увлажнения. Для прорастания других 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 «твердо-семенных» семян, семенная кожура которых в силу ее структурных особенностей водонепроницаема. Такие семена прорастают только после *скарификации* — искусственного нарушения целостности кожуры с помощью надскабливания, перетирания с песком, ошпаривания кипятком и т. д. 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 формированию 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 морфофизиологическими 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 разворачиваются настоящие листья (рис. 65). В практике сельского хозяйства жизнеспособность и качество семян характеризуются *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 — до 2 месяцев.

Использование плодов и семян. Плоды и семена широко используются человеком как продукты питания, в технике, медицине и животноводстве.

Пищевое использование плодов и семян связано с тем, что в них в большом количестве накапливаются различные запасные вещества — углеводы, белки, жиры, а также витамины. Кроме того, во многих плодах концентрируются вторичные метаболиты — алкалоиды, терпеноиды, фе-

нольные соединения. Это делает их особенно важными для медицины.

Следует отметить, что в результате векового отбора и научной селекции получены культурные формы многих растений, которые по продуктивности плодов во много раз превосходят своих дикорастущих предков.

Некоторые плоды и семена используют для приготовления различных кустарных поделок — от примитивной посуды до бус, ожерелий и пуговиц.

В естественных природных сообществах плоды и семена растений играют важнейшую роль в питании огромного числа самых разнообразных диких животных.

Более подробно чрезвычайно разнообразное применение плодов и семян в деятельности человека и их значение (кроме прямого физиологического предназначения) в природе будет рассмотрено при характеристике отдельных групп растений в части настоящей книги, посвященной систематике.

III. СИСТЕМАТИКА

Глава 7

СИСТЕМАТИКА КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ НАУКА

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, идентификация, классификация и группирование организмов в систему. Конечной целью систематических исследований является создание такой системы всех организмов или отдельных их групп, в которой было бы однозначно определено положение каждого таксона.

Кроме того, система должна быть максимально информативной. 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. *taxis* — 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 или предполагаемым родством 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 XIX в. оформился второй важный раздел систематики — *номенклатура*. Номенклатура в современной ботанике — это вся совокупность названий таксонов.

Составлен свод правил, регулирующих установление и использование названий для ныне живущих и ископаемых растений, животных, 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», утвержденном на всемирных ботанических конгрессах. Последний XVI Международный ботанический конгресс состоялся летом 1999 г. в г. Сент-Луис (США) на базе Миссурийского ботанического сада.

Главным принципом номенклатуры растений является принцип приоритета, т. е. принцип наиболее раннего опубликования названия данного таксона. 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 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, и конечных целей. Существуют искусственные, естественные и генеалогические системы. *Искусственные биологические системы* строятся 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» и узнавания 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 искусственные системы 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 многие свойства. Поэтому естественные системы несут большую биологическую информацию и имеют высокую прогностическую (предсказательную) ценность. Иначе говоря, зная положение объекта в системе, возможно еще до его 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 в прошлом, а в российской ботанической литературе и в настоящем, системы, которые отражают главным образом конечные результаты эволюционного процесса. Их следует называть *эволюционными* (в европейской литературе для такого подхода к классификации иногда используют термин — ортодоксальный — ортодоксальная классификация).

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, а позднее и в ботанике появились генеалогические системы, декларирующие воспроизведение точного соответствия в структуре классификационной системы последовательности дивергентных событий в филогенезе, т. е. в ходе эволюционных преобразований таксонов. Соответственно, была разработана целая система подходов и методик для достижения этой цели, получившая название кладистики, или кладизма.

В последнее десятилетие разработан и ряд компьютерных программ, призванных обслуживать кладистические разработки. Однако,

как кажется, кладистических систем цветковых растений в целом пока не существует.

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 множества на слагающие его подмножества (табл. 4).

Согласно правилам ботанической номенклатуры, основными таксономическими категориями считают вид (*species*), род (*genus*), семейство (*familia*), порядок (*ordo*), класс (*classis*), отдел (*divisio*), царство (*regnum*). При необходимости используют и промежуточные таксоно-

мические категории, например подвид (*subspecies*), подрод (*subgenus*), подсемейство (*subfamilia*), надпорядок (*superordo*), надцарство (*superregnum*) и некоторые другие. Иногда используются категории империя (*imperia*) и подимперия (*subimperia*).

В отличие от абстрактных таксономических категорий таксоны конкретны. *Таксонами* принято называть реально существующие или существовавшие группы организмов, отнесенные в процессе классификации 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. *унино-*

Таблица 4

**Таксономические категории (ранги таксонов) и таксоны
(на примере картофеля)**

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

минальны. Для видов, начиная с 1753 г. — даты выхода в свет основополагающей книги К. Линнея «Виды растений», — приняты биномиальные названия, состоящие из двух латинских слов. Первое обозначает род, к которому относится данный вид, второе — видовой эпитет: например, бузина черная — *Sambucus nigra*, 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 К. Линнея.

Униномиальные названия растений обычно имеют определенные окончания, указывающие ранг данного таксона. Так, для семейств растений принято окончание *aceae*, для порядков — *ales*, для подклассов — *idae*, для классов — *psida*, для отделов — *phyta*. Обычно в основу униномиального названия таксона рангом выше рода кладется название какого-либо рода, входящего в этот таксон: порядок, класс и т. д. Например, названия семейства *Magnoliaceae*, порядка *Magnoliales*, подкласса *Magnoliidae*, класса *Magnoliopsida* и отдела *Magnoliophyta* происходят от названия рода *Magnolia*. Для таксонов высших категорий (класс, отдел и т. д.) допускается употребление давно установившихся традиционных названий с иными окончаниями. Например, классы покрытосеменных растений — двудольные — *Magnoliopsida* и однодольные — *Liliopsida* — могут называться соответственно *Dicotyledones* и *Monocotyledones*, а покрытосемянные — *Magnoliophyta*, либо *Angiospermae*. В качестве исключения допускается также использование широко укоренившихся названий 7 семейств цветковых расте-

ний. Так, пальмы с равным правом могут называться и *Arecaceae* (от *Areca*), и *Palmae*; крестоцветные — и *Brassicaceae* (от *Brassica*), и *Cruciferae*; бобовые — и *Fabaceae* (от *Faba*), и *Leguminosae*; злаки — и *Poaceae* (от *Poa*), и *Gramineae*; сложноцветные — и *Asteraceae* (от *Aster*), и *Compositae*; губоцветные — и *Lamiaceae* (от *Lamium*), и *Labiatae*; зонтичные — и *Apiaceae* (от *Apium*), и *Umbelliferae*. 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 (*Linnaeus*), DC. — Декандолля (*De Candolle*), Bge. — Бунге (*Bunge*), Kom. — В. Л. Комарова и т. п. В научных работах указание авторства таксонов обязательно, а в учебниках и популярных изданиях их обычно опускают.

Более сложна проблема номенклатуры протоктист, часть из которых традиционно изучается ботаниками, и номенклатура грибов. Существует ряд укоренившихся латинских названий как у ботаников, так и у зоологов, и известны различные предложения по унификации ботанической, микологической (грибы), зоологической номенклатур, но они небесспорны и в учебнике не обсуждаются.

МЕТОДЫ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ

Методы современной систематики определяются ее задачами. Одна из существеннейших задач — выяснение сходства и различий между таксонами. Поэтому большинство используемых методов направлено

на решение этой проблемы. На основе установленного сходства и различия создают те или иные варианты систем изучаемых таксонов, стремятся установить историческую последовательность происхождения таксонов, т. е. их филогенез.

Прямое познание филогенеза и филогении, т. е. родства таксонов, связано с непосредственным изучением ископаемых остатков.

Палеоботаника позволяет в общих чертах восстановить эволюцию отдельных растений и целых флор на протяжении истории Земли. Однако из-за неполноты и фрагментарности палеонтологической летописи мы не можем документально проследить формирование всех растительных династий, хотя эти данные крайне важны для установления и датировки появления, времени процветания и угасания таксонов высшего ранга, например классов или отделов.

Косвенное познание филогении базируется на сравнительном изучении объектов многими частными науками.

Наибольшую информацию о родстве таксонов на уровне вида и рода дает *сравнительно-морфологический метод* — основной метод систематики, основанный на данных сравнительной морфологии. Он же имеет наибольшую ценность для диагностики или определения организмов. С помощью этого метода изучают макроструктуру организмов. Он не требует сложного оборудования, что и определяет общедоступность таких исследований. Все существующие системы организмов в значительной мере базируются на данных сравнительной морфологии, а остальные методы обычно дополнительные, хотя нередко и они дают очень полезную информацию о родстве и структуре таксонов.

Сравнительно-анатомический, эмбриологический и онтогенетический методы систематики — это фактически варианты сравнительно-морфологического метода, с их помощью анализируют микроскопические структуры тканей, зародышевых мешков, особенности гаметогенеза, оплодотворения и развития зародыша, а также изучают характер последующего развития и формирования отдельных органов растений. Развитие этих методов связано с совершенствованием техники, особенно электронной просвечивающей и сканирующей микроскопии. Микроскопические исследования имеют первостепенное значение в систематике микроорганизмов, но и у более высокоорганизованных макроорганизмов они иногда позволяют выявить детали, способствующие решению вопросов филогении (родства).

Сравнительно-цитологический и кариологический методы в систематике позволяют анализировать признаки организмов на клеточном уровне, в том числе на уровне кариотипа. Важно отметить, что данные кариологии, касающиеся числа и морфологии хромосом, не только дают дополнительные диагностические признаки, но и помогают установить гибридную природу форм невысокого таксономического ранга, а кроме того, нередко позволяют успешно изучать популяционную изменчивость видов. Начиная с 60-х гг. с помощью методов молекулярной биологии стало возможным сравнительное изучение геномного сходства таксонов, получившее название *генсистематики*, или *ДНК-систематики*. Это очень перспективное направление, однако возможности генсистематики пока ограничены трудоемкостью и техническими сложностями исследований.

Палинологический метод использует данные палинологии — науки, изучающей строение оболочек спор и пыльцевых зерен растений. Существенное значение имеет разновидность палинологического метода — спорово-пыльцевой анализ (используется в палеоботанике), позволяющий датировать возраст ископаемых флор по хорошо сохраняющимся оболочкам спор и пыльцы вымерших растений.

Сравнительным изучением химического состава растений занимается *хемосистематика*. Одно из двух основных направлений хемосистематики — *серодиагностика* — связано с изучением высокомолекулярных первичных метаболитов, главным образом белков, другое — с изучением низкомолекулярных продуктов вторичного метаболизма — фенольных соединений, терпеноидов, алкалоидов и т. п. Используют в систематике растений и *экспериментальные иммунохимические методы*, определяющие родство организмов на основе сходства биологической активности их белков. С биохимией связаны многие физиологические особенности растений, такие, как морозо- или засухоустойчивость и т. д. Для сравнения этих особенностей в целях систематики используют *физиологический метод*.

Эколого-генетический метод тесно связан с опытами по культуре растений. Экспериментальное изучение растений в культуре дает возможность изучить изменчивость и подвижность признаков вне зависимости от факторов природной среды и установить границы фенотипической реакции таксона. При этом становится возможным более тонкое и глубокое изучение многих признаков, утрачиваемых растениями при химической фиксации или гербаризации материала.

Гибридологический метод систематики основан на изучении гибридизации таксонов. Изучение процессов гибридизации очень важно для решения вопросов систематики и филогении растений в силу того, что способность к образованию гибридов не только свидетельствует о близости гибридизирующих таксонов и определяет интенсивность и направленность перемещения генетической информации, но и является мощным формообразующим фактором, создающим одну из основ для формирования новых таксономических групп.

В отдельных случаях систематика растений использует и данные наук, не связанных непосредственно с разделами ботаники. Данные энтомологии, например, дают иногда возможность установить определенные расы растений, более или менее подверженные нападению некоторых вредителей. А археология, история (или даже лингвистика) помогают установить места введения в культуру и пути дальнейшего расселения некоторых важнейших сельскохозяйственных растений.

Для анализа крупных блоков информации по изменчивости отдельных групп растений довольно часто используют более или менее сложные алгоритмы, компьютерные программы. Иногда это позволяет получить наглядный иллюстративный материал или даже установить не замеченные ранее закономерности.

Почти всегда перечисленные методы систематики используются с учетом географического распространения растений. Изучение распространения растений дает очень важную информацию о формировании, истории, расселении и возможных родственных связях отдельных таксонов. *Географический метод*

позволяет анализировать распространение таксонов и возможную динамику их ареалов, а также изменчивость организмов, связанную с географически меняющимися природными факторами. Он фактически неотделим от сравнительной морфологии и поэтому часто называется *морфолого-географическим методом*. Морфолого-географический метод дает исследователям обширную информацию не только о родстве и исторических взаимоотношениях таксонов, но и об их реакции на окружающую среду.

Данные, касающиеся сходства и различий между таксонами, получаемые различными методами, при построении биологических систем должны быть соответствующим образом интерпретированы. В разных системах это осуществляют различным образом и на основе различных принципов, о которых в самом общем виде было сказано в разделе «Типы систем». В фенетических системах эволюционной историей организмов пренебрегают. При создании генеалогических систем она принимается во внимание.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для работы ботаников-систематиков служат живые растения либо их части, высушенные или фиксированные тем или иным образом. Цель фиксации — длительное сохранение образцов в доступном для изучения состоянии.

Простейший способ фиксации ботанического материала — *гербаризация*. Считается, что первым человеком, который высушивал прессы и монтировал *гербарий* на бума-

ге или картоне для длительного хранения был Лучо (Лука) Гини (1490?–1556), профессор ботаники университета Болоньи в Италии. Такая практика распространилась по Европе, и ко времени К. Линнея техника гербарного дела была хорошо известна. Многие ранние гербарии¹ были переплетены в тома подобно книгам, сопровождалась рисунками, а не хранились в виде отдельных листов.

Изобретение гербаризации позволило организовать сбор растений со всего мира, в ходе ботанических экспедиций и географических путешествий.

Первоначально это были частные коллекции, но постепенно они концентрировались в общедоступных хранилищах, также называемых гербариями, где хранились засушенные образцы растений и грибов.

Подобные хранилища ныне имеются во всех развитых странах, в том числе и в России. Сейчас в мире функционируют около 1600 крупных научных гербариев, общий объем хранящихся в них гербарных образцов оценивается в 220–230 млн. Крупнейшие гербарии мира — Петербургский, Парижский и Лондонский — располагают 5–6 млн гербарных образцов каждый. Старейшие гербарии — не только хранилища научных материалов и центры таксономических исследований, они имеют огромное культурно-историческое значение, документально фиксируя вехи освоения и изучения природы всех областей Земли. Фонды таких учреждений, подобно крупным архивам, представляют бесценное национальное достояние.

Коллекции живых растений, выращиваются в ботанических садах в открытом грунте или в оранжереях.

¹ Слово «гербарий» (herbarium) в средние века означало книгу, посвященную растениям (в старинной русской литературе «травник»).

В Европе ботанические сады стали создаваться с начала XIV в. Изучение живых растений — существенное подспорье в работе систематика.

Обширные ботанические коллекции сосредоточены также в ботанических музеях. Здесь хранятся крупные плоды, шишки, соцветия, стволы деревьев, фрагменты древесины, а также разнообразные органы растений, высушенные или помещенные в жидкие фиксаторы — спирт или формалин.

Для анатомических, эмбриологических, палинологических, цитологических и т. п. исследований необходимые образцы фиксируют с помощью специальных жидких фиксаторов достаточно сложного состава, нередко предварительно подвергнув объект процессу обезвоживания.

ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

Эволюционное учение призвано выявить 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*¹ — необратимое историческое развитие живого. Ме-

ханизмы биологической эволюции весьма сложны и сопровождаются изменением генетического состава популяций, 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*², т. е. вскрыл основной механизм эволюции, не известный или не понятный его предшественникам. В последарвиновский период в разработку эволюционного учения внесли вклад многие ученые из разных стран. Упомянем здесь В. О. Ковалевского, А. Вейсмана, Т. Моргана, А. Н. Северцова, Г. де Фриза, Н. И. Вавилова, И. И. Шмальгаузена, Т. Добжанского, С. С. Четверикова, Р. Фишера, Дж. Холдейна, Н. В. Тимофеева-Ресовского, Дж. Хаксли, Э. Майра, Дж. Симпсона и многих других.

Именно их исследования превратили эволюционное учение в *синтетическую теорию эволюции*.

Синтетическая теория эволюции сформировалась в 40-х годах нашего века. Ныне это господствующая теория биологии³.

ГЛАВНЕЙШИЕ ПОЛОЖЕНИЯ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Существеннейшая часть эволюционного учения — учение о микроэволюции и ее механизмах. *Микро-*

¹ Сам термин эволюции впервые был использован Ш. Боннэ в 1762 г. в эмбриологической работе.

² К пониманию значения естественного отбора как основного движущего механизма эволюционного процесса пришли одновременно в середине XIX в. Ч. Дарвин и Альфред Уоллес.

³ В настоящее время существуют и иные эволюционные теории. По мнению ряда специалистов, возникла необходимость в пересмотре ряда положений синтетической теории эволюции.

эволюция — это совокупность эволюционных процессов в популяциях вида, приводящих к изменению генофонда этих популяций. Конечным «итоном» 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 признаков 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 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* часто 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 являются 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, тысяч и миллионов особей. Размеры популяций подвержены постоянным колебаниям как по количеству особей, так и по характеру распределения в пространстве. Природные по-

пуляции гетерогенны, т. е. насыщены разнообразными мутациями. Стойкое изменение генотипического состава 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 и 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 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, доказательна 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,

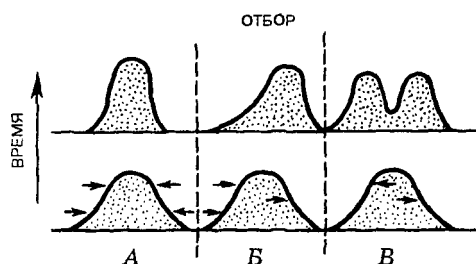


Рис. 144. Схема действия стабилизирующего (А), движущего (Б) и дизруптивного (В) отбора

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 отклоняющиеся в ту или иную сторону от сложившейся нормы. Устойчивость размеров 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 размерами, 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. 144).

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)

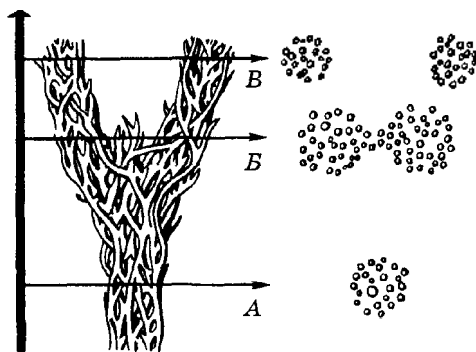


Рис. 145. Схема видообразования путем дивергенции

Каждая отдельная веточка представляет популяцию. А — уровень исходного единого вида; Б — момент незавершенного разделения видов; В — два новых вида

к данной среде. Иначе говоря, основной результат действия естественного отбора в плане совершенствования фенотипа — возникновение *адаптаций*. Под адаптацией понимается гармония отдельных организмов, популяций, 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. 145).

ВИД — ОСНОВНОЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Проблема вида в биологии считается одной из сложнейших. Само понятие вида закрепилось в биологии после работ Д. Рея (конец XVII в.). Современные представления о виде сложились лишь в 20-е гг. XX в. благодаря работам генетиков школы Н. И. Вавилова в СССР и Дж. Клаузе-на 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. Определения, которые предлагались различными учеными, относятся прежде всего к организмам, для которых характерен половой процесс. Однако прокариоты полового процесса не имеют, и их вид, очевидно, принципиально иной. Имеется ли

биологический вид у вирусов вообще, является загадкой.

Обычно под биологическим видом понимают совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодового потомства, населяющих определенный ареал, обладающих рядом общих морфофизиологических признаков и типов взаимоотношений с абиотической и биотической средой и отделенных от других таких же совокупностей особей 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 (см. выше о процессе видообразования).

Биологический вид — основная структурная единица в системе живых организмов, обладающих половым процессом, 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.

Формирование вида осуществляется на основе микроэволюционных процессов, процессы, ведущие к формированию таксонов выше уровня вида, относят к макроэволюционным.

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНЕЗ

Эволюционные процессы, осуществляющиеся на надвидовом уровне, получили название *макроэволюции*. В результате макроэволюции формируются таксоны выше ранга вида. Существуют два суждения относительно связи макро- и микроэволюционных процессов. Согласно одной из версий, макроэволюция в целом определяется микроэволюционными процессами, согласно другой — макроэволюционные процессы не сводимы к микроэволюционным. Макроэволюция реализуется в двух до известной степени независимых процессах: филогенезе и семофилезе. Под *филогенезом* чаще всего понимают процесс исторического развития и становления таксонов выше ранга вида, под *семофилезом* — эволюцию признаков¹. 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, возникают дивергентно. Разные роды в процессе дивергенции могут дать начало новому семейству.

Параллелизм — это процесс филетического развития в сходном направлении двух или нескольких гене-

тически 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 выше уровня вида из двух различных, по-видимому, невозможно. Что касается семофилеза (т. е. эволюции признаков), то этот процесс может осуществляться как в форме постепенной трансформации одного признака в другой (в историческом аспекте), так и в формах дивергенции, параллелизма и конвергенции.

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 котором все филетические (родственные) линии развития характеризуются адаптациями одного и того же уровня (идеоадаптации). 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 результатов аллогенеза могут служить многочисленные таксоны покрытосемянных.

Помимо обычных идеоадаптаций, в отдельных линиях развития относительно редко появляются принципиально новые, иного масштаба приобретения, называемые *ароморфозами*. Ароморфозы позволяют группе вступать на путь арогенеза с

¹ Существует также понятие голофилеза — эволюции организма как целого.

выходом в другую адаптивную зону. Пример ароморфозов — возникновение органов и тканей у растений, особенно покровной и проводящей, позволившее им переселиться на сушу и завоевать ее.

Примерами еще более крупных арогенетических событий в истории жизни являются: появление полового процесса, формирование эукариотической клетки, образование костного скелета у животных и т. п.

Глава 8

НЕКЛЕТОЧНЫЕ — NONCELLULATA И ДОЯДЕРНЫЕ (ПРЕДЪЯДЕРНЫЕ) ОРГАНИЗМЫ — PROCARYOTA

ИМПЕРИЯ НЕКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ — NONCELLULATA

Включает единственное царство вирусы — *Virae*.

Тело не имеет клеточного строения. Присутствуют либо ДНК, либо РНК — нуклеиновые кислоты, рибосомы отсутствуют. К самостоятельному синтезу ферментов и обмену веществ не способны.

Существование вирусов было впервые установлено Д. И. Ивановским в 1892 г. при изучении мозаичной болезни табака. В 1899 г. М. Бейеринк ввел термин вирус. Сейчас описано около 500 вирусов, поражающих все группы клеточных организмов. В частности, вирусы, поражающие бактерии, получили название бактериофагов. Вирусы существуют в двух формах: покоящейся, или внеклеточной, и репродуцирующейся, или внутриклеточной. Вирус может воспроизводиться только в клетке-хозяине, используя для этого ее ферментные системы. Все вирусы условно разделяют на простые и сложные. Простые состоят из какой-либо нуклеиновой кислоты и белковой оболочки — капсида, сложные — помимо белков капсида и нуклеиновой кислоты, могут содержать ли-

попротеидную мембрану, углеводы и неструктурные белки — ферменты. Обычные размеры покоящихся вирусов 15–350 нм, поэтому большинство из них видимы лишь в электронный микроскоп.

Форма вирусов различна: иногда они палочковидные, или пулевидные, но чаще капсид напоминает многогранник с 20 гранями. В вирусах присутствует всегда один тип нуклеиновой кислоты — либо ДНК, либо РНК (так называемые ретровирусы). Все активные процессы у вирусов протекают в клетках-хозяевах. При взаимодействии вируса и клетки в ней, как правило, происходят различные патологические процессы. По способу репродукции вирусы являются внутриклеточными паразитами.

О происхождении вирусов существует множество гипотез. Основные из них: вирусы возникли из микроорганизмов в результате их паразитической дегенерации; вирусы возникли из органоидов клеток; вирусы — часть генома нормальных клеток. Однако возможно, что различные вирусы возникли независимыми путями и время их возникновения датируется 3 млрд лет назад. Хотя вполне вероятно, что новые типы вирусов

образуются и в настоящее время из геномов бактерий и эукариот.

Существует значительное число болезней человека, растений и животных вызываемых вирусами. В частности, столь известные болезни, как корь, оспа, грипп, инфекционный гепатит и СПИД, связаны с вирусами. Вирусы вызывают некоторые формы рака у человека и животных.

Помимо вирусов, известны и еще более мелкие патогенные частицы. Они много меньше самых маленьких вирусных геномов и лишены белковой оболочки. Эти частицы получили название *вирионов*.

ИМПЕРИЯ КЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ — CELLULATA

Тело имеет клеточное строение. В клетке обязательно присутствуют оба типа нуклеиновых кислот — ДНК и РНК, есть рибосомы. Клетки способны к самостоятельному размножению. Самостоятельно синтезируют ферменты. Имеется обмен веществ.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей рибосомальных РНК (рРНК), которые иногда называют биологическими хронометрами и внутренними ископаемыми, поскольку они удивительно консервативны, позволил в течение двух последних десятилетий сформулировать концепцию трех главных стволов органического мира¹: архебактерий, эубактерий и эукариот. Данные анализа рРНК в сочетании с особенностями строения клеточной стенки и дополненные особенностями питания, обмена веществ и физиологии позволили предложить ряд естественных (вряд ли пока речь может идти о филогене-

тических) систем основных групп организмов. Об этом подробно говорится в большой сводке О. Г. Кусакина и А. Л. Дроздова (1998). Естественно, воспроизведение полностью той или иной схемы в учебнике вряд ли оправдано, поэтому здесь предложен сокращенный и адаптированный вариант системы живого, который позволит, с одной стороны, охарактеризовать современные представления о многообразии органического мира, с другой — явится основой для дальнейшего пополнения знаний с учетом новейших достижений науки.

Один из первооткрывателей уникальности архебактерий Ч. Вуз, обобщая молекулярно-генетические исследования современных организмов, предложил систему трех самостоятельных доменов (*domain* (англ.) — область, владение). Это домены: *Eucarya* — эукариа (от *греч.* *eui* — хороший, истинный и *karyon* — ядро, орех), *Bacteria* — бактерии (от *греч.* *malenkie palochki*) и *Archaea* — археи (от *греч.* *archeos* — древний, примитивный). Каждый из доменов, в свою очередь, может состоять из нескольких царств.

Указывая на возможность такого подхода, мы все же сочли целесообразным сохранить ранг подимперий (соответствует надцарствам в ряде систем) и переходим к рассмотрению первой из них — подимперии доядерных организмов.

ПОДИМПЕРИЯ ДОЯДЕРНЫЕ (ПРЕДЪЯДЕРНЫЕ) ОРГАНИЗМЫ, ИЛИ ПРОКАРИОТЫ — PROCARYOTA

Прокариоты, а их основные отличия от эукариот были установлены еще в 1925 г. французским биологом

¹ Разумеется, речь идет лишь о клеточных организмах, объединяемых в империю *Cellulata*.

Э. Шаттоном, — сборный таксон, объединяющий две главные линии эволюции архебактерий и эубактерий. Они независимы друг от друга, но их характеризует определенный и сходный уровень организации клетки.

К подимперии доядерных, или прокариот, относятся исключительно микроскопические организмы, в клетках которых нет ограниченного мембраной ядра.

Многие фундаментальные различия между прокариотическими и эукариотическими клетками выявились только после появления электронного микроскопа. Внешние детали прокариотических клеток хорошо различимы в сканирующий микроскоп.

Прокариоты — одноклеточные или колониальные организмы. Лишь наиболее сложные формы образуют нитчатые многоклеточные слоевища или мицелии, с «плодовыми телами». Морфологически оформленного ядра нет. Аналогом ядра у прокариот является структура, состоящая из ДНК, белков и РНК, получившая название *генофора*. Структурная система наследственности прокариот закреплена на клеточной мембране и соответствует примитивной кольцевой хромосоме. Кольцевая хромосома прокариотической клетки длиной около 1 мм — это одна гигантская молекула ДНК, состоящая приблизительно из 5 млн пар нуклеотидов. В клетке она компактно «упакована» и занимает пространство менее 1 мкм в поперечнике. Для сравнения заметим, что в клетках человека ДНК собрана в 46 линейных хромосомах, каждая из которых содержит молекулу ДНК длиной около 4 см, а полное число пар нуклеотидов в ней около 3 млрд. При удвоении генофора его две копии расходятся, увлекаемые растущей клеточ-

ной мембраной. Митоз и мейоз у прокариот отсутствуют.

В отличие от эукариот типичный половой процесс у прокариот неизвестен, поэтому виды прокариот не сопоставимы с видами эукариот — у первых отсутствует критерий скрещиваемости. Основной способ размножения бактерий — бесполой. Клетка при этом увеличивается в размерах и делится надвое. Отсюда довольно известный термин *дробянки*. Лишь иногда у прокариот встречаются парасексуальные процессы. Делению предшествует удвоение (репликация) нити ДНК генофора. Существуют также почкующиеся формы бактерий, при размножении которых формируются дочерние клетки (почки) меньшего размера, чем материнская.

Прокариоты лишены хлоропластов, митохондрий, аппарата Гольджи, центриолей, имеющих у большей части эукариот. Клетки многих прокариот снабжены простыми по строению жгутиками, состоящими из белка флагеллина. Эти жгутики резко отличаются от ундулоподиев эукариотических клеток, напоминая одну из микротрубочек ундулоподиев. Рибосомы прокариот меньше рибосом эукариот и отличаются особенностями белков. Сами прокариотические клетки на порядок меньше эукариотических, обычно их размеры не превышают 10 мкм.

У клеток прокариот отсутствует внутриклеточное движение, в частности циклоз. Им не присущи фагоцитоз (т. е. захват твердых частиц) и пиноцитоз (захват и поглощение жидкости), свойственные клеткам грибов и животных. Подвижные формы в основном передвигаются с помощью жгутиков. Жгутик как бы ввинчивается в среду, вследствие чего клетка продвигается вперед.

Прокариоты резко отличаются от эукариот особенностями метаболизма. Окислительные процессы у многих из них ограничены разнообразными типами брожения. Процессы дыхания отличны от дыхательных процессов у эукариот. Фотосинтез, если он есть, связан с клеточными мембранами, а не с пластидами. Часть прокариот способна образовывать внутри клетки так называемые эндоспores. С их помощью орга-

низм способен переживать неблагоприятные условия внешней среды, но они не предназначены для размножения. Подобного типа споры у эукариот неизвестны. Многие прокариоты способны к фиксации атмосферного азота, процесса неизвестного у эукариот. По отношению к кислороду все многообразие прокариот подразделяется на три основные группы: аэробы, факультативные анаэробы и облигатные (строгие)

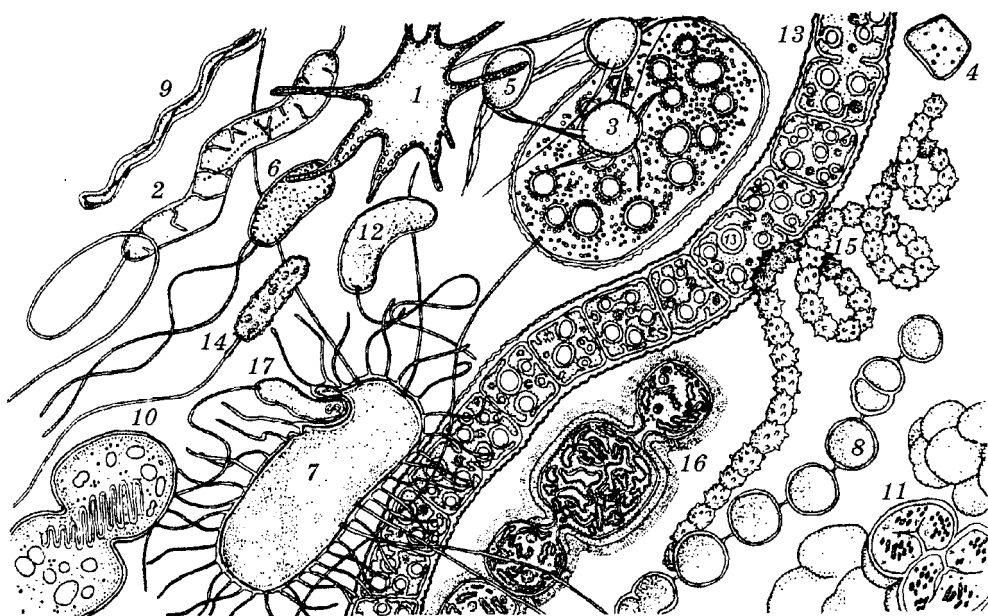


Рис. 146. Зверинец в миниатюре (по: Canby, 1993)

Схема отражает великое разнообразие жизненных форм бактерий, адаптированных к обитанию почти во всех экологических нишах. Одни из них, подобно *Ancalochloris* (1), *Aquaspirillum* (2) и *Chromatium* (3), живут в воде, при этом *Aquaspirillum* может использовать цепочки намагнитченных частиц для поиска осадков, богатых питательными веществами; *Haloarcula* (4) распространены в засоленных бодотах; *Pyrodictium* (5) предпочитает горячие места; *Rhizobium* (6) поселяется в корешках растений и продуцирует азот в доступной для тканей хозяина форме; бактерии типа *Escherichia* (7), *Streptococcus* (8) и *Treponema* (9) вызывают различные заболевания у человека. Потребности обмена веществ могут объединять несовместимые виды: аэробного потребителя метана *Methylococcus* (10) привлекает *Methanosarcina* (11) (анаэробный продуцент метана); *Desulfovibrio* (12) (продуцент сероводорода) — *Ancalochloris* (1), *Beggiatoa* (13) и *Chromatium* (3), которым необходим сероводород; другая группа бактерий, потребляющих сероводород, — *Thiobacillus* (14), используется для экстракции металлов из руды; *Streptomyces* (15) выделяют антибиотики; *Anabaena* (16) продуцируют кислород из воды в процессе фотосинтеза, тогда как *Bdellovibrio* (17) нападают на многие другие бактерии

анаэробы, для которых кислород — яд. Разнообразие морфологических форм прокариот крайне велико (рис. 146).

Прокариоты — по-видимому, первые организмы, появившиеся на Земле. Древнейшие остатки прокариот обнаружены в докембрийских отложениях Западной Австралии и Южной Африки, имеющих возраст примерно 3,5 млрд лет. Однако остатки органического углерода, возможно свидетельствующие о существовании каких-то древних форм живого, найдены и в более древних отложениях.

Как возникли прокариоты, пока неясно. По-видимому, существовали предковые клеточные организмы — предшественники прокариот, получившие название прогенотов или зобионтов, но об их природе ничего достоверно неизвестно. Роль отдельных групп прокариот в эволюции биосферы на протяжении истории Земли огромна. Наблюдения над современными осадочными породами показывают, что бактериальная активность приводит к накоплению карбонатов, железных руд, сульфидов, кремней, фосфоритов, бокситов. Сейчас бактерии ежедневно перерабатывают примерно 5 млн т сульфатов, производя около 1,5 млн т сероводорода.

Изменение состава атмосферы и появление в ней значительных количеств свободного кислорода определяются фотосинтетической активностью цианобактерий. Сам процесс фотосинтеза возник, очевидно, около 3,3 млрд лет назад. С жизнедеятельностью бактерий 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 (около 1,5 млрд лет назад). Согласно иному взгляду, эукариоты произошли путем нескольких последовательных эндосимбиозов прокариотических клеток различных типов.

ЦАРСТВО АРХЕБАКТЕРИИ — ARCHAEBACTERIA, ИЛИ ARCHAEBACTERIOBIOTA

Отдельные представители этого подцарства были известны давно, но часть их, обладающая некоторыми поразительными биологическими особенностями, в частности огромной термоустойчивостью, была открыта сравнительно недавно. Возможно, это древнейшие из ныне живущих организмов. Всего известно свыше 45 видов археобактерий, различающихся по типу обмена веществ, физиологическим и экологическим особенностям (рис. 147).

Археобактерии резко отличаются по ряду физиологических и биохимических особенностей от эубактерий. Их клеточная стенка (ее нет у термоплазм) содержит кислые полисахариды, белки и псевдомуреин¹, но пептидогликаны, муреиновая кислота и муреин всегда отсутствуют. Липидопротеидные мембраны однослойные в отличие от двуслойных мембран эубактерий и эукариот, ДНК-зависимая РНК-полимераза состоит из 9–12 субъединиц, а не из 4–8, как у эубактерий. Археобактерии существенно отличаются от всех

¹ Псевдомуреин относится, как и муреин, к гликолепотидам, но отличается заменой в сахаридной цепи муравовой кислоты на талозоминуровую, а в лептидных мостиках встречаются только L-аминокислоты.

прочих организмов по составу и последовательности нуклеотидов рибосомных и транспортных РНК. Однако по общей морфологии клеток и по их размерам архебактерии принципиально не отличаются от эубактерий. Организация клеток типично прокариотическая.

Среди архебактерий есть аэробы и анаэробы, хемогетеротрофы и хемоавтотрофы, нейтрофилы, т. е. организмы, предпочитающие нейтральную среду, и ацидофилы (размножающиеся в кислой среде). Некоторые из них способны фиксировать атмосферный азот.

Галофилы — архебактерии, обитающие в крайне засолённой среде (15–30 % NaCl) с температурным оптимумом 40–50 °С. При помещении в пресную воду они подвергаются осмотическому шоку.

Среди архебактерий известны метанобразующие бактерии. Им свойствен энергетический процесс, в результате которого образуется метан. Эти архебактерии восстанавливают углекислый газ до метана молекулярным водородом. Весь метан биогенного происхождения на Земле производит только эта группа прокариот (ежегодно 5–10 × 10⁸ т). Метанобразующие архебактерии существуют в строго анаэробных условиях: в затопляемых почвах, болотах, иле водоемов, очистных сооружениях, рубце жвачных. Их можно использовать для получения биогаза из различных органических отходов, что уже широко практикуется в Китае.

К архебактериям относятся некоторые сероокисляющие и серовосстанавливающие бактерии. Образование месторождений серы часто связано с их деятельностью.

О происхождении архебактерий существуют различные мнения. Ряд

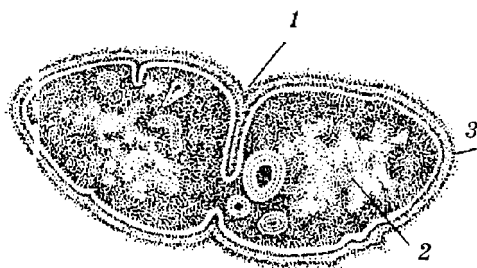


Рис. 147. Схема строения архебактерии (*Methanobacterium ruminantium*):

1 — борозда деления, 2 — нуклеоид, 3 — клеточная стенка

специалистов полагает, что это сравнительно недавние «отпочкования», приобретшие в силу высокой пластичности генома способность быстро и эффективно приспосабливаться к экстремальным экологическим условиям.

Однако имеется много доводов и в пользу того, что архебактерии — древнейшие обитатели Земли, чей возраст не менее 3,5 млрд лет.

ЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ БАКТЕРИИ — BACTERIA, ИЛИ ЭУБАКТЕРИИ — EUBACTERIA, ИЛИ EUBACTERIOBIOTA

Подобно всем прокариотам настоящие бактерии (далее нередко просто бактерии) микроскопически малы, но их скопления (колонии) нередко видны невооруженным глазом. В отличие от архебактерий все настоящие бактерии имеют двухслойные липопротеидные мембраны и гликопептид муреин в качестве основного структурного компонента клеточной стенки. По форме и особенностям объединения клеток различают несколько морфологических групп настоящих бактерий: шарообразные кокки; 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, — бактерии вытянутой формы; дугообразно изогнутые вибрионы; спириллы — бактерии вытянутой, штопорообразно извитой формы и т. д. Бактерии нередко имеют разного рода жгутики и разного типа фимбрии (рис. 146).

Жгутики бактерий (если имеют) напоминают ундулоподии эукариот лишь внешне. Они не окружены плазмалеммой и состоят из одной гигантской молекулы белка флагеллина, которая выходит из «муфты» в клеточной оболочке и связана со сложным вращающим механизмом. Жгутики бактерий часто спиралевидно свернуты, совершают вращательные движения в отличие от ундулоподиев, чьи движения волнообразны. Направление движений бактерий определяется в значительной мере увеличением концентрации пищи или кислорода (для аэробов). С другой стороны, существует ряд веществ — «репеллентов», «отпугивающих» бактерии.

Некоторые бактерии перемещаются по типу реактивного снаряда, выбрасывая слизь. Активно движущиеся бактерии, передвигаются довольно быстро: за одну секунду они могут преодолеть расстояние примерно равное 20 диаметрам своей клетки.

Фимбрии — нитевидные или трубчатые придатки, расположенные на полюсах, латерально (по бокам) или по всей поверхности жгутиковых и безжгутиковых клеток некоторых

эубактерий. Фимбрии отличаются от жгутиков прямой, слабоизогнутой, но не спиралевидной формой. Отличаются они и по химическому составу. Функции фимбрий разнятся между собой и морфологически различны. Часть из них способствует прикреплению клеток к почвенным частицам, органическим остаткам и другим поверхностям. Особые фимбрии, так называемые пили, состоящие из белка пилина, при конъюгации бактерий участвуют в передаче ДНК.

Клеточная стенка многих бактерий сверху окружена слоем полисахаридной слизи, образующей капсулу. Эта слизь иногда находит применение в практической деятельности человека.

С помощью способа окраски анилиновыми красителями, впервые предложенного в 1884 г. К. Грамом, все бактерии могут быть разделены на две группы — грамположительные и граммотрицательные, т. е. способные и неспособные окрашиваться. Это связано с различными особенностями структуры и химизма клеточной стенки. Окраску по Граму, помимо целей классификации, используют для идентификации бактерий, что особенно важно при определении патогенных микроорганизмов¹.

В цитоплазме бактерий иногда заметны включения запасных питательных веществ. Это могут быть крахмал или гликоген, но чаще волютин — вещество, включающее остатки фосфорной кислоты. Часть бактерий способна образовывать толсто-стенные эндоспоры. Генетическая рекомбинация у бактерий происходит в результате переноса участка молекулы ДНК от одной бактериаль-

¹ Для этих целей в мировой и отечественной практике используется «Определитель бактерий Берджи». На русском языке последнее его издание вышло в 1997 г.

ной клетки к другой. Почти все бактерии наряду с большими кольцевыми молекулами ДНК имеют небольшие кольцевые ДНК — плазмиды. Обмен плазмидами легко осуществляется в ходе конъюгации бактериальных клеток, что также способствует передаче от одного штамма к другому некоторых наследственных признаков. Мутации — еще более важный источник изменчивости бактерий, чем генетическая рекомбинация.

Кроме того, известны случаи слияния (копуляции) бактерий, что следует отнести к парасексуальным процессам. Что же касается собственно полового процесса, то, как сказано выше, он неизвестен, и основной способ размножения бактерий бесполой.

Для получения энергии бактерии используют как различные органические и неорганические соединения, так и солнечный свет. Большинство бактерий гетеротрофны: питаются как *сапротрофы* (это обитатели гниющего органического материала), паразиты или иногда симбионты и в подавляющей массе являются деструкторами. Автотрофные бактерии частично способны к *хемосинтезу*, т. е. усваивают CO_2 за счет окисления неорганических соединений. Этот процесс был открыт в 1887 г. С. Н. Виноградским. Хемосинтезирующим бактериям принадлежит исключительно важная роль в круговороте (биогеохимические циклы) химических элементов в биосфере. Многие важнейшие реакции круговорота веществ, например нитрификация, денитрификация, азотфиксация, осуществляют лишь прокариоты.

Помимо *хемотрофов*, среди бактерий существуют и две группы настоящих *фототрофов*. Сравнительно небольшая часть фототрофов-про-

кариот содержит в клетках особый пигмент, родственный, но не идентичный хлорофиллу и называемый бактериохлорофиллом. Представители этой группы прокариот способны к фотосинтезу без выделения кислорода (аноксигенный тип фотосинтеза), поскольку у них отсутствует фотосистема II, чем они резко отличаются от оксифотобактерий.

Для ассимиляции CO_2 анаоксигенные фототрофы в качестве доноров электронов используют серу, сероводород, тиосульфат и т. д.

По отношению к кислороду бактерии делятся на аэробы (способные существовать лишь в кислородной среде) и анаэробы (обязательное отсутствие кислорода). Впрочем, известны и факультативные анаэробы, живущие как в бескислородной, так и в кислородсодержащей среде.

Бактерии приспособились к самым разным условиям обитания, и многие из них относятся к организмам-космополитам: некоторые виды можно встретить почти повсеместно.

Роль бактерий в жизни человека огромна. 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. Используют бактерии и в генетической инженерии. Обогащение почв соединениями азота и создание бактериальных удобрений невозможны без участия азотфиксирующих бактерий, преимущественно из сборного рода *ризобиум* (*Rhizobium*), образующих клубеньки на корнях бобовых растений. Разнообразное применение на-

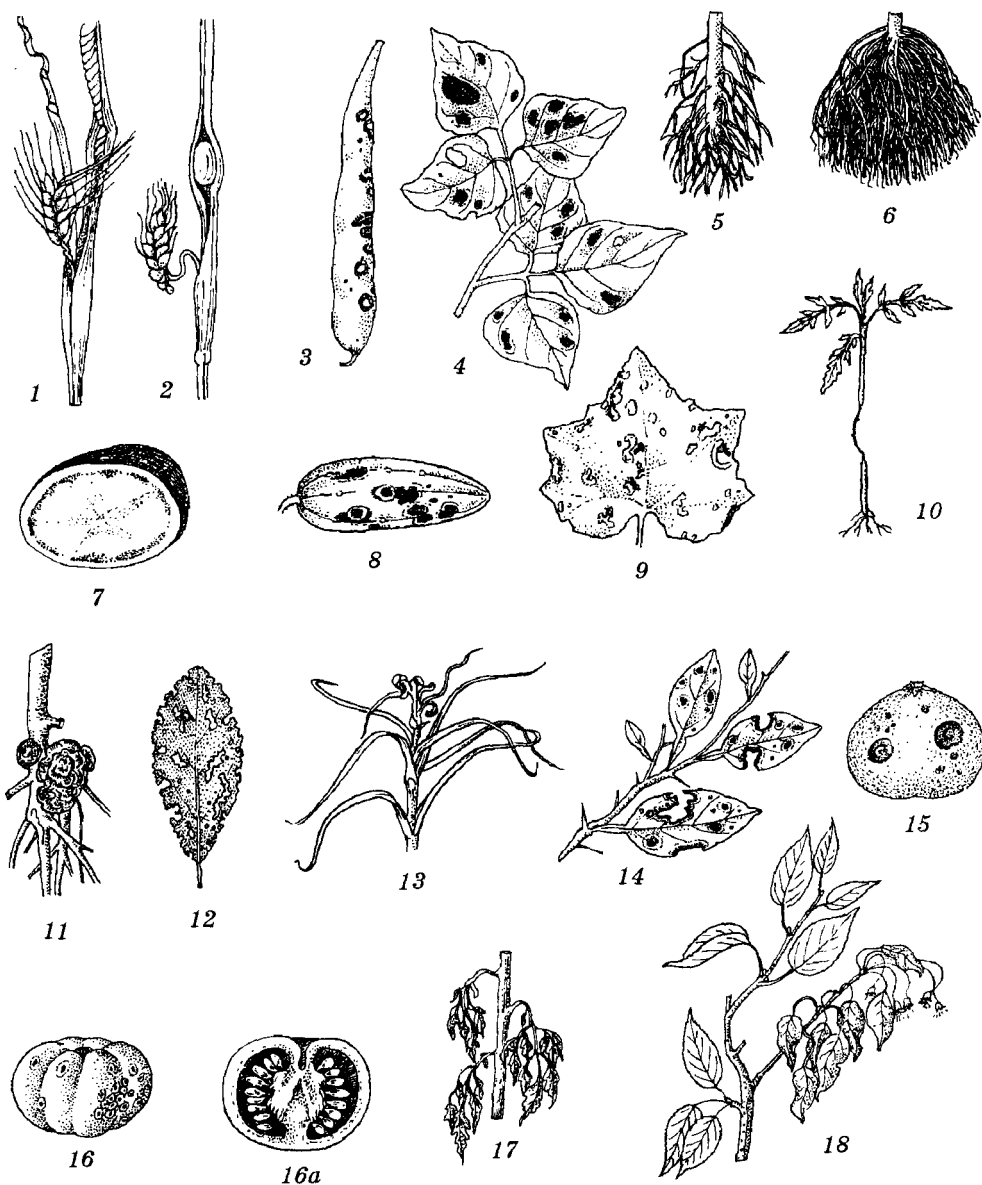


Рис. 148. Бактериозы растений:

1, 2 — бактериоз (желтый слизистый) пшеницы, 3, 4 — бурый бактериоз фасоли, 5, 6 — волосатый, или косматый, корень плодовых деревьев, 7 — кольцевая гниль клубней картофеля, 8, 9 — бактериоз огурцов, 10 — черная ножка томатов, 11, 12 — бактериоз косточковых пород: 11 — корневой рак (опухоль на корнях) сливы, 12 — бактериальная пятнистость (дырчатость) листьев сливы, 13 — бактериальное увядание (вилт) газодики, 14, 15 — рак citrusовых: 14 — пораженная ветка апельсина, 15 — пораженные бактериальным ожогом плоды мандарина, 16, 17 — бактериальный рак томатов: 16, 16a — большой плод и его поперечный разрез, 17 — увядание (вилт) томата (фрагмент побега), 18 — бактериальный ожог плодовых деревьев (груша)

ходят полисахариды, образующие слизистую капсулу бактерий.

Велика и отрицательная роль бактерий. Различные виды бактерий вызывают порчу пищевых продуктов. Наиболее опасны патогенные бактерии — источник различных инфекционных заболеваний человека и животных. Поражают бактерии и растения (рис. 148), хотя относительно реже, чем животных, очевидно, в силу кислой реакции среды растительных тканей.

Обратимся к классификации прокариот-эубактерий. Здесь широко используется окраска клеточной стенки по Граму.

Грамположительные и грамотрицательные микроорганизмы иногда рассматривают как самостоятельные отделы, особые царства и даже надцарства, тем более что в строении их стенки имеются важные структурные различия, позволяющие разную систематическую интерпретацию. Однако существует и иной подход, согласно которому эти группы фигурируют без определения точного систематического ранга. Именно так мы поступили в данном учебнике.

Грамотрицательные микроорганизмы

Эти организмы не образуют эндоспор и не дают положительной реакции на окраску по Граму.

ПОДЦАРСТВО ОКСИФОТОБАКТЕРИИ — ОХУРНОТОВАСТЕРΙΑ, ОХУРНОТОВАСТЕРИОВИОНТА

Подцарство объединяет 2 таксона, рассматриваемые в качестве самостоятельных отделов: цианобактерии и хлороксибактерии. Цианобак-

терии (*Cyanobacteria*), нередко по старой ботанической традиции называемые синезелеными водорослями, распространены очень широко. Считается, что существует около 2000 видов цианобактерий. Это очень древние организмы, возникшие свыше 3 млрд лет назад. Обильные скопления остатков цианобактерий встречаются в окаменелых строматолитах протерозоя. Предполагается, что изменения в составе атмосферы архея и обогащение ее кислородом связаны с фотосинтетической активностью цианобактерий.

Клетки цианобактерий округлые, эллиптические, цилиндрические, бочковидные или иной формы, могут оставаться одиночными, объединяться в колонии или образовывать многоклеточные нити (рис. 149). Часто они выделяют слизь в виде толстого чехла, окруженного у некоторых форм плотной оболочкой. У других форм нити ветвятся и местами образуют многоядерные слоевища. У нитчатых форм цианобактерий, помимо обычных клеток, есть более крупные клетки с утолщенными стенками — гетероцисты. Гетероцисты способны фиксировать азот и снабжать азотистыми веществами прочие клетки нити. Жгутиков цианобактерии никогда не имеют. Размножаются они обычно путем деления клетки надвое. Полового процесса, как и у прочих прокариот, у них нет. Устойчивые к неблагоприятным условиям среды клетки с плотной оболочкой называют акинетами.

Клетки цианобактерий характеризуются довольно толстыми стенками. Клеточная оболочка содержит некоторое количество целлюлозы, но главные ее компоненты — иные полисахариды и пектиновые вещества. Клеточная стенка содержит также некоторое количество муреи-

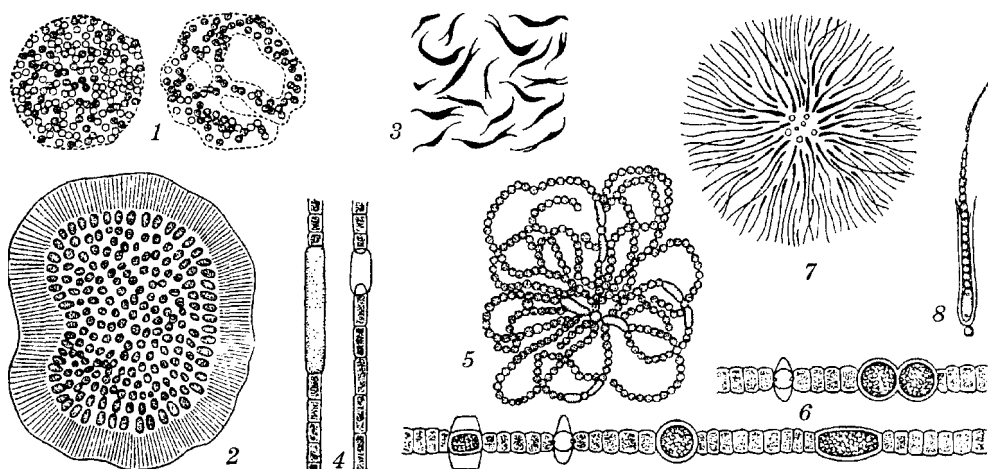


Рис. 149. Планктонные оксифотобактерии с газовыми вакуолями в клетках, вызывающие «цветение» воды:

1 — две колонии микроцистиса (*Microcystis aeruginosa*), образовавшие бесструктурной слякку, 2 — колония веронихинии (*Woronichinia naegelianii*) со штриховатой наружной слизью, 3, 4 — афанизоменон (*Aphanizomenon flos-aquae*) (3 — чешуйки из нитей в натуральную величину, 4 — участки нитей при большем увеличении), 5 — собранные в клубочек нити анабены (*Anabaena lemmermannii*), 6 — плавающие отдельные нити анабены (*Anabaena lemmermannii*), 7, 8 — колония и отдельная нить глеотрихии (*Gloeotrichia echinulata*) при разных увеличениях. Газовые вакуоли под микроскопом кажутся черными

на. 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. 150).

Состав пигментов цианобактерий отличается от состава пигментов других автотрофных организмов. У них найден хлорофилл а, несколько каротинов и ксантофиллов, а также особая группа пигментов, известная, кроме цианобактерий, только у багряннок, — фикобилины в виде фикобилипротеидов. Пигменты встроены в мембраны цитоплазмы. 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 и поэтому способен к аэробному фотосинтезу с выделением кислорода, т. е. донором электронов является вода.

Продукты фотосинтеза могут накапливаться, хотя и в небольших количествах. Чаще всего это гликопротеид, похожий по химическому составу на гликоген. Большинство цианобактерий, будучи автотрофными организмами, способны синтезировать все вещества клетки за счет энергии света. Однако они способны и к смешанному типу питания.

Диапазон условий, в которых способны обитать цианобактерии, чрезвычайно широк, но основная масса видов населяет пресноводные бассейны, и лишь немногие виды живут в морях. Цианобактерии часто вызывают цветение воды в водоемах, что отрицательно сказывается на жизни

их обитателей. На суше цианобактерии живут в почве, образуют налеты на камнях и коре деревьев.

Человек разводит цианобактерии рода анабена (*Anabaena*) на рисовых полях в тропиках с целью обогащения почвы соединениями азота. Благодаря азотфиксирующим свойствам этой цианобактерии, обитающей в полостях листьев водного папоротника азоллы, рис может довольно долго расти на одном и том же участке без применения удобрений.

Ко второму отделу подцарства оксифотобактерий — хлороксибактериям — относятся открытые в начале 70-х годов прокариотические

организмы (несколько видов), объединяемые в род прохлорон (*Prochloron*). Происхождение хлороксибактерий пока неясно. Они замечательны тем, что набор фотосинтезирующих пигментов у них сходен с набором пигментов зеленых водорослей и растений. Виды рода прохлорон обитают в основном в симбиозе с асцидиями — колониальными морскими животными, населяющими прибрежные зоны преимущественно тропических и субтропических морей, но недавно найдены и свободноживущие планктонные хлороксибактерии в северной части Атлантического и Тихого океанов.

ПОДЦАРСТВО АНОКСИФОТОБАКТЕРИИ — ANOXYPHOTOBACTERIA, ANOXYPHOTOBACTERIOBIONTA

В отличие от цианобактерий аноксифотобактерии не способны выделять кислород в процессе фотосинтеза. В качестве пигментов известны несколько типов бактериохлорофиллов и каротиноиды. Пигменты локализованы в мембранах вогнутых (инвагинированных) внутрь клетки.

К этому подцарству относятся отделы пурпурных бактерий, а также хлоробиобактерии (рис. 151).

Фотосинтез обычно осуществляется в анаэробных условиях в присутствии простых органических соединений, которые используются как доноры водорода и (или) источники углерода. В частности, в качестве донора электронов пурпурные бактерии могут использовать элементарную серу, молекулярный водород и соединения серы.

Обитают представители пурпурных бактерий и хлоробиобактерий в анаэробных условиях водоемов, как пресноводных, так и соленых.

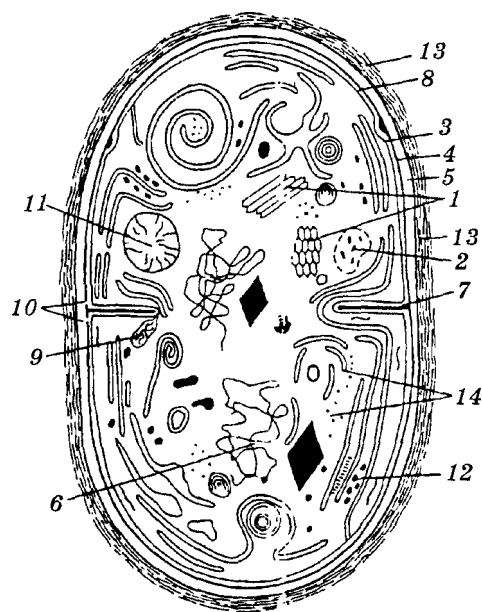


Рис. 150. Схема строения клетки цианобактерий:

1 — газовая вакуоль, 2 — вакуоль, 3-5 — слои клеточной стенки, 6 — нуклеоид, 7 — перегородка клетки, 8 — плазматическая мембрана, 9 — плазмаломасома, 10 — поры в клеточной стенке, 11 — цианофациновые гранулы, 12 — фикобилизомы, 13 — чехол клетки, 14 — рибосомы

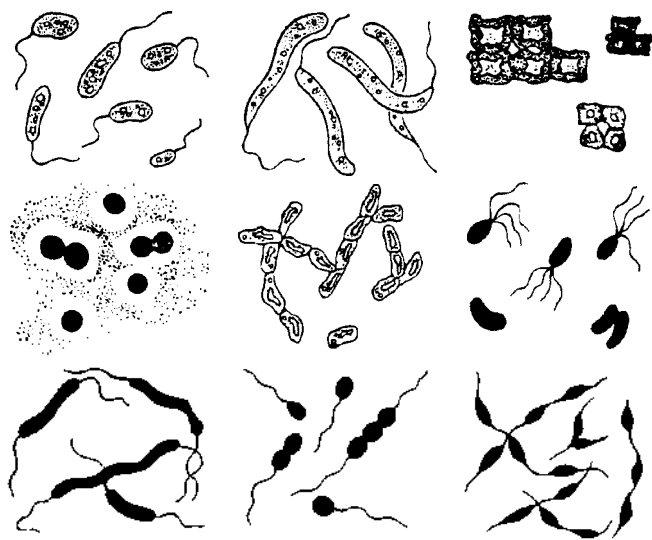


Рис. 151. Морфология разных представителей пурпурных и зеленых серобактерий

**ПОДЦАРСТВО
СКОТОБАКТЕРИИ —
SCOTOBACTERIA,
SCOTOBACTERIOBIONTA**

Подцарство объединяет разнообразные группы хемо- и автотрофных грамотрицательных прокариот. Как правило, эти таксоны не изучаются в курсах ботаники. Они — предмет исследования микробиологов, бактериологов и иногда генетиков.

Наиболее известны среди скотобактерий — хемоавтотрофные бактерии, способные использовать в качестве доноров электронов неорганические соединения серы, азота, аммиака и железа.

К этому подцарству также относятся серовосстанавливающие бактерии, восстанавливающие серу до сероводорода; азотфиксирующие бактерии, способные фиксировать атмосферный молекулярный азот, используя для этого ферменты нитрогеназного комплекса, а также эн-

теробактерии, бактериоиды, риккетсии, хламидиобактерии и некоторые другие группы микроорганизмов.

**ПОДЦАРСТВО СПИРОХЕТЫ,
ИЛИ СПИРОХЕТОБАКТЕРИИ —
SPIROCHAETAE,
SPIROCHAETOBACTERIA,
SPIROCHAETOBACTERIOBIONTA**

Клетки этих уникальных грамотрицательных бактерий представляют собой гибкий спирально закрученный протоплазматический цилиндр, окруженный снаружи плазматической мембраной и клеточной стенкой. Вокруг спирального цилиндра, между мембраной и клеточной стенкой, закручена особая органелла — периплазматический жгутик, или аксостиль. Благодаря аксостилью спирохеты способны передвигаться в жидкой среде, вращаясь вокруг оси, змеевидно изгибаясь или двигаясь штопорообразно. Один из видов, относящихся к этому подцарству, — известный возбудитель сифилиса.

Грамположительные микроорганизмы

Организмы способны образовывать эндоспоры и дают положительную реакцию на окраску по Граму.

Грамположительные микроорганизмы включают три подцарства: лучистые бактерии, настоящие грамположительные бактерии и микоплазмы.

ПОДЦАРСТВО ЛУЧИСТЫЕ БАКТЕРИИ — *ACTINOBACTERIA*, *ACTINOBACTERIOBIONTA*

Лучистые бактерии имеют тенденцию образовывать мицелиальные колонии. К подцарству относят три отдела (типа): микобактерии, среди которых наиболее известна туберкулезная палочка (*Mycobacterium pseudotuberculosis*), открытая в 1882 г. Р. Кохом, и возбудитель проказы; коринебактерии, где необходимо отметить возбудителя дифтерии (*Corynebacterium diphtheriae*), и актиномицетобактерии (лучистые грибки), часть из которых, в частности виды рода *Streptomyces*, используют для получения антибиотиков (стрептомицина, хлоромидетина, ауреомидетина, тетрациклина и др.). Помимо антибиотиков актиномицетобактерии продуцируют некоторые ферменты и витамины.

ПОДЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ГРАМПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ — *EUFIRMICUTOBACTERIA*, *EUFIRMICUTOBACTERIOBIONTA*

Настоящие грамположительные бактерии включают четыре типа или отдела: клостридиобактерии, лактобациллобактерии (= молочнокислые бактерии), бациллобактерии и микрококковые бактерии.

Большинство клостридиобактерий — облигатные анаэробы, имеющие, как правило, форму палочек, реже форму кокков. При образовании эндогенных спор клостридии приобретают характерную лимонovidную форму.

Многие клостридии способны сбраживать разнообразные органические субстраты: полисахариды, белки, аминокислоты, пирины и др. Типичными продуктами сбраживания углеводов клостридиями является ацетон и другие органические кислоты и спирты. Клостридии широко распространены в природе. К ним относятся как сапротрофы, обитающие в почве, в водоемах, в пищеварительном тракте животных, так и весьма патогенные формы. Следует упомянуть возбудителя столбняка (*Clostridium tetani*), газовой гангрены (*C. septicum*). Почвенная бактерия — *Clostridium botulinum* вырабатывает сильнейший яд ботулин, 10 мг которого, как полагают, достаточно, чтобы отравить всех людей.

Среди бациллобактерий преобладают палочковидные формы. Это строгие аэробы, почти все способные образовывать эндогенные споры. Очень известна так называемая сенная палочка (*Bacillus subtilis*), относящаяся к обычным сапротрофам, разлагающим органику. Свое название она получила в силу того, что ее выделяют из настоя сена.

Многие виды патогенны для растений, животных и человека. В этом плане наиболее широко известна палочка сибирской язвы (*B. anthracis*).

Ряд бациллобактерий продуцирует антибиотики, а также протеолитические и аминолитические ферменты. Из антибиотиков, в частности, упомянем грамицидин.

К лактобациллобактериям (= молочнокислые бактерии) относятся

анаэробные микроорганизмы, не образующие эндоспор и имеющие обычно форму палочек. Название молочнокислые бактерии получили из-за особенностей метаболизма, поскольку сбраживают углеводы до молочной кислоты, которая является основным, а часто и единственным, конечным продуктом гликолитического расщепления углеводов. Встречаются лактобациллобактерии на разлагающихся растительных и животных остатках, в пищевых продуктах и напитках, в молочных продуктах, соленьях, квашениях и силосованиях.

Тип (отдел) микрококков объединяет аэробные, редко анаэробные организмы, имеющие коккоидную форму и не образующие эндоспор.

У части микрококков метаболизм строго дыхательный, но есть организмы, имеющие и ферменты гликолиза. Они — сапротрофы или факультативные паразиты; разлагают пищевые продукты, растительные и животные остатки, тем самым выполняя роль природных «мусорщиков».

Представители рода стафилококк (*Staphylococcus*) в своем большинстве сапротрофы. При росте на

неохлажденных продуктах стафилококки выделяют энтеротоксины, опасные для человека.

ПОДЦАРСТВО МИКОПЛАЗМЫ — *TENERICUTOBACTERIA*, *TENERICUTOBACTERIBIONTA*

Микоплазмы¹ самые мелкие прокариоты (0,2–0,3 мкм), не способные к синтезу пептидогликана и лишенные клеточной оболочки. Они симбионты или облигатные паразиты. Эндоспор не образуют. Большинство микоплазм — относительно безвредные паразиты растений и животных, но некоторые виды патогенны. У животных они могут вызывать пневмонию, заболевания дыхательных и урогенитальных путей, суставных сумок и слизистых оболочек. У растений микоплазмы часто поселяются во флоэме и могут нарушать рост растения и развитие генеративных органов.

Нередко они могут наносить существенный вред культурам тканей и клеток, сдерживая тем самым развитие биотехнологии. По Граму микоплазмы не окрашиваются, но некоторые из них способны удерживать краситель, что позволяет отнести их, с известной степенью условности, к грамположительным организмам.

Глава 9

ПОДИМПЕРИЯ ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, ИЛИ ЭУКАРИОТЫ — EUCARYOTA

Эукариоты — одноклеточные, колониальные или многоклеточные организмы. Имеется морфологиче-

ски оформленное ядро, полностью обособленное от цитоплазмы. Внутри ядра заметны одно или несколь-

¹ Традиционное название группы — микоплазмы — происходит от латинского названия типового рода — *Mycoplasma*.

ко ядрышек. Наследственные структуры, основанные на ДНК, обычно линейные, вместе с хромосомными белками-гистонами образуют нуклеопротеидный комплекс, заключенный в особые структуры, получившие название хромосом. Цитокинез, т. е. деление клеток, сопровождается митозом (кариокинезом) или мейозом, если речь идет о репродуктивных клетках. В клетках, помимо мембран и рибосом, имеются разнообразные и многочисленные органеллы (митохондрии, пластиды — у автотрофов, диктиосомы, микротельца и т. д.). Рибосомы крупнее, чем у прокариот, и отличаются иной структурой и особенностями состава белков. Клетки, как правило, на порядок крупнее прокариотических. У подвижных форм имеются ундулоподии, а не жгутики. Они отличаются достаточно сложной структурой (9 + 2) и по сути являются частью клетки, так как окружены общей с клеткой плазмалеммой. Чаще всего имеет место аэробное дыхание, осуществляемое в митохондриях. Процессы брожения известны, но менее обычны, чем у прокариот.

У клеток всегда присутствует движение цитоплазмы; для осуществления ряда биохимических циклов обязательно требуется присутствие аскорбиновой кислоты. Перемещение подвижных клеток происходит за счет волнообразных движений ундулоподиев. Эндоспоры неизвестны, но имеются споры, обеспечивающие бесполое размножение. Для подавляющего большинства эукариот характерно половое размножение.

Первые эукариоты появились, по-видимому, около 1,8 млрд лет назад и были, скорее всего, планктонными, т. е. свободноплавающими организмами. Древние эукариоти-

ческие организмы могли быть как гетеротрофами, так и автотрофами. Как говорилось выше, прямой связи между прокариотами и эукариотами пока не обнаружено. Согласно наиболее распространенной версии, эукариоты произошли путем нескольких последовательных эндосимбиотических актов, осуществившихся между прокариотическими клетками различных типов.

Систематика эукариот и прежде всего архаичных одноклеточных форм очень сложна и вызывает серьезные дискуссии. Тем более что для этих дискуссий есть достаточно существенные научные основания. Один из вариантов предлагаемых систем сводится к тому, что все многообразие эукариот делят на 4 царства: протоктисты, грибы, животные и растения. Первое царство представляет, скорее всего, сборный таксон, родственные связи в пределах которого не вполне ясны и не всегда достоверно доказаны. Прочие же царства весьма естественны, и каждое по-своему четко отграничено от протоктистов. Принимая эту упрощенную схему, мы подчеркиваем, что известно значительное количество других систем, знакомство с которыми требует чтения специальной научной литературы.

ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ — PROTOCTISTA

Термин протоктисты и соответствующее латинское название таксона предложила в начале 80-х годов известная американская исследовательница Линн Марголис взамен термина протисты. Эта замена имела логический смысл, так как Эрнст Геккель, предложив в 1866 г. третье царство (наряду с животными и растениями), объединил в протисты как

прокариотические, так и эукариотические организмы.

К протоктистам в понимании Л. Марголис относятся лишь эукариотические, относительно просто устроенные организмы. В частности, сюда относят простейших, которых зоологи иногда выделяют в особое подцарство животных — *Protozoa*. Здесь же читатель обнаружит различные грибоподобные организмы типа оомикот, слизевиков и т. д. Наконец, многие исследователи включают в протоктисты традиционный объект изучения ботаников — все эукариотические водоросли (бурые, диатомовые, зеленые и т. д.).

Характеристические черты столь морфологически и, возможно, генетически разнородной группы весьма различны, но в общих чертах они сводятся к следующему. Все протоктисты — эукариотические организмы. Чаще это обитатели вод. Они одноклеточные, колониальные или многоклеточные, но органы у вегетативного тела отсутствуют. У всех представителей в ходе онтогенеза отсутствуют зародышевые стадии. Большинство обладает на определенных стадиях развития ундулиподиями. Питание путем заглатывания, т. е. голозойное, всасывания или если автотрофное, то с помощью своеобразных пластид. Размножение вегетативное, бесполое, премитотическое или эумитотическое половое. Запасные питательные вещества различные. Число групп, которые могут быть отнесены к протоктистам, весьма велико¹.

Чаще всего гетеротрофные протоктисты исследуются зоологами. Фотосинтезирующие формы изучаются альгологами (альгология —

один из разделов ботаники). Наконец, сравнительно небольшая часть этого царства — предмет исследования специалистов по грибам — микологов.

В силу того, что «Кодексы...» зоологической и ботанической номенклатуры определенным образом различаются, различаются и названия, даваемые одним и тем же группам ботаниками и зоологами. Здесь мы сохранили традиционные ботанические или микологические названия (для грибоподобных протоктист), но еще раз подчеркнем, что упоминаемые ниже организмы не имеют, как представляется многим исследователям, прямого отношения ни к растениям, ни к грибам, ни к животным.

Грибоподобные протоктисты

Относимые к этой категории протоктисты — гетеротрофы, их репродуктивные клетки подвижны и снабжены одним или двумя ундулиподиями (в отличие от грибов, у которых ундулиподии отсутствуют), реже подвижны сами амебоидные организмы. Большинство из них, по крайней мере, на каком-то отрезке жизни, образуют клеточную стенку, что и побуждало исследователей в прошлом относить их к грибам.

Главнейшие группы грибоподобных протоктистов, по-видимому, филогенетически не зависимы друг от друга, поэтому их систематический ранг варьирует, и для части из них предложен даже статус самостоятельных царств. Здесь все они рассматриваются в ранге отделов, что примерно соответствует типу в зоологической номенклатуре.

¹ Интересующихся мы отсылаем к монографии О. Г. Кусакина и А. Л. Дроздова «Филема органического мира», ч. 2 (1998).

Оомикоты — микроскопические и макроскопические организмы. Нередко их называют водными плесеньями, поскольку значительная часть видов обитает в водной среде. Обычно они поселяются на растительных остатках и трупах животных, являясь сапротрофами. Некоторые оомикоты живут в почве, но нуждаются в капельножидкой воде. Часть представителей отдела — паразиты высших наземных растений, рыб и ее икры.

Известно примерно 475 видов этих своеобразных организмов. «Мицелий» оомикот нечленистый, т. е. «гифы» имеют ценоцитное строение. Стенки гиф образованы целлюлозой или глюканами, что резко отличает оомикоты от настоящих грибов, где химическая основа стенок — хитин. Запасное вещество — крахмал (у грибов — гликоген). Современные биологи полагают, что оомикоты родственны хромобионтным водорослям (желто-зеленые, бурые и т. д.).

Многие оомикоты могут размножаться как половым, так и бесполом путем. Бесполое размножение осуществляется посредством подвижных спор (зооспор) с двумя ундулиподиями — одним гладким, другим перистым. Половой процесс оогамный.

У некоторых оомикот мужские и женские половые органы образуются на одной и той же особи, т. е. организмы *гомоталломны* (род сапролегния — *Saprolegnia*, рис. 152). Другие оомикоты, например виды рода *ахлия* (*Achlya*), *гетероталломны*, т. е. мужские и женские половые органы обычно развиваются на разных экземплярах.

Агрессивными паразитами ряда растений являются некоторые виды рода *фитофтора* (*Phytophthora*). Эти

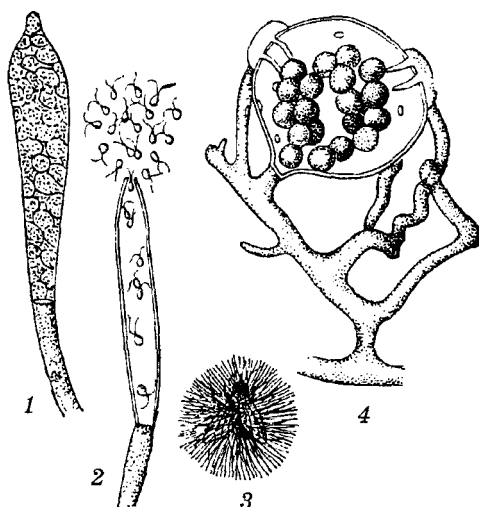


Рис. 152. Сапролегния лекарственная (*Saprolegnia officinalis*):

1 — зооспорангий, 2 — выход зооспор, 3 — мицелий гриба на мертвой мухе, 4 — оогонии с яйцеклетками внутри и антеридии с оплодотворяющим отростком

организмы, особенно так называемый картофельный гриб (*Ph. infestans*), поражают ботву и клубни картофеля, листья и плоды томатов и других представителей семейства пасленовых. «Мицелий» картофельного гриба развивается в основном в межклетниках, а в клетки мезофилла внедряются его присоски (гаустории). 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, белесый пушок. Это скопления спорогенных гиф, высовывающихся из устьиц целыми пучками. Они ветвятся и несут овальные зооспорангии, которые затем отваливаются и переносятся на новый лист или с каплями дождя попадают через почву на клубни. В капле воды они освобождают зооспоры, которые бы-

стро образуют «гифы», проникающие внутрь листьев (через устьица или через эпидермис) или в клубень. Картофельный гриб вызвал тяжелейший голод в Ирландии в 1846–1847 гг., когда из-за гибели урожая картофеля около 800 тыс. жителей острова погибли от истощения.

Другой представитель оомикот — пласмопара виноградная (*Plasmopara viticola*) — поражает виноградную лозу и вызывает заболевание, называемое ложной мучнистой росой, или милдью. В 80-х годах прошлого века до изобретения бордосской жидкости (смеси химикатов, основной компонент которых — медный купорос) все виноделие Европы было поставлено под угрозу в результате эпифитатии милдью.

ОТДЕЛ ХИТРИДИОМИКОТЫ — CHYTRIDIOMYCOTA

Это по преимуществу водные организмы, весьма разнообразные по строению и особенностям репродуктивных процессов. Их насчитывают около 600 видов. Большинство из них микроскопически малы. Общая черта хитридиомикот — единственный гладкий базальный ундулоподий спор и гамет. «Гифы» мицелия этих грибоподобных организмов ценочитные, стенки их гиф образованы главным образом хитином, а также глюканами. Митоз и мейоз в целом сходны с митозом и мейозом у оомикот. Многие исследователи полагают, что хитридиомикоты, являясь протоктистами, в прошлом могли быть предками архайчных представителей царства грибов. Различные виды хитридиомикот паразитируют на водорослях, водных оомикотах, пыльцевых зернах и других частях сосудистых растений. Некоторые представители относятся к сапро-

трофам. К важнейшим фитопатогенам относится *Synchytrium endobioticum* — причина рака картофеля и *Olpidium brassicae*, вызывающий болезнь «черную ножку» капусты.

ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ — МУХОМУСОТА, ИЛИ MYCETOZOA

Известны, по крайней мере, три группы слизевиков. Здесь будет подробно рассмотрена одна. Паразитические слизевики (*Plasmodiophoromycota*) и сетчатые слизевики (*Labyrinthulomycota*) здесь не рассматриваются.

Отдел Мухомикота объединяет 450–500 видов довольно своеобразных организмов, полностью лишенных клеточных стенок. Vegetативное тело слизевиков представляет собой текучую многоядерную массу протоплазмы — *плазмодий*. Плазмодий медленно передвигается, подобно амебам, поглощая и переваривая бактерии, мелкие грибы, частицы разлагающихся растений и животных.

Размеры плазмодиев варьируют от нескольких миллиметров до 1 м в диаметре, но масса их при этом сравнительно невелика и редко превышает 20–30 г. Нередко слизевики ярко окрашены в розовый, фиолетовый или другие цвета. Многочисленные ядра слизевиков диплоидны. По мере роста происходит многократное синхронное деление.

В период вегетативного развития слизевики обитают в сырых и темных местах. Рост плазмодия продолжается, пока достаточно влаги и пищи. При их недостатке плазмодий мигрирует на другой «кормовой участок». Движущийся плазмодий напоминает по форме веер с текучими протоплазматическими трубочками. Эти трубочки образованы слегка затвер-

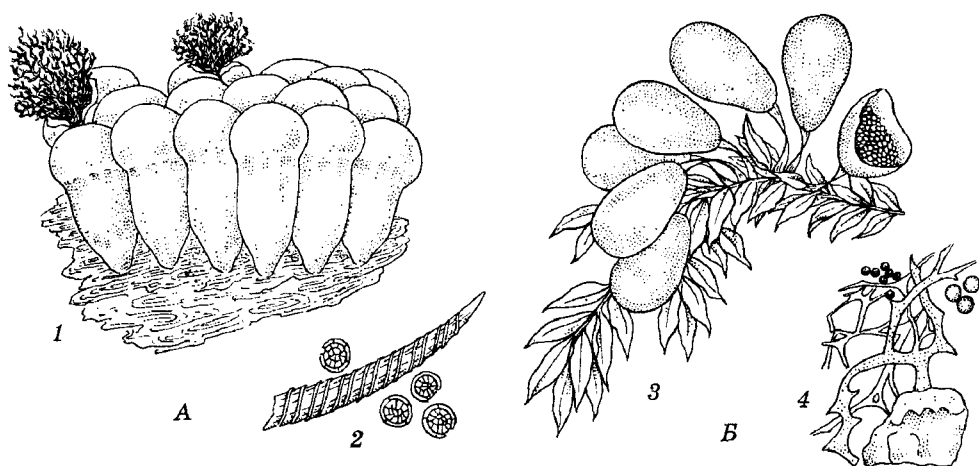


Рис. 153. Слизевики:

А — трихия (*Trichia*): 1 — внешний вид спорония, 2 — часть капиллиция¹ и споры;
Б — леокарпус (*Leocarpus*): 3 — общий вид спорония, 4 — часть капиллиция и споры

девшей цитоплазмой, сквозь которую перетекает ее более жидкая фракция. Для размножения слизевика обычно выползают на свет. При этом плазмодий может разделиться на большое число мелких, одинаковых по размеру бугорков, каждый из которых образует спорангии (рис. 153). У некоторых слизевиков плазмодий развивается в плазмодиокарп, где затем формируются гаплоидные споры со стенками, содержащими целлюлозу.

Протоктисты — водоросли

Термин *водоросли* используется ныне для обозначения двух различных понятий. Иногда под этим термином подразумевают некий единый таксон (или два близких таксона) низших растений (единый таксон *Algae* или два таксона в ранге подцарств царства растений: *Rhodo-*

bionta — багрянки и *Phycobionta* — настоящие водоросли). Однако все более складывается убеждение, что прямого родства с растениями водоросли (по крайней мере, основная их часть) не имеют. Чаще всего их родственные связи прослеживаются с другими (обычно гетеротрофными) протоктистами.

Существует довольно убедительное предположение, что различные группы водорослей могли возникнуть самостоятельно путем независимых актов эндосимбиоза с различными прокариотами. В пользу этого свидетельствуют существенные различия в особенностях митохондрий (разные типы крист) и наборе пигментов пластид, а также в некоторых биохимических особенностях.

Поэтому чаще термин водоросли используется в чисто экологическом смысле для обозначения протоктист-автотрофов (точнее, фототрофов), обитающих по преимуществу в

¹ Капиллиции — особые нити в спорониях, способствующие разбрасыванию спор.

воде. Именно в таком смысле и употребляется термин «водоросли» в этом учебнике.

Существует довольно значительное число групп водорослей, кото-

рых ботаники считают объектами своего изучения, но даже краткий их обзор в учебнике затруднителен. Поэтому будут охарактеризованы лишь таксоны, имеющие либо существен-

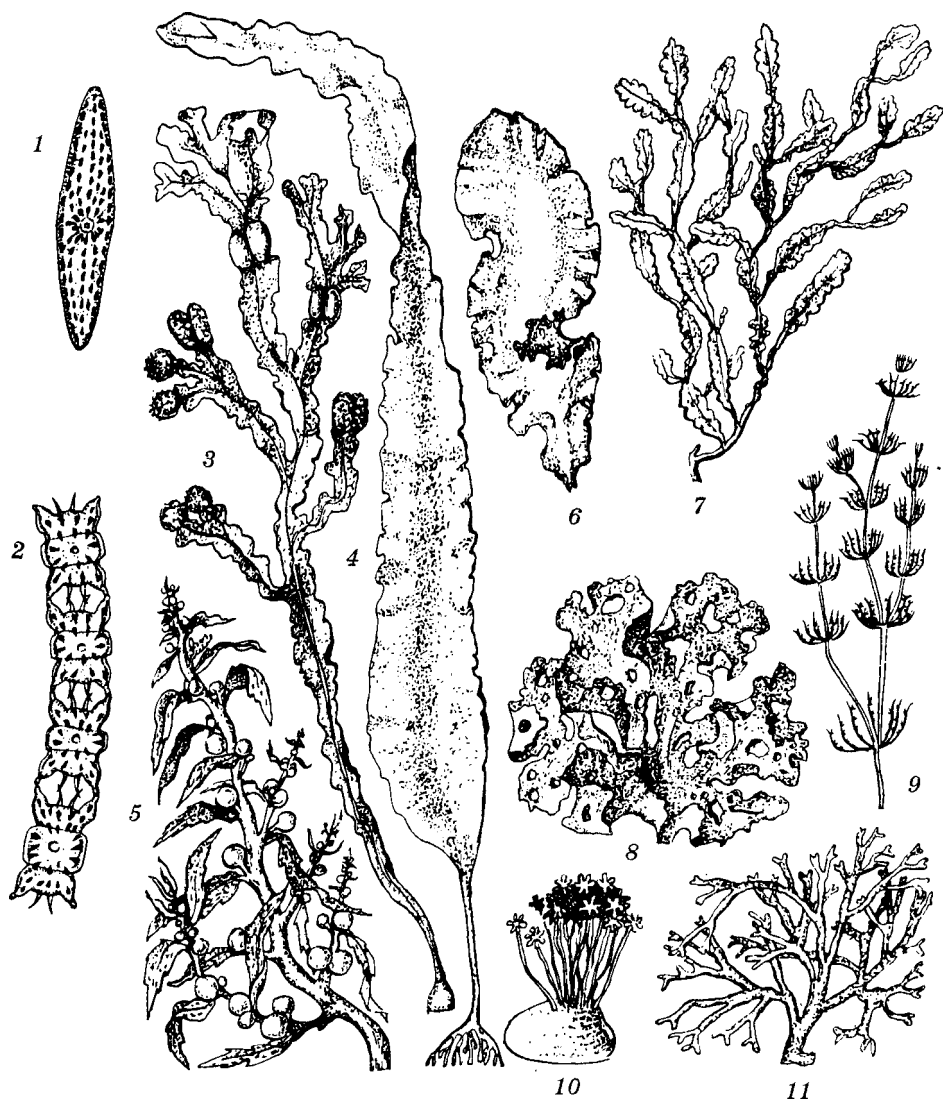


Рис. 154. Водоросли:

диатомовые: 1 — плеуросигма, 2 — биддулея; бурые: 3 — фукус пузырчатый, 4 — ламинария сахаристая, 5 — саргассум смешанный; красные: 6 — порфира листоватая, 7 — филлофора ветвистая; зеленые: 8 — ульва салатная, 9 — хара обыкновенная, 10 — ацетобулария зонтичная, 11 — кодיום хрупкий

ное значение в «экономике природы», либо интересные с биологической точки зрения.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОРΟΣЛЕЙ-ПРОТОКТИСТ

Тело водорослей обычно лишено типичных тканей и не расчленено на органы¹, т. е. является *слоевищем* (*талломом*). Слоевище может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным (рис. 154). Известно 9 морфологических типов строения тела водорослей. Наиболее архаичной считается амебоидная структура с эластичной пелликулой.² Монадная структура свойственна одноклеточным водорослям, обладающим ундулиподиями и характеризующимися твердой клеточной стенкой. Коккоидная структура отличается клетками, лишенными ундулиподиев и снабженными твердой стенкой. В случае палмеллоидной структуры многочисленные коккоидные клетки погружены в общее слизистое тело. В тех случаях, когда клетки собраны в простые или ветвящиеся нити, говорят о нитчатой структуре. Пластинчатая структура характеризуется пластинкой из одного, двух или многих слоев клеток. Весьма оригинальна сифональная структура. Отличительной чертой этого типа структуры является слоевище, не имеющее внутри клеточных перегородок при наличии большого количества ядер. Наконец, очень своеобразная харофитная структура характеризуется крупными многоклеточными слоевищами линейно-членистого строения (рис. 155).

Водоросли — древние представители органического мира, возникшие в протерозое. Например, ископаемые водоросли, сходные с зелеными, найдены в Центральной Австралии в отложениях, имеющих возраст 800–900 млн лет. Считается, что все отделы водорослей ведут свое происхождение от различных групп одноклеточных организмов, т. е. непосредственно не родственны друг другу.

Благодаря постоянству условий жизни в водной среде, где они возникли и пережили длительные геологические эпохи, водоросли не только сохранились до наших дней, но, по-видимому, внешне мало отличаются от первоначальных форм. Разные их отделы различаются набором пигментов, строением пластид, продуктами фотосинтеза, накапливающимися в клетке, числом и строением ундулиподиев, а также особенностями митохондрий.

Большинство водорослей живет в пресноводных водоемах и морях. Однако существуют экологические группы наземных, почвенных водорослей, водорослей снега, 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. Фототрофная часть планктона, образуемая водорослями, составляет так называемый фитопланктон. Значение фитопланктона для всех обитателей водоемов огромно, так как он производит основную массу органических веществ, за счет которых прямо или косвенно (через цепи пита-

¹ Эти организмы не имеют настоящих листьев, стеблей и корней, хотя у них есть внешне похожие части.

² Пелликула — уплотненная периферийная часть протопласта, служащая оболочкой многих протоктист.

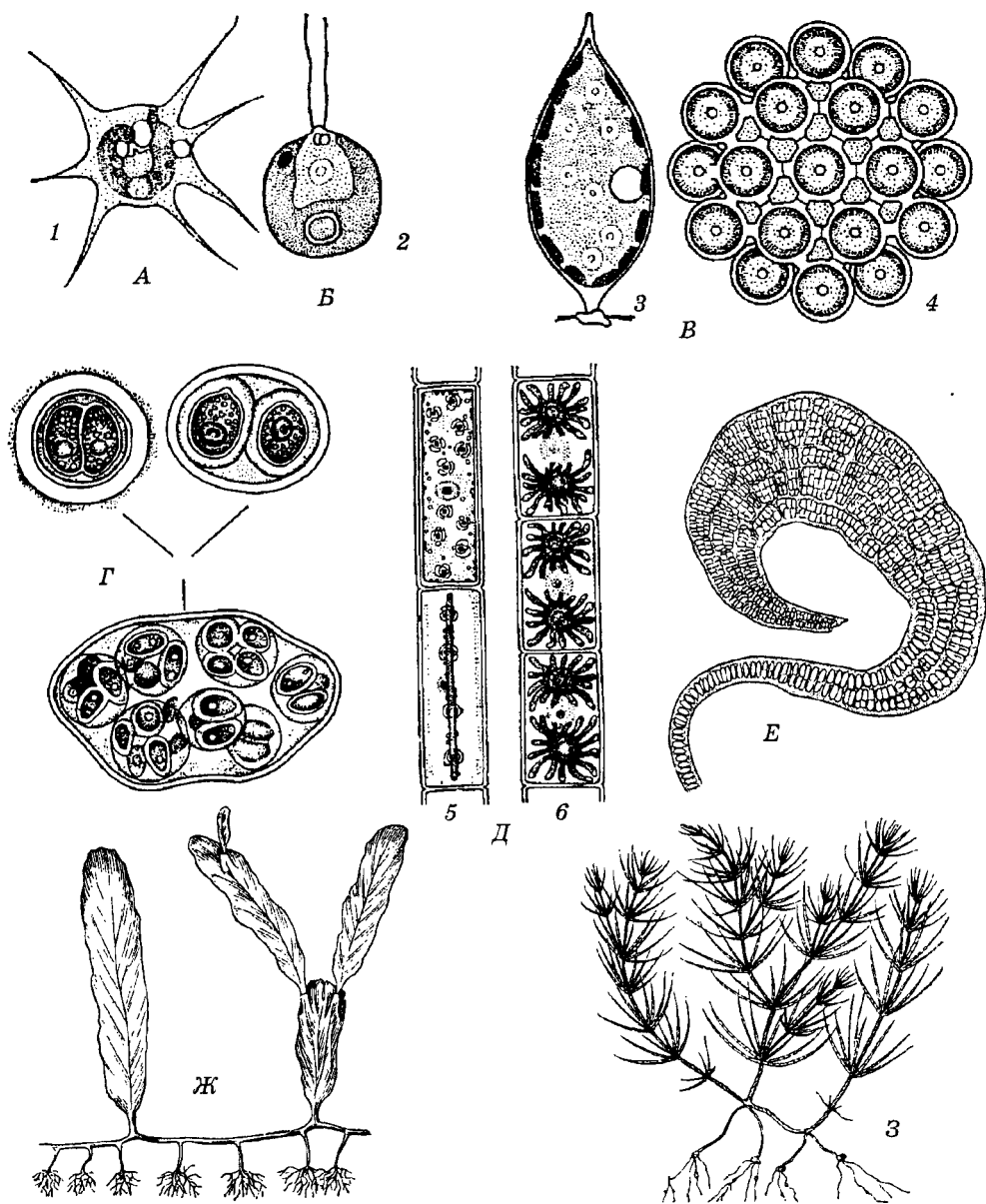


Рис. 155. Различные типы структур у водорослей:

А — амёбидная структура у золотистой водоросли (*Chrysamoeba*): **1** — одиночные клетки; **Б** — монадная структура у зелёной водоросли (*Chlamydomonas*): **2** — одиночная клетка; **В** — коккоидная структура у зелёных водорослей: **3** — одиночная клетка (*Characium*), **4** — колония *Coelastrum*, образованная срастанием клеток; **Г** — пальмеллеидное состояние у зелёной водоросли (*Chlamydomonas*); **Д** — нитчатая структура у зелёных водорослей: **5** — мукозия, **6** — зигнема; **Е** — пластинчатая структура у зелёной водоросли (*Plasiola*): одноврядная нить, разрастающаяся в однослойную пластинку; **Ж** — сифональная структура у морской зелёной водоросли *Caulerpa* (часть таллома); **З** — харофитная структура: молодой экземпляр *Chara*

ния) существует весь остальной живой мир воды. Важнейшую роль в образовании фитопланктона играют диатомовые водоросли.

Осенью близ побережий некоторых теплых морей наблюдаются так называемые «красные приливы». Они связаны с размножением микроскопической водоросли — динофлагеллаты (отдел пиридиней) из рода гимнодиниум (*Gymnodinium*).

К бентосным водорослям большей частью относят макроскопические организмы, прикрепленные к донному субстрату. Большинство бентосных водорослей обитает на глубине до 30–50 м. Лишь некоторые виды, относящиеся преимущественно к багрянкам, достигают глубины 200 м и более. Бентосные водоросли служат кормом для многих пресноводных и морских рыб и млекопитающих.

Наземные водоросли, также довольно многочисленные, привлекают меньшее внимание из-за своих микроскопически малых размеров. Позеленение камней и скал, порошковые налеты на стволах толстых деревьев указывают на скопление наземных водорослей (часто наряду с оксифотобактериями).

Водоросли, населяющие почвы, также можно обнаружить лишь под микроскопом. Эти микроскопически малые организмы широко встречаются в почвах большинства климатических зон. Многие из них способны накоплению в почвах органического вещества.

Водоросли льда и снега также микроскопически малы: глазом заметны только большие их скопления. Наибольшую известность с давних пор получило явление так называемого «красного снега». Главным организмом, вызывающим покраснение снега, является один из видов одно-

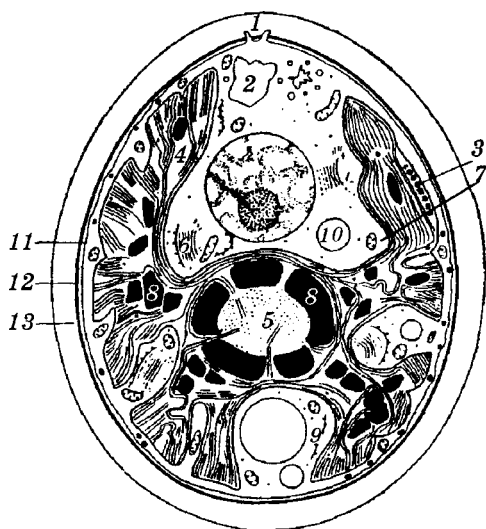


Рис. 156. Схематическое изображение клеточной организации одноклеточных зеленых подвижных водорослей (по данным электронной микроскопии):

1 — основания ундулиподиев, 2 — пульсирующие вакуоли, 3 — стигма, 4 — лопастный пластинчатый хлоропласт, 5 — пиреноид, 6 — диктиосома, 7 — митохондрии, 8 — крахмальные зерна, 9 — эндоплазматическая сеть, 10 — вакуоль, 11 — плазмалемма, 12 — оболочка, 13 — слизистая капсула

клеточной водоросли — хламидомонады снежной (*Chlamydomonas nivalis*).

Кроме свободноживущих водорослей, важную роль в природе играют водоросли-симбионты, являющиеся фотосинтезирующей частью лишайников.

Клетки у многих водорослей устроены так же, как у растений (рис. 156). Снаружи от плазмалеммы находится твердая клеточная стенка. Клеточная стенка состоит из аморфного, образованного гемицеллюлозами и пектиновыми веществами матрикса, в который обычно погружены микрофибриллы целлюлозы. Нередко в толще клеточной стенки присутствуют добавочные компонен-

ты: кремний, карбонат кальция, альговая кислота и др. Однако у ряда водорослей клетка снаружи ограничена уплотненным слоем протопласта — *пелликулой*, так же как и клетки зооспор и гамет.

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 и пластиды. Центриоли у большинства водорослей имеются. Пластиды в этой группе чрезвычайно разнообразны по форме и в большинстве случаев занимают постенное положение. Их пигменты в разных отделах различны, что, очевидно, связано с различной природой пластид. В матриксе пластид рассеяны хлоропластные рибосомы, нити ДНК, липидные гранулы и небольшие включения — *пиреноиды*, на которых часто откладываются крахмальные зерна. Нередко пластиды водорослей называют *хроматофорами*.

У водорослей различают вегетативное, бесполое и половое размножение. При вегетативном размножении части таллома отделяются от ма-

теринского растения без каких-либо заметных изменений в клетках. Самая простая форма такого размножения — *фрагментация* (разрыв на отдельные участки талломов). Существуют и более специализированные формы вегетативного размножения.

Споровое (бесполое) размножение может осуществляться с помощью *зооспор* — подвижных клеток, снабженных ундулиподиями, или (у большего числа водорослей) с помощью *апланоспор* — неподвижных клеток, лишенных ундулиподиев. Половое размножение широко распространено у представителей всех отделов эукариотических водорослей. Его сущность — слияние, или копуляция, двух половых клеток — гамет (возникающих в специальных материнских клетках — гаметангиях), в результате чего образуется зигота. У водорослей существуют *хологамия*, *изогамия*, *гетерогамия* и *оогамия* (рис. 107, 157). Иногда у некоторых зеленых водорослей сливается содержимое двух вегетативных недифференцированных клеток, физиологически выполняющих функции гамет. Такой половой процесс называется *конъюгацией*. Сложен половой процесс у багряннок.

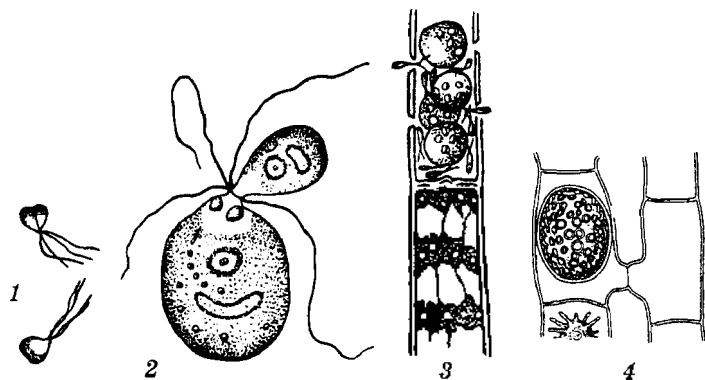


Рис. 157. Некоторые формы полового процесса у водорослей:

1 — изогамия, 2 — гетерогамия, 3 — оогамия, 4 — конъюгация

У водорослей в цикле развития впервые возникло и закрепилось чередование гаплоидного полового и диплоидного бесполого поколений, т. е. чередование *гаметофита* и *спорофита*¹. Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле разных групп водорослей неодинаково. Существенно различаются и внешние особенности сменяющих друг друга поколений. Оба поколения могут быть одинаковы морфологически (изоморфная смена поколений), или же они резко различимы по внешнему виду (гетероморфная смена поколений). Изоморфная смена поколений характерна, в час-

тности, для морских видов зеленых водорослей (ульва, кладофора) и большинства багрянок. Гетероморфная смена поколений особенно распространена среди бурых водорослей, но может также встречаться у зеленых водорослей и у багрянок.

ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ — EUGLENOPHYCOTA

Известно примерно около 1 тысячи видов эвгленовых. Как правило, это одноклеточные микроскопические организмы, покрытые плотной или эластичной пелликулой (рис. 158).

¹ Использование традиционных терминов «спорофит» и «гаметофит» нецелесообразно, поскольку водоросли в принятой трактовке к растениям не относятся.

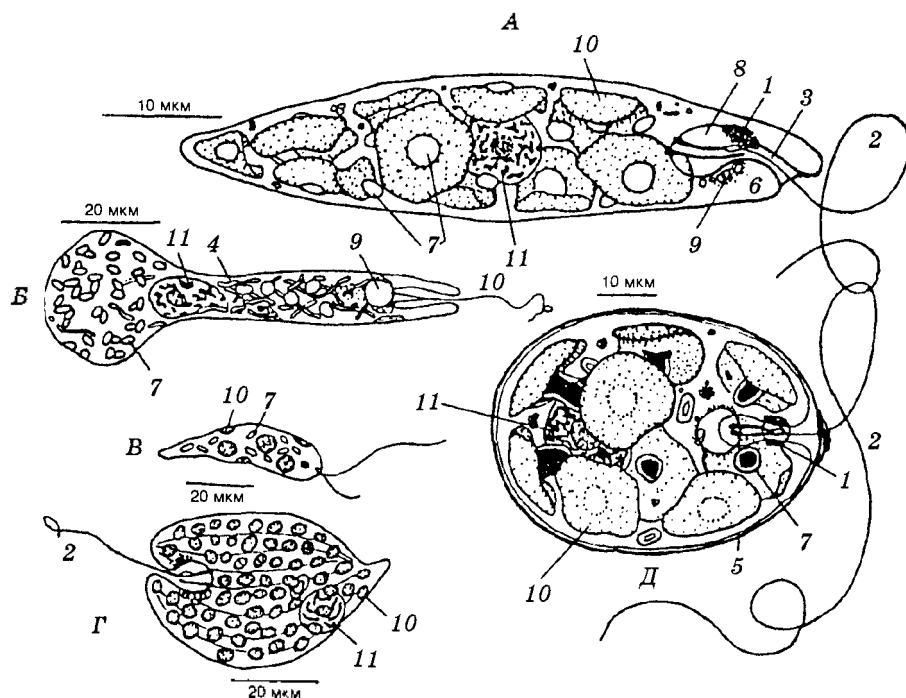


Рис. 158. Схема строения эвглен:

А — *Euglena gracilis*; Б — *Astasia klebsii*; В — *Eutreptiella marina*; Г — *Thrachetomonas grandis*; Д — *Phacus triquetris*. 1 — глазок, 2 — ундулиподий, 3 — канал, 4 — митохондрия, 5 — оболочка, 6 — околожгутиковое вздутие, 7 — парамилон, 8 — резервуар, 9 — сократительная вакуоль, 10 — хроматофор, 11 — ядро

Ундулиподиев обычно два. Единственное ядро характеризуется весьма специфическим закрытым митозом с длительным сохранением ядерной оболочки и наличием постоянно конденсированных хромосом¹. Имеется аппарат Гольджи и митохондрии. У фотосинтезирующих форм имеются пластиды. Количество их варьирует от одного-двух до многих. Они, как правило, постенные, блюдцевидной, звездчатой, лентовидной или зернистой формы. Каждая пластиды, помимо двух собственных мембран, дополнительно окружена плотно прилегающим слоем эндоплазматической сети. Пластиды содержат хлорофиллы *a* и *b*, β -каротин и ксантофиллы, а также ряд других пигментов. Пиреноид имеется. Основной продукт ассимиляции — *парамилон*, — полимер глюкозы, близкий по составу к ламинарину и хризоламинарину. У ряда эвгленовых имеется *стигма* (глазок) красно-оранжевого цвета, состоящая из β -каротина. Предполагается, что *стигма* — часть фоточувствительного аппарата.

Биосинтез лизина у эвгленовых в отличие от всех прочих фотосинтезирующих организмов осуществляется через α -аминоадипиновую кислоту, как у настоящих грибов. Половое размножение достоверно не выявлено. Питание фототрофное, сапротрофное (точнее, осмотротрофное) или смешанное. Для некоторых видов характерно голозойное питание, путем заглатывания с помощью «ротового» аппарата. Эвгленовые широко распространены в пресных богатых органикой водоемах, но иногда могут обитать и на сырой почве.

Большинство биологов считают, что положение эвгленовых в системе

протоктист весьма изолированное. Высказывается предположение, что эвгленовые состоят в отдаленном родстве с некоторыми группами бесцветных жгутиконосцев (*Zooflagellata*), причем появление у эвгленовых фототрофии — явление, скорее всего, вторичное.

Данные по нуклеотидным последовательностям рибосомальных РНК, скорее всего, свидетельствуют, что эвгленовые — одна их наиболее древних групп эукариот.

ОТДЕЛ БАГРЯНКИ, ИЛИ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ — RHODOPHYCOTA (= RHODOPHYTA)

Эта своеобразная группа водорослей иногда выделяется в особое подцарство растений или даже отдельное царство. В этом учебнике сочтено целесообразным отнести багрянки к царству протоктистов в качестве особого отдела.

Описано около 4100 видов багрянок, относящихся примерно к 650 родам. Древнейшие достоверные багрянки обнаружены в ископаемых отложениях кембрия, имеющих возраст примерно 550 млн лет.

Багрянки представляют собой единую естественную древнюю группу организмов. По набору пигментов, отсутствию «жгутиковых» стадий и ряду других признаков багрянки напоминают цианобактерии, отличаясь прежде всего строением клетки и наличием полового процесса. Происхождение и родство багрянок дискуссионны.

За небольшим исключением, багрянки — обитатели моря. Они всегда прикреплены к камням, раковинам или иному субстрату и составляют

¹ Ядра эвгленовых, а также особой группы организмов — диномонад нередко считают мезокариотическими. Подробнее термин не объясняется.

вместе с бурыми водорослями самую большую группу растений морского бентоса. Многие багрянки живут на значительных глубинах. В 1984 г. один из видов багрянок был обнаружен у Багамских островов на глубине 268 м. Освещенность на такой глубине составляет примерно 0,0005 % ее значения у поверхности моря. Глубоководные формы отличаются особенно яркой красной окраской. Нередко у одного и того же вида глубоководные особи имеют ярко-малиновые талломы, а мелководные — окрашены в желтоватый цвет.

Своеобразие красных водорослей прежде всего заключается в наборе пигментов. В пластидах багрянок, помимо хлорофиллов *a* и *d* (у части багрянок) и каротиноидов, содержится еще ряд водорастворимых пигментов — фикобилипротеидов: красные — фикоэритрины и синие — фикоцианины и аллофикоцианин. От соотношения этих пигментов и зависит окраска таллома, которая может изменяться от малиново-красной (когда преобладают фикоэритрины) до голубовато-стальной (при избытке фикоцианинов). Продуктом ассимиляции является так называемый багрянковый крахмал, который откладывается в цитоплазме вне связи с пластидами. Этот полисахарид более близок к амилопектину и гликогену, чем к крахмалу. Возможно, пластиды багрянок произошли от симбиотических цианобактерий, с которыми они сходны биохимически и структурно.

Таллом у багрянок иногда имеет вид разветвленных многоклеточных нитей, прикрепленных к субстрату с помощью ризоидов, реже внешне напоминает цветковые растения. Подавляющее большинство видов имеют псевдопаренхимные талломы, возникающие вследствие пере-

плетения одной или многих нитей. Нередко нити оказываются склееныными слизистым веществом, и поэтому красные водоросли скользкие на ощупь. К такому слизистому веществу относятся сульфатированные полимеры галактозы, например *агар* и *каррагинан*. Иногда багрянки — одноклеточные организмы. Глубоководные багрянки подобны накипным лишайникам, часто образуют окрашенные корки на камнях.

Клеточная стенка багрянок двухслойная и состоит из пектиновых соединений (наружный) и гемицеллюлоз (внутренний слой), которые могут сильно набухать и часто сливаются в общую слизистую массу мягкой или хрящевой консистенции. Пектиновые вещества багрянок — это соли кальция и магния пектиновых кислот. Они способны растворяться в кипящей воде, образуя коллоидный раствор. К группе пектиновых веществ относятся также коллоиды, содержащиеся в клеточных стенках и межклетниках многих багрянок. Они представляют собой сложную смесь содержащих серу полисахаридов — фикоколлоидов, самых важных продуктов, получаемых из морских водорослей. Кроме того, некоторые багрянки откладывают в своих клеточных стенках карбонат кальция, что придает этим видам жесткость и «окаменелость». Клетки одно- или многоядерные. Пластиды, как правило, многочисленные, в виде зерен или пластинок. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Бесполое размножение осуществляется с помощью неподвижных клеток — тетраспор, развивающихся в спорангиях. В спорангиях перед образованием спор происходит мейоз. Центриоли в клетках красных водорослей, в отличие от большинства других эукариотических водорослей,

отсутствуют. Аппарат Гольджи с хорошо развитыми диктиосомами.

Половой процесс оогамный. Женский орган, называемый *карпогоном*, у большинства багрянок состоит из расширенной базальной части — брюшка, заключающего гаплоидное ядро яйцеклетки, и отростка — *трихогины*. Карпогон обычно развивается на особой короткой карпогонической ветви. Антеридии — мужские гаметангии — мелкие бесцветные клетки. Содержимое антеридиев освобождается в виде мелких, голых, лишенных ундулиподиев, 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 трихогины и образует зиготу, а затем

диплоидные *карпоспоры*. Из карпоспор развивается диплоидный таллом, на котором в результате редукционного деления образуются гаплоидные тетраспоры. На гаплоидном талломе, развивающемся из тетраспор, вновь образуются половые органы красных водорослей.

Жизненный цикл красных водорослей сложен и необычен. В ходе жизненного цикла вегетативный, бесполой и половой типы размножения взаимосвязаны и сменяют друг друга. Подвижные стадии в цикле развития полностью отсутствуют, а споры и гаметы всегда лишены ундулиподиев.

Один из типичных представителей багрянок — порфира (*Porphyra*). Листовидный пурпурный таллом видов этого рода прикрепляется основанием к субстрату и достигает в длину 0,5 м, редко больше. В морях на скалах в области прибоя растет немалион (*Nemalion*), слизистые бледно-розовые шнуры которого достигают 25 см длины и 2–5 мм толщины. Каллитамнион щитковидный

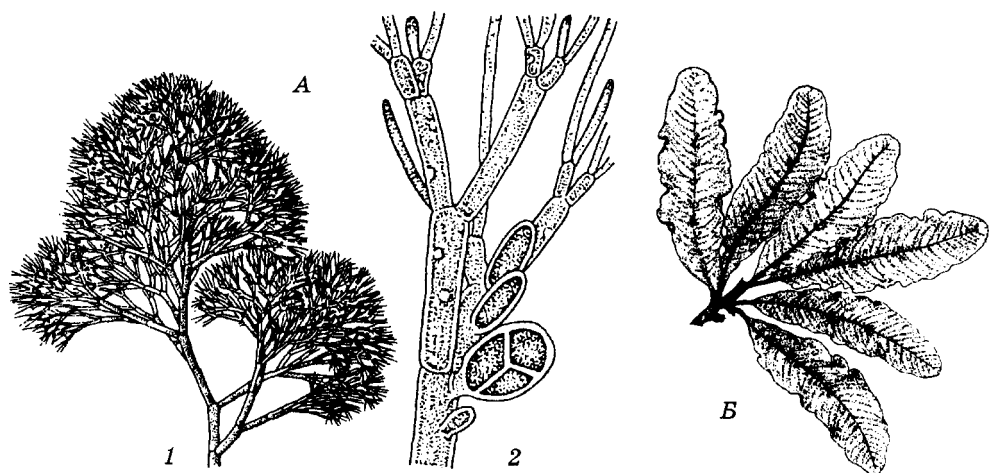


Рис. 159. Багрянки:

А — каллитамнион (*Callithamnion*): 1 — внешний вид, 2 — тетраспорангии; Б — делессерия (*Delesseria*)

(*Callithamnion corymbosum*, рис. 159) образует изящные кустики ярко-розового цвета до 10 см высотой, состоящие из сильно разветвленных нитей. У делессерий (*Delesseria*, рис. 159) таллом представлен ярко-красными «листьями» с перистым «жилкованием», которые образовались путем срастания боковых ветвей главной оси. 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 кусту 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 (*Rodimentaria*) и порфира, распространенные во многих наших морях. В Японии развито промышленное культивирование порфиры. Некоторые багрянки служат сырьем для получения *агар-агара*, используемого в микробиологии для приготовления сред при культивировании микроорганизмов, а также в пищевой промышленности. В некоторых странах багрянки используют на корм скоту.

**ОТДЕЛ ПЕРИДИНЕИ, ДИНОФИТЫ,
ИЛИ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТЫ —
PERIDINIOPHYCOTA (= PYRRHOPHYTA)**

Большинство этих микроскопических одноклеточных организмов снабжено двумя ундулиподиями, и

поэтому их нередко называют динофлагеллятами. Это в основном представители морского планктона, но изредка встречаются и пресноводные виды. Всего насчитывают до 2000 ныне живущих видов. Ископаемые перидинеи известны с нижнего кембрия. Родство перидиней неясно, но считается, что их отдаленными родственниками являются инфузории, которых зоологи располагают среди простейших (*Protozoa*).

Среди перидиней, или динофлагеллят, существуют автотрофные (примерно 1000 видов), миксотрофные и гетеротрофные формы. Первые — чаще изучаются ботаниками-альгологами, последние — зоологами, поэтому существуют самые различные названия этой группы, и ее ранг варьирует от царства до класса.

Многие перидинеи имеют причудливую форму, создаваемую плотными целлюлозными пластинками, образующими клеточную стенку (теку). Под текой располагается пелликула.

Полагают, что автотрофные перидинеи содержат пластиды, произошедшие от тех же групп прокариот, что и у диатомей и бурых водорослей. В пластидах, имеющих буроватую окраску, содержатся хлорофиллы *a* и *c*, из каротиноидов имеются α - и β -каротины, а также разнообразные бурые пигменты, в частности фукоксантин, близкий к нему перидинин и ряд других. Пиреноиды имеются. Основное запасное вещество у автотрофных форм — крахмал, откладывающийся в цитоплазме вне пластид. Кроме того, обычно жирное масло.

Размножение по преимуществу вегетативное и бесполое — разного рода спорами. Половое размножение, где оно известно, изогамное. В тропических морях планктонные

перидинеи принадлежат к числу главных продуцентов органических соединений. Потерявшие теку водоросли выступают нередко в роли симбионтов в системах коралловых рифов, обеспечивая полипы органическими веществами за счет фотосинтеза. Массовое развитие некоторых токсичных перидиней вызывает природное явление «красного прилива» и бывает причиной массовой гибели многих рыб и беспозвоночных. Яды, образуемые отдельными представителями отдела (например, *Gonyaulax catenella*) — сильнейшие нервные токсины. Ряд видов способен к биолюминесценции, например ночесветки, создающие уникальное явление — свечение моря.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ, ДИАТОМЕИ — DIATOMOPHYCOTA (= BACILLARIOPHYTA)

Диатомовые водоросли — группа одноклеточных микроскопических организмов, резко отличающаяся морфологически от остальных водорослей. Клетки диатомей снаружи окружены твердой кремнеземной оболочкой, называемой панцирем, или фрустулой (рис. 160). Диатомовые водоросли живут одиночно или объединены в колонии, различного типа цепочки, ленты, звездочки, нити, «кустики». Почти все диатомеи автотрофы, но способны жить в темноте, питаясь гетеротрофно, за счет органических веществ окружающей среды.

Известны они достоверно с нижнего мела. Описано примерно десять тысяч современных видов, распространенных в океанах, морях, пресноводных водоемах и даже в почве. Они обильны как в планктоне, так и в бентосе, являясь наиболее важными продуцентами органического вещества, давая около четвер-

ти всей органики, создаваемой морскими организмами. Наиболее богаты по видовому составу и количеству диатомей холодные и приполярные области.

Панцирь диатомей формируется на базе пелликулы, он изнутри и снаружи покрыт тонким слоем органического вещества, состоящим главным образом из пектиновых веществ. Стенки панциря пронизаны мельчайшими отверстиями, обеспечивающими обмен веществ между протопластом и окружающей средой. Ундулиподии отсутствуют.

Панцирь состоит из двух разного размера створок. Большая по размерам половинка панциря — крышечка, или эпитека, — надевается на меньшую, или гипотеку, — как крышка на коробку. Каждая из половинок состоит из плоской либо выпуклой части и

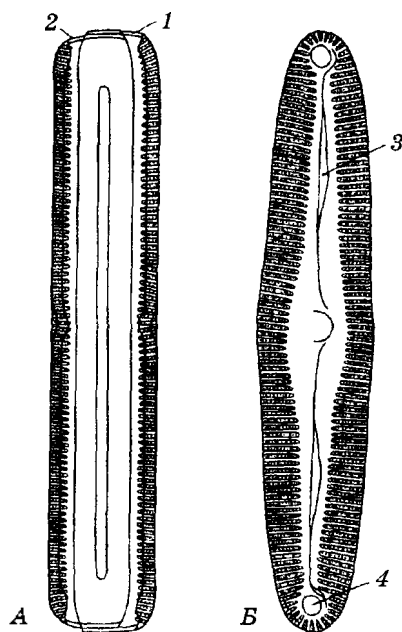


Рис. 160. Диатомовые водоросли:

А — пиннулярия (*Pinnularia*), вид со стороны пояса; Б — она же, вид со стороны шва: 1 — эпитека, 2 — гипотека, 3 — шов, 4 — узелок

поясового ободка. Оба ободка составляют вместе пояс панциря.

Часть диатомей — центрические диатомей — имеют радиально-симметричное строение створок и, не имея специального шва, не способны к активному движению. Другая часть — пеннатные диатомей — имеют билатерально-симметричные створки и характеризуются наличием особого щелевидного шва. Эти водоросли способны к активному передвижению.

Плазмалемма плотно прилегает к внутренней органической выстилке панциря. Цитоплазма постенная, а центральную часть клетки обычно занимает обширная вакуоль. Ядро крупное.

Пластиды разнообразной формы, либо мелкие — в форме зерен, лишенных пиреноидов, либо крупные — в форме пластинок, снабженных одним или несколькими пиреноидами. Они окрашены в различные оттенки желто-бурого цвета в зависимости от преобладания того или иного набора пигментов. Наиболее характерные пигменты — хлорофиллы *a* и *c* (разные его формы), β - и ϵ -каротины и бурые ксантофиллы — фукоксантин, диатоксантин и ряд других. Эти пигменты маскируют хлорофиллы. Главный запасной продукт — жирное масло, находящееся за пределами пластид в виде капель, а также полисахариды — хризоламиарин и полифосфатное соединение волютин.

Размножаются диатомей как вегетативным, так и половым способом. В первом случае наиболее обычно деление клеток по створкам надвое. При этом достраивающаяся после деления половина всегда меньшего размера и становится во всех случаях гипотекой. Это приводит к прогрессирующему измельча-

нию клеток, которое приостанавливается половым процессом. Половой процесс — изогамный или реже оогамный. Все диатомей — диплоидные организмы, мейоз происходит при гаметогенезе, и гаплоидны только гаметы.

Диатомовые водоросли занимают совершенно исключительное по своему значению место в общем круговороте веществ в природе. Они служат основным кормом для значительного количества водных организмов. Ими питается молодь очень многих рыб. Питательная ценность планктонных диатомей велика и не уступает ценности пищевых растений. Отмирая, диатомей дают массу детрита и растворимых органических веществ, идущих на питание бактерий и простейших. Диатомовые водоросли играют первостепенную роль в осадконакоплении. Панцири мертвых диатомей, опускающиеся из толщи воды, скапливаются в огромном количестве на дне, образуя в океанах и пресноводных водоемах так называемые диатомовые илы. Считается, что в 1 см³ диатомового ила содержится около 4,6 млн панцирей. Осадочная горная порода диатомит на 50–80 % состоит из панцирей диатомовых водорослей.

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ, ИЛИ ФУКОФИКОТЫ — FUCOPHYCOTA (= RHAEOPHYCOTA)

Почти все представители этого отдела живут в морях как донные, эпифитные, бентосные, реже как вторично планктонные организмы (род саргассум). Донные формы относятся к числу наиболее массовых донных макрофитов, особенно в холодных водах, где образуются заросли с биомассой до 40–100 кг на 1 м². Все бурые водоросли (а их насчитывают

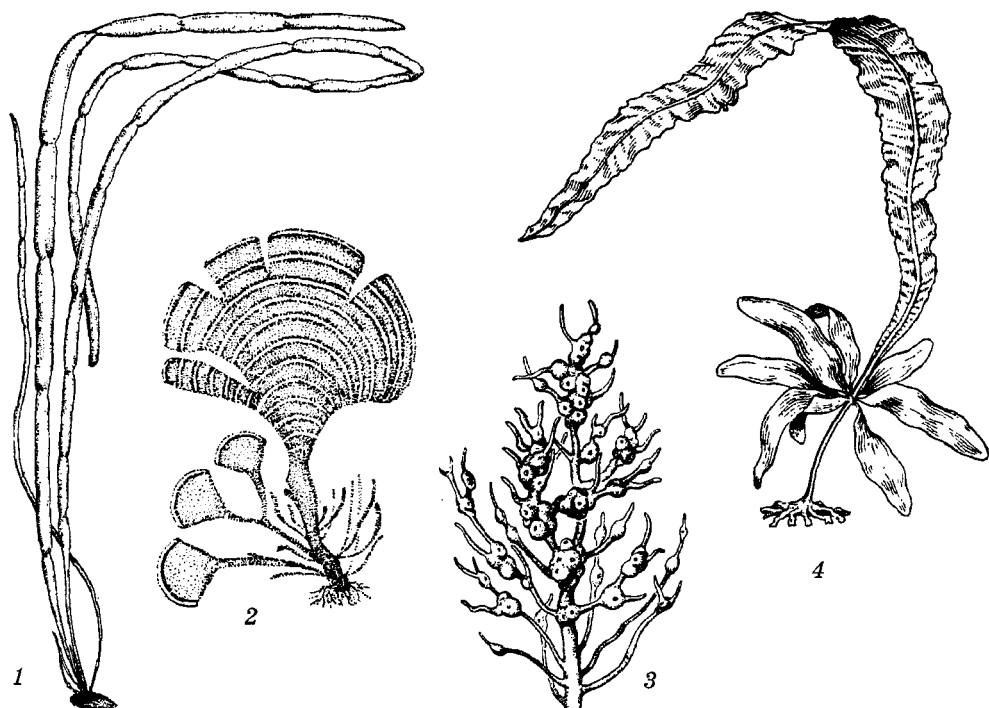


Рис. 161. Бурые водоросли:

1 — леатезия неоднородная (*Leathesia difformis*), 2 — падина павлинья (*Padina pavonia*), 3 — вершина ветви цистозеиры косматой (*Cystoseira crinita*), 4 — алария (*Alaria*)

около 1500 видов) — многоклеточные организмы. Архаичные представители отдела — ветвистые однорядные или многорядные нити; высокоорганизованные — имеют крупные расчлененные талломы (рис. 161). Это самые крупные из известных водорослей, иногда достигающие в длину нескольких десятков метров. Рост, по крайней мере, части крупных бурых водорослей осуществляется за счет внутренних интеркалярных меристем. Скудные ископаемые остатки бурых водорослей известны с силура и девона (палеозой).

Вегетативные клетки фукофикот окружены толстым легко ослизняющимися стенками, в состав которых входят целлюлоза и альгиновые кис-

лоты (полисахариды), составляющие основную часть опорного волокнистого материала. Аморфный матрикс, скрепляющий волокнистые компоненты, составляют ряд сульфатированных полисахаридов, в частности фукоидан. Внешний пектиновый слой клеточных стенок содержит, помимо упоминавшихся соединений, еще и альгин — натриевую соль альгиновой кислоты. Такое сложное строение клеточных стенок делает бурые водоросли весьма устойчивыми к высыханию, изменениям ионного состава внешней среды и придает гибкость их слоевищам.

Плазмалемма отграничивает протопласт от клеточной стенки. Общая структура протопласта соответ-

ствуется автотрофным эукариотическим клеткам. Ядро обычно одно. Из клеточных включений для бурых водорослей характерны *физоды* — пузырьки с большим количеством полифенолов. Сократительная вакуоль отсутствует, но обычные вакуоли имеются. Ундулиподиев у подвижных стадий (зооспор и гамет) два, но они различны по длине и строению. Пластиды разнообразны по форме и величине. Число их варьирует от 1 до многих. Чаще пластиды мелкие дисковидные и обычно лишены пиреноидов, реже — лентовидные, пластинчатые и в этом случае заметен выступающий пиреноид.

Пластиды окрашены в бурый цвет благодаря преобладанию среди пигментов ксантофилла — фукоксантина. Кроме того, имеются хлорофиллы *a* и *c*, а также β -каротин. Основным запасным продукт — полисахарид ламинарин. Он откладывается вне пластид — в цитоплазме. Кроме ламинарина, запасными продуктами служат шестиатомный спирт маннит и жиры.

Для большинства бурых водорослей характерно преобладание в жизненном цикле диплоидной фазы.

Размножение вегетативное, бесполое и половое. Вегетативное размножение осуществляется с помо-

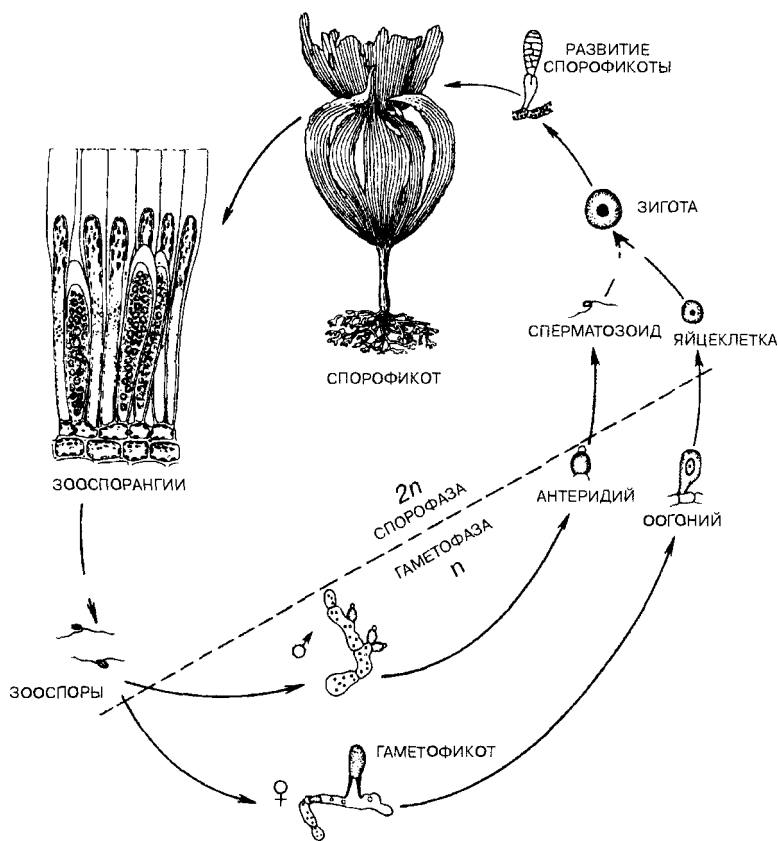


Рис. 162. Чередование поколений и смена ядерных фаз у бурой водоросли ламинарии (*Laminaria*)

щью частей таллома, споровое (бесполое) — с помощью гаплоидных подвижных или неподвижных спор, прорастающих в гаплоидные стадии — гаметофиты, на которых образуются половые органы. Половой процесс изогамный, гетерогамный и оогамный. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидный организм. У громадного большинства бурых водорослей наблюдается смена поколений: у одних изоморфная, у других гетероморфная. Бурые водоросли близки к золотистым, их иногда объединяют в один отдел. Последние — одноклеточные организмы, в изобилии представленные в пресных и морских водоемах по всему миру (подробнее здесь не рассматриваются).

В хозяйственном отношении наиболее важен род ламинария (*Laminaria*), представители которого известны под названием морской капусты (рис. 154). Ламинария имеет гетероморфный цикл с обязательным чередованием спорофита и гаметофита (рис. 162). Зрелые спорофиты ламинарий — крупные организмы длиной 0,5–6 м (иногда и больше). Их слоевище имеет одну или несколько пластин, расположенных на простом или разветвленном «стволе». «Стол» прикрепляется к субстрату с помощью ризоидов. «Стол» 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, в которых образуется множество сперматозоидов, а на женских — оогонии, где

формируется по несколько крупных яйцеклеток. Яйцеклетка выходит из оогония и оплодотворяется вне его, после чего сразу же прорастает в спорофит.

В северных морях широко распространен род фукус (*Fucus*) — довольно обычный обитатель береговой зоны (рис. 154). 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.

Слоевища ламинарий используют в пищу, в медицине разных стран и как источник получения йода.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — CHLOROPHYCOTA (= CHLOROPHYTA)

Это самый обширный отдел среди всех водорослей, насчитывающий около 13 тыс. видов. Ископаемые зеленые водоросли известны из поздних протерозойских отложений, возраст которых определяется 800–900 млн. лет. Зеленые водоросли разнообразны по внешнему виду: одноклеточные, сифональные, многоклеточные нитчатые и пластинчатые (рис. 163). Представители отдела большей частью обитают в пресных водах, хотя имеются морские и наземные виды. Их отличительный признак — чисто зеленый цвет сло-

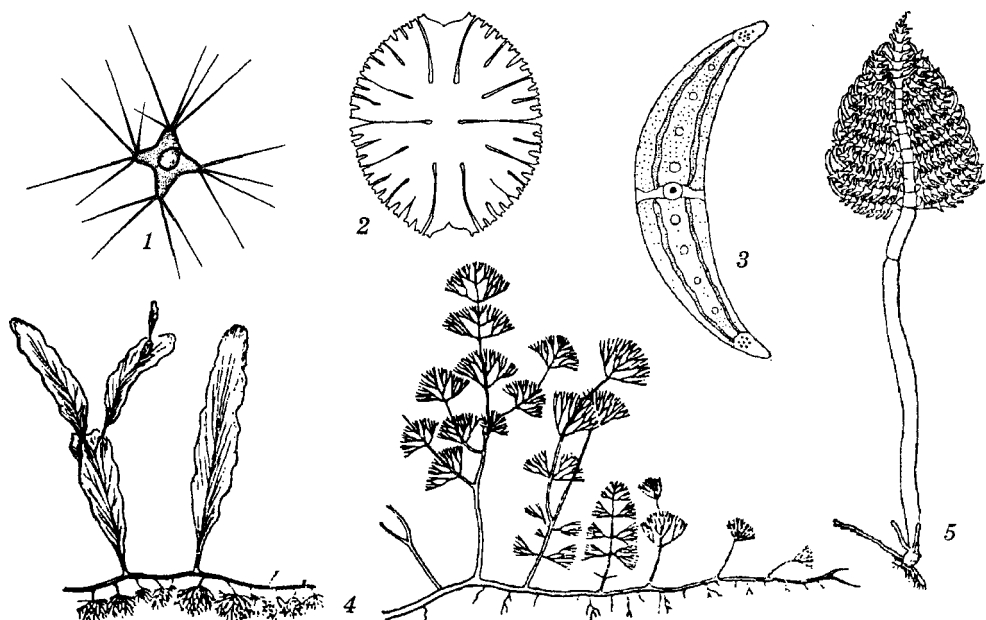


Рис. 163. Типы зеленых водорослей:

1 — хлорококковая одноклеточная водоросль *Polyedriopsis spinulosa*, 2 — клетка десмидиевой водоросли *Micrasterias rotata*, 3 — клетка кластериевой водоросли *Closterium leibleinii*, 4 — различные типы строения вертикальных ветвей *Caulerpa*, 5 — молодое слоевище сифоннокладовой водоросли (*Struvea*)

евищ, сходный с окраской высших растений, вызванный преобладанием хлорофилла над другими пигментами. Из ассимиляционных пигментов у них обнаружены хлорофиллы *a* и *b*, а также каротины.

Пластиды окружены оболочкой из двух мембран. Пиреноид может иметься или отсутствовать. У подвижных стадий есть два, четыре, реже много ундулиподиев одинаковой длины и одинакового строения. Клетки одноядерные или многоядерные, в большинстве покрыты целлюлозно-пектиновой оболочкой, редко голые, т. е. окружены пелликулой. Наблюдаются изо- и гетероморфная смены поколений. Запасной продукт — крахмал, откладывающийся внутри пластид, редко откладывается 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 массовом их развитии вода нередко принимает зеленую окраску. Хламидомонады имеют эллипсоидную 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 хроматофор (пластида), в который погружены пиреноид, пигментный глазок и пульсирующие вакуоли, находящиеся в передней части клетки (рис. 164).

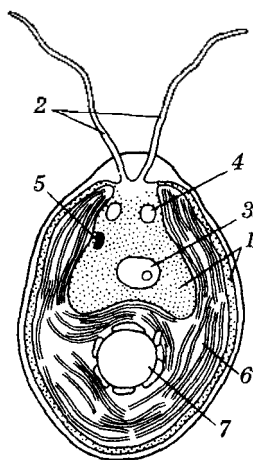


Рис. 164. Зеленые водоросли. Хламидомонада (*Chlamydomonas* sp.):

1 — цитоплазма, 2 — ундулиподии («жгутики»), 3 — ядро, 4 — пульсирующая вакуоль, 5 — пигментный глазок, 6 — хроматофор, 7 — пиреноид

При подсыхании водоема хламидомонады теряют ундулиподии, стенки их ослизняются, и в таком неподвижном состоянии они размножаются. Стенки дочерних клеток также ослизняются, и таким образом получается система вложенных друг в друга слизистых оберток, в которых группами расположены неподвижные клетки. При перенесении в воду клетки снова вырабатывают ундулиподии и возвращаются к одноклеточному подвижному образу жизни.

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). Ко-

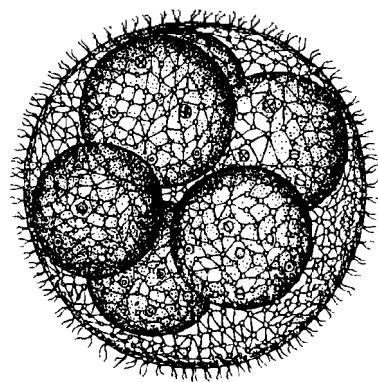


Рис. 165. Зеленые водоросли. Вольвокс золотистый (*Volvox aureus*).

Пример колониальной формы. Внутри материнской колонии видны дочерние

лонии вольвокса состоят из многих (500–600) клеток, расположенных по периферии шара в один слой (рис. 165). Внутренняя полость шара занята слизью. Каждая клетка снабжена двумя ундулиподиями, направленными наружу от шара, и по всему строению напоминает клетку хламидомонады. Это вегетативные клетки, выполняющие функции питания и движения, но неспособные 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 ундулиподиев, выполняющие функции полового размножения.

Вегетативное размножение у вольвоксов осуществляется с помо-

щью дочерних колоний, образующихся в материнских клетках путем последовательных 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), претерпевая мейоз и многократное деление. В результате возникает пластинка гаплоидных клеток, после чего постепенно формируется новое шаровидное тело вольвокса. Таким образом, у вольвокса основной цикл развития происходит 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, одетые гладкой оболочкой, содержат обычно чашевидный хроматофор и одно ядро. При бесполом размножении клетка делится на четыре или более дочерние клетки — *автоспоры*, которые еще внутри оболочки материнской клетки одеваются собственными оболочками. Освобождаются автоспоры после разрыва стенки материнской клетки. Половой процесс отсутствует. Хлорелла характеризуется очень быстрыми темпами раз-

множения и нередко служит объектом для изучения фотосинтеза. Она способна использовать до 12 % световой энергии (против 1–2 % у наземных растений). Хлорелла относится к числу полезнейших водорослей, так как ее сухое вещество содержит до 50 % полноценных белков, жирные масла, витамины В, С и К. Существуют промышленные установки по разведению хлореллы для получения дешевого корма.

Многочисленные виды спирогиры (*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 обычно происходит 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 две близлежащие клетки параллельных нитей образуют выросты, направленные друг к другу и сливающиеся в конце концов между собой. Через образовавшийся сквозной канал содержимое одной клетки в течение нескольких минут переливается в другую и сливается с ее протопластом. Образовавшаяся в результате слияния сжавшихся протопластов конъюгирующая клетка 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. 166).

Особое строение имеют некоторые зеленые водоросли, относящи-

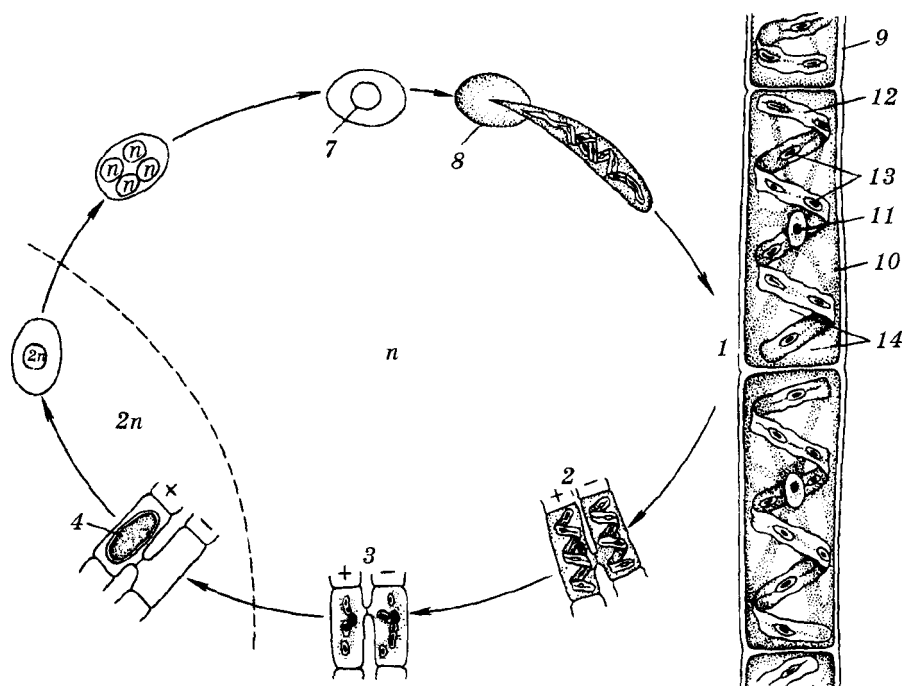


Рис. 166. Чередование поколений и смена ядерных фаз у зеленой водоросли спирогиры (*Spirogyra* sp.):

1 — часть таллома, 2–4 — последовательные стадии конъюгации, 4, 5 — зигота, 6 — зигота с четырьмя гаплоидными ядрами, возникающими в результате мейоза, 7 — зигота с одним функционирующим гаплоидным ядром (прочие отмерли), 8 — прорастание зиготы, 9 — клеточная стенка, 10 — цитоплазма, 11 — ядро, 12 — хроматофор, 13 — пиреноиды, 14 — вакуоли

еся к классу сифоновых, характеризующиеся сифональным типом тела. Их отличительная черта — отсутствие в теле растения клеточных перегородок. Внешне сифоновые нередко напоминают листостебельные растения. Таллом у них часто крупных размеров и иногда достигает 25–50 см в длину. Он одет толстой оболочкой, под которой находится постенный слой цитоплазмы, изнутри граничащий с непрерывной вакуолью и содержащий много ядер.

К зеленым водорослям иногда относят группу харовых (часто харовые выделяются в самостоятельный отдел). Виды хары (*Chara*) — довольно

крупные водоросли, произрастающие на мелководье и характеризующиеся сложно устроенным талломом.

Значение водорослей в природе и жизни человека

Благодаря обилию и широкому распространению водоросли имеют большое значение в отдельных экосистемах и в биосферном круговороте веществ. Биогеохимическая 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 биомассы (около $\frac{1}{4}$ всех органических веществ планеты). Их урожайность оценивают здесь в 1,3–2,0 т сухого вещества на 1 га поверхности воды за год. Огромна их роль в питании обитателей вод, 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 местобитаний. Почвенные водоросли активно участвуют в почвообразовании.

Водоросли можно использовать непосредственно в качестве пищевых продуктов или как сырье для получения различных веществ, ценных для человека. Некоторые бурые водоросли применяют как удобрения и для кормления домашних животных. Водоросли питательны, богаты вита-

минами, солями йода и брома. Морскую капусту (ламинарию) рекомендуют 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 микробиологических исследованиях при культивировании микроорганизмов. В России 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 еще далеко не исчерпаны.

Глава 10

ЦАРСТВО ГРИБЫ — *FUNGI*, *MYCOBIOTA*, ИЛИ *MYCETALIA*

Грибы — одна из наиболее загадочных и сравнительно малоизученных групп организмов. Они столь существенно отличаются от животных и растений, что большинство современных специалистов объединяют их в самостоятельное царство. В настоящее время учеными описано около 120 тыс. видов

грибов. Грибы занимают совершенно особое место в «экономике природы». Как и бактерии, это организмы-деструкторы, способные превращать органические вещества биосферы в простые соединения (CO_2 , H_2O , NH_3 и др.), завершая тем самым различные биогеохимические циклы.

Большинство людей хорошо знают лишь шляпочные грибы, однако их мир в действительности значительно богаче. Грибы крайне разнообразны по величине, внешнему виду, местам обитания и физиологическим особенностям. Многие грибы микроскопически малы (микромикоты), но есть среди них и экземпляры, плодовое тело которых достигает полуметра и более (макромикоты). Это всепроникающая группа организмов. Они обитают практически повсеместно, где может существовать жизнь. Считается, например, что верхние 20 см плодородной почвы в среднем содержат около 5 т грибов и бактерий на гектар¹.

Все грибы гетеротрофны, они либо сапротрофы (т. е. обитают на мертвом органическом материале), либо паразиты (т. е. питаются за счет живых организмов). Некоторые грибы, в частности дрожжи, получают энергию в процессе брожения, образуя этиловый спирт из глюкозы. Известна также группа хищных грибов с рядом приспособлений для захвата и переваривания мелких животных.

Быстрый рост грибов и нитчатое строение мицелия обуславливают особый тип их взаимоотношений с окружающей средой, неизвестный у других групп эукариот. Почти все клетки мицелия отделены от субстрата, на котором развивается гриб, лишь тонкой клеточной стенкой. Ферменты, выделяемые грибами, мгновенно воздействуют на материал субстрата и способствуют его частичному перевариванию вне грибной клетки. Такой полупереваренный материал легко абсорбируется всей поверхностью клетки.

В систематике грибов много спорного. К грибам относят прежде

всего четыре таксона, несомненно имеющих общее происхождение, — зигомикоты, аскомикоты, базидиомикоты и дейтеромикоты, или несовершенные грибы. Их считают либо классами, либо отделами, как принято в этой книжке. К грибам, как правило, относят и лишайники, слоевища которых образованы мицелием грибов.

Ранняя история грибов практически неизвестна. Древнейшие ископаемые, напоминающие грибы, находят в отложениях, которым примерно 800 млн лет. Однако бесспорные находки грибов появляются лишь начиная с ордовика (450–500 млн лет назад).

Основой вегетативного тела грибов является *мицелий*, или грибница, представляющий собой систему микроскопически тонких ветвящихся нитей — *гиф* с апикальным (верхушечным) ростом и боковым ветвлением. Он может весьма интенсивно расти, так что отдельный гриб за 24 ч образует мицелий длиной более километра. Часть мицелия, пронизывающая субстрат, получила название *субстратного*, другая, располагающаяся на поверхности, — *воздушного*. На воздушном мицелии обычно образуются органы размножения. Предполагается, что некоторые грибы являются крупнейшими по биомассе живыми организмами. В частности, в одном из американских научных журналов сообщалось, что единая живая масса гриба *Armillaria bulbosa*, грибница которого охватывает 15 га в лесу штата Мичиган (США), весила более 100 т, т. е. примерно столько же, сколько синий кит.

У таких грибов, как дрожжи, вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящими-

¹ По другим данным, эта цифра соответствует общей годичной продукции биомассы.

ся клетками. Если почкующиеся клетки не расходятся, образуется *псевдомицелий*.

Для части грибов (зигомикоты) характерен неклоточный мицелий, лишенный перегородок и представляющий как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер. Такой мицелий называется *ценоцитным*. Грибы с подобным мицелием ранее нередко называли низшими. Однако у большинства грибов мицелий разделен поперечными перегородками (септами) на отдельные клетки, содержащие одно или несколько ядер. Эти перегородки имеют поры, которые у части аскомикот достаточно велики, через них в соседние клетки могут проходить цитоплазма и даже ядра. Септированный (перегородчатый) мицелий может быть гаплоидным, дикарионтическим и диплоидным. Дикарионтический мицелий образован клетками, в которых протопласт — результат слияния двух протопластов гаплоидных клеток (плазмогамия), но ядра противоположного «физиологического знака» не сливаются, а «сосуществуют» независимо.

Грибная клетка, как правило, имеет хорошо выраженную клеточную стенку, состоящую из кристаллических микрофибрилл азотсодержащего полисахарида *хитина* и аморфного матрикса из различных полисахаридов, белков и других веществ (в частности, темно окрашенного пигмента *меланина*). У многих дрожжей скелетная часть стенки образована полисахаридами *глюканами*. Как и у бактерий, вторичная оболочка клеток у грибов может откладываться снаружи от первичной. Хитин значительно устойчивее к микробному разрушению, чем целлюлоза. Помимо клеточных стенок грибов, он входит в состав наружного

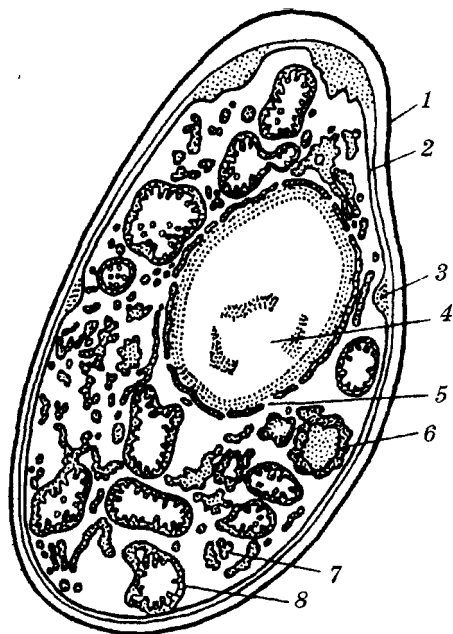


Рис. 167. Схема грибной клетки:

- 1 — клеточная стенка, 2 — плазмалемма, 3 — лямасома (парамуальное тельце), 4 — ядро, 5 — поры в ядерной мембране, 6 — жировые включения, 7 — эндоплазматический ретикулум, 8 — митохондрии

скелета членистоногих, но никогда не встречается у растений.

В протопласте типичных грибных клеток, окруженном плазмалеммой, хорошо различимы многочисленные рибосомы, митохондрии и ядра. Между клеточной стенкой и плазмалеммой располагаются *парамуральные тельца (ламасомы)* — мембранные структуры, имеющие вид многочисленных пузырьков (рис. 167). Количество ядер весьма различно. В отдельной клетке их может находиться от одного до 20–30, имеющих типичное строение, но очень мелких (1–3 мкм). Хромосомы также очень мелкие. Весьма часто в дикарионтическом мицелии, как сказано выше, каждая клетка содержит два несли-

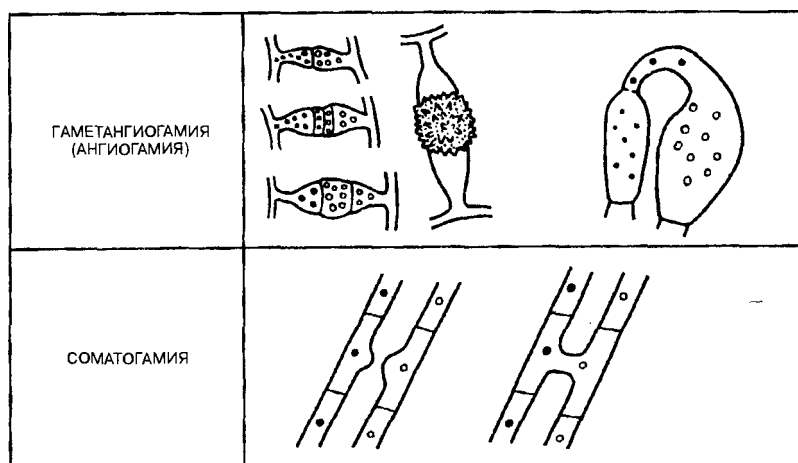


Рис. 168. Некоторые типы полового процесса у грибов

вающихся ядра. Митоз и мейоз грибов ядер своеобразен и отличается от такового у большинства организмов. Ядерная оболочка не исчезает и не появляется заново. Материнское ядро лишь перетягивается между двумя дочерними ядрами, и внутри образуется аппарат веретена, лишенный центриолей. В клетках грибов замечены многочисленные включения: гранулы гликогена, капли липидов и т. д. В вакуолях грибных клеток часто обнаруживают гранулы белков. Важнейшее запасное вещество большинства грибов — гликоген.

Грибы размножаются вегетативно, бесполым и половым путем. Кроме того, для многих из них характерны особые явления, получившие название гетерокариоза и парасексуального цикла. Вегетативное размножение осуществляется кусочками (частями) мицелия, которые дают начало новым мицелиям; с помощью *хламидоспор* (толстостенных клеток, предназначенных для перенесения неблагоприятных условий) и *артроспор* (тонкостенных коротких кле-

ток). Дрожжи вегетативно размножаются путем почкования клеток. При этом формирующаяся дочерняя клетка всегда меньше материнской.

Бесполое размножение происходит при помощи специализированных клеток — спор, лишенных ундулиподиев (такие спороношения обобщенно называют *анаморфами*). Часть спор развивается эндогенно (спорангиоспоры) в спорангиях, отделенных от мицелия сплошными септами (перегородками). Спорангии закладываются на специальных гифах — *спорангиеносцах*, поднимающихся над субстратом. Другой вид спор — *конидии*, в отличие от эндогенных спорангиоспор, образуются экзогенно на веточках мицелия — *конидиеносцах*. Бесполое размножение при помощи конидий характерно главным образом для аскомикот, базидиомикот и дейтеромикот. У некоторых грибов в цикле развития наблюдается несколько форм бесполого размножения.

Половое размножение отмечено у большинства отделов грибов, кроме дейтеромикот. Известны два ос-

новых типа полового процесса: гаметангиогамия и соматогамия, детали их будут описаны при характеристике отделов (рис. 168). Причем слияние гамет (плазмогамия) и их ядер (кариогамия) часто разделено во времени.

Различные формы *гаметангиогамии* характерны для зигомикот и аскомикот, но при этом всегда сливаются две специализированные половые структуры, не дифференцированные на гаметы. В качестве гамет здесь можно рассматривать свободно располагающиеся в гаметангиях ядра.

Для базидиомикот характерна *соматогамия*. В этом случае типичных половых органов не образуется, но сливается содержимое двух клеток вегетативного мицелия с образованием *базидии*, на которой формируются четыре базидиоспоры, имеющие разные «половые знаки». Гаплоидные *базидиоспоры* дают начало гаплоидному мицелию. Подробнее о половом процессе у базидиомикот см. ниже.

Многие грибы характеризуются *гетерокариозом* и парасексуальным циклом. Суть первого явления заключается в том, что ядра, находящиеся в общей цитоплазме, могут быть генетически разнородны. Такой *штамм* гриба будет *гетерокарионтическим*. Если ядра генетически сходны, то *штамм* *гомокарионтический*.

Парасексуальный цикл у грибов открыт в середине XX столетия, когда было обнаружено, что гаплоидные ядра в гетерокарионтическом мицелии могут сливаться с образованием диплоидных ядер. В таком диплоидном ядре хромосомы могут объединяться между собой с прохождением кроссинговера. Иногда после этого вновь возникают гаплоидные ядра.

Все грибы аэробы, однако способность их существовать в среде с пониженным содержанием кислорода отличает их от типичных растений и животных.

Особенности первичного метаболизма у грибов в общих чертах сходны с таковыми у прочих эукариотических организмов. Наличие дыхательных ферментов позволяет им осуществлять полное окисление органических соединений до энергетически бедных H_2O , CO_2 и NH_3 . Однако у части грибов (в частности, дрожжей) сохранилось спиртовое брожение, где разложение сахаров осуществляется ферментами до этилового спирта.

Как известно, животные крайне редко образуют продукты вторичного метаболизма, напротив, у растений и грибов они очень обычны, хотя и различны. Обилие продуктов вторичного метаболизма отчасти обусловлено ограниченной подвижностью двух последних групп организмов и особенностями питания грибов.

Существуют три важнейшие группы вторичных метаболитов грибов: *микоспорины* — вещества, способствующие изменению метаболизма стероидов, *антибиотики* и *микотоксины*. К последним, в частности, относятся афлатоксины, продуцируемые двумя видами рода аспергилл. Случайно попадая в организм человека и животных с зараженной грибами пищей, афлатоксины поражают печень, оказывают канцерогенное, тератогенное, мутагенное действие и нарушают иммунные реакции.

Как сказано выше, ряд проблем в систематике грибов дискуссионен. Дискуссионен и ранг крупнейших таксонов — их считают либо классами, либо подклассами, но иногда, а это более современная позиция, даже отделами.

В этой книге главнейшие таксоны рассматриваются как отделы.

ОТДЕЛ ЗИГОМИКОТЫ — ZYGOMYCOTA

Известно около 600 видов зигомикот. Большинство их представителей — наземные организмы, обитающие в почве на разлагающихся остатках растений и животных (сапротрофы). Некоторые зигомикоты — паразиты других грибов, животных и человека.

Зигомикоты подразделяют на два класса: зигомицетов (*Zygomycetes*) и трихомицетов (*Trichomycetes*). Границы этих классов не вполне ясны, но для трихомицетов не описано пока половых стадий.

Мицелии зигомикот обычно многоядерные, не разделенные септами на отдельные клетки. Основа клеточных стенок — хитин.

Половой процесс (где он известен) — зигогамия, что и отражено в названии отдела. Особенности процесса отражены на рис. 169. У зигомикот сливаются два, как правило, многоядерных гаметангия, отделенных септами от мицелия, на котором они образуются. В результате слияния два многоядерных протопласта объединяются. Гаплоидные «плюс» и «минус» ядра (ядра из разных гаметангиев имеют противоположный «физиологический знак») сливаются попарно, образуя молодой зигоспорангий с несколькими диплоидными ядрами. Зигоспорангий покрывается

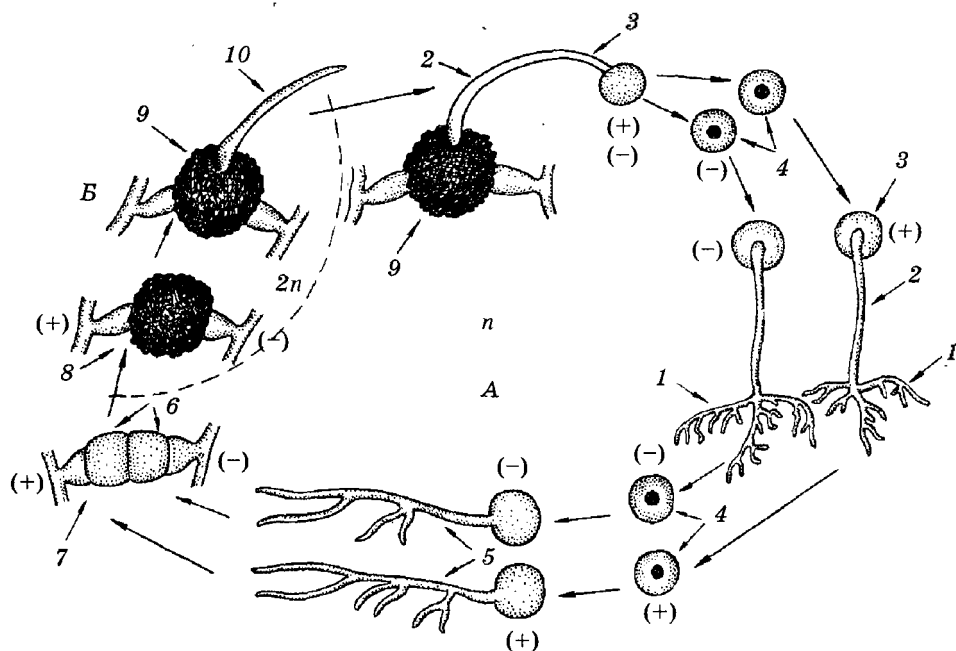


Рис. 169. Жизненный цикл мукора (*Mucor*). А — гаплоидная фаза; Б — диплоидная фаза:

1 — два гетероталлических (противоположных по физиологическому знаку) мицелия, 2 — спорангиеносец, 3 — спорангий, 4 — споры, 5 — прорастание спор, 6 — гаметангий, 7 — подвосток, 8 — зигоспора, 9 — прорастающая зигоспора, 10 — прорастающий мицелий

толстой шероховатой оболочкой и некоторое время находится в состоянии покоя. Позднее зигоспорангий прорастает, и происходит мейоз. В образовавшемся в результате прорастания спорангии эндогенно формируются споры различного «физиологического знака», которые дают начало новым мицелиям.

Весьма обычны представители рода мукор (*Mucor*) и его наиболее известный вид — мукор муцедо (*M. mucedo*). Эти грибы в большинстве питаются сапротрофно, за счет растительных остатков. Они образуют белый или серый налет (плесень) на пищевых продуктах (хлебе, варенье, овощах). Некоторые мукоровые вызывают микозы (мукоромикозы) легких (ложный туберкулез), головного мозга и других органов человека и сельскохозяйственных животных. Черную плесень на поверхности влажной, богатой углеводами пищи часто образует зигомикот — ризопус побегоносный (*Rhizopus stolonifer*).

Примерно 100 видов этого отдела формируют эндомикоризу растений, когда гифы гриба располагаются внутри клеток корней. Бесполое размножение зигомикот осуществляется с помощью спор, эндогенно образующихся в особых спорангиях.

ОТДЕЛ АСКОМИКОТЫ, ИЛИ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ — ASCOMYCOTA

Аскомикоты — один из обширнейших таксонов грибов, включающих более 30 000 видов, разнообразных как по строению, так и по образу жизни. Они подразделяются на два класса: эндомикетов (*Endomycetes*) и аскомикетов (*Ascomycetes*). Лишь представители последних имеют дикарион. Размеры аскомикот существенным образом варьируют. Среди них, помимо одноклеточных, известны многочисленные макроскопические грибы с крупными плодовыми телами, например сморчки, строчки и трюфели (рис. 170). Bere-

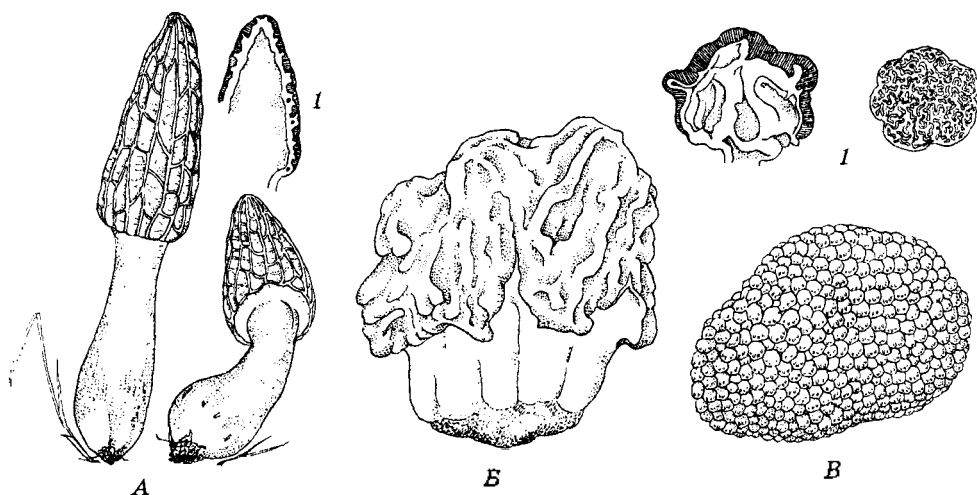


Рис. 170. Аскомикоты:

А — сморчок конический (*Morchella conica*); Б — строчок обыкновенный (*Gyromitra esculenta*); В — трюфель летний (*Tuber aestivum*); 1 — разрезы плодовых тел

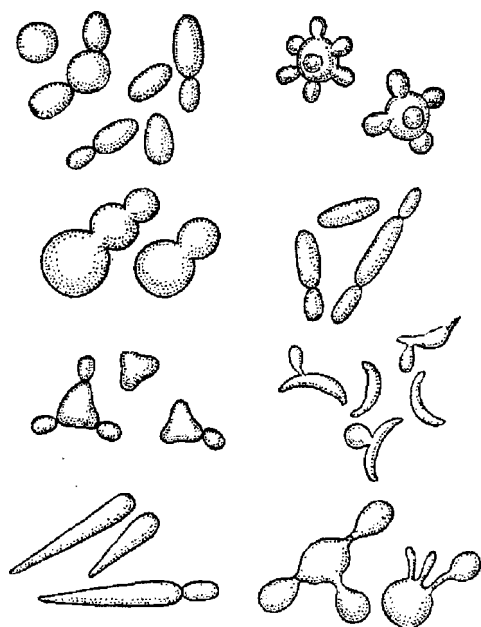


Рис. 171. Способы вегетативного размножения дрожжей (почкование)

Вегетативное тело аскомикот обычно представлено разветвленным и разделенным на клетки гаплоидным мицелием. У некоторых грибов этого класса мицелий может распадаться на отдельные клетки или почковаться. Вегетативное тело дрожжей представлено одиночными почкующимися, реже делящимися клетками, которые иногда остаются неразъединенными (рис. 171).

Разнообразные сизо-зеленые, красные и бурые плесени, вызывающие порчу пищевых продуктов, обычно относятся к аскомикотам. Оранжево-розовый грибок неуроспора (*Neurospora*), сыгравший важнейшую роль в развитии современной генетики, также представитель этого порядка.

Аскомикоты широко распространены в природе во всех природных зонах и регионах. По способу пита-

ния они чаще всего сапротрофы, обитающие в почве, лесной подстилке, на различных растительных субстратах; реже паразиты. Сапротрофные аскомикоты участвуют в минерализации органических веществ, особенно в разложении растительных остатков, содержащих целлюлозу. Сравнительно немногие аскомикоты развиваются на субстратах животного происхождения, содержащих кератин.

Аскомикоты — возбудители ряда болезней культурных растений (мучнистая роса, парша яблони и груши, каштановая гниль, голландская болезнь вяза). Они наносят большой ущерб сельскому хозяйству. К этому же отделу, однако, относится и ряд съедобных грибов, о которых упоминалось выше. Дрожжи играют огромную роль в жизни человека из-за своей способности сбраживать углеводы.

Клеточная стенка аскомикот двуслойная, что отличает ее от многослойной стенки базидиомикот. Она содержит хитин, но его количество у этого отдела грибов невелико (10–25 %). У дрожжей в клеточной стенке, помимо обычных для большинства аскомикот глюканов, обнаружены еще и маннаны — полимеры сахара маннозы. Клетки мицелия могут быть одно- или многоядерными. Поры в клеточных перегородках многих аскомикот крупные, через них ядра могут перемещаться из клетки в клетку.

В цикле развития сумчатых грибов большая роль принадлежит бесполому размножению. Споры бесполого размножения (конидии) образуются на гаплоидном мицелии экзогенно, т. е. наружно, отшнуровываясь на верхушках конидиеносцев. Половой процесс, типичный для аскомикот, — гаметангиогамия. Некоторые

виды аскомикот гомоталломны, иначе говоря, способны к самооплодотворению, т. е. к половому процессу в пределах одного штамма. Более обычны гетероталломные аскомикоты, для полового размножения которых требуется сближение мицелиальных нитей противоположного «физиологического знака» разных талломов.

У аскомикот половой процесс гаметангиогамия, но половые органы в этой группе грибов более дифференцированы, чем у зигомикот. Женский половой орган состоит из расширенной части *аскогона*, в протопласте которого свободно располагаются ядра, и нитевидной трихогины. Через трихогину содержимое мужского полового органа — антеридия — переливается в аскогон. При этом имеет место лишь плазмогамия — слияние двух протопластов. Мужские ядра в пределах общей цитоплазмы попарно сближаются с женскими ядрами, но не сливаются с ними. Затем из аскогона начинают расти *аскогенные гифы*, куда по мере их развития мигрируют пары сближенных мужских и женских ядер. Причем в гифах и аскогоне происходят их синхронные митотические деления. Клеточное деление в развивающихся аскогенных гифах ведет к образованию *дикарионов* — ассоциаций двух ядер противоположного «физиологического знака», одновременно существующих в одной клетке.

На верхушках гиф закладываются так называемые *аски*, или *сумки*. При этом ядра дикарионтической клетки сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро делится редукционно и митотически, в результате чего в аске обычно образуется восемь гаплоидных ядер. Вокруг каждого из них

образуются оболочки и в конечном итоге формируются *аскоспоры*¹.

Аски обычно формируются внутри *аскокарпа*, который сложен плотно переплетенными гифами и может достигать у макромикот довольно крупных размеров. Аскокарп может быть открытым, в виде чаши или блюдца — и тогда он называется *апотецием*; полузамкнутым, округлым или кувшинчатым, с узким отверстием на вершине — *перитецием*; замкнутым, округленным — *клеистотецием*. Аски на плодовых телах образуют особый слой, называемый *гимениальным* или *гимением*. Созревшие аскоспоры из апотециев выбрасываются активно, а из клеистотециев — после их разрыва.

Важнейшая группа аскомикот — *дрожжи*. Видов дрожжей довольно много, но существует предположение, что эти одноклеточные грибы не всегда родственны друг другу, а составляют сборный таксон. Большинство дрожжей — аскомикоты (род *Saccharomyces*), но часть их (роды *Candida*, *Cryptococcus*) относится к базидиомикотам.

Половой процесс у дрожжей относительно редок и упрощен.

Дрожжи очень широко распространены в природе, и многие природные процессы связаны с их жизнедеятельностью. Они обладают резко выраженным аэробным (дыхательным) обменом веществ. В качестве источников углерода дрожжи используют различные сахара, простые и многоатомные спирты, органические кислоты и многие другие соединения.

Ценнейшее для человека свойство дрожжей заключается в их способности сбраживать углеводы, расщепляя глюкозу с образованием эти-

¹ Половые спороношения в микологии известны под названием телеоморф.

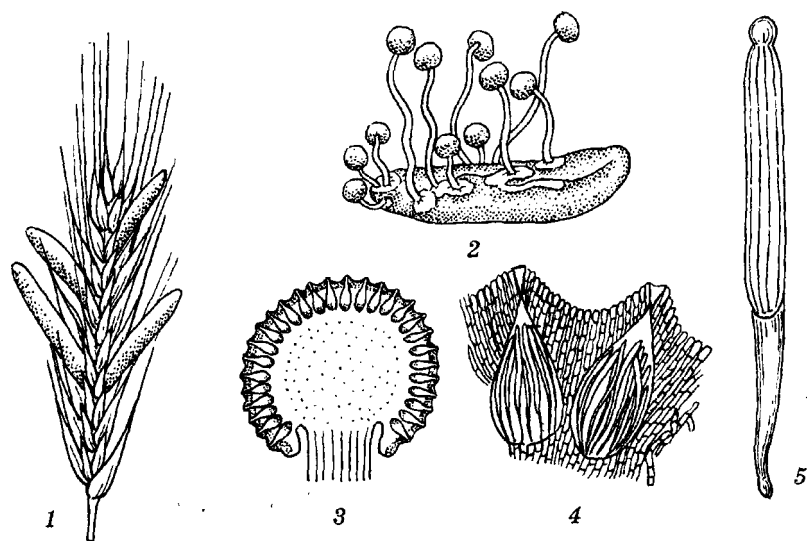


Рис. 172. Спорынья (*Claviceps purpurea*):

1 — колос ржи со склероциями, 2 — стромы, выросшие на перезимовавшем склероции, 3 — продольный срез через строму с перитециями, 4 — продольный срез через перитеции с сумками, 5 — сумка с нитевидными аскоспорами

лового спирта и углекислого газа. Вследствие чего они используются в виноделии, хлебопечении и пивоварении. Важно отметить, что среди дрожжей нет видов, образующих токсичные для человека вещества. При порче пищевых продуктов, вызываемой дрожжами, меняется вкус и внешний вид, но ядовитые соединения не накапливаются.

Наиболее известны пекарские дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*). Они существуют только в культуре и представлены сотнями рас: винными, хлебопекарными, пивными, спиртовыми и др. Для изменения полезных свойств дрожжей путем введения новых генов используют методы генной инженерии. Полисахариды (маннаны и глюканы), образующие частью видов, используют в

медицине как основу для получения различных биологически активных веществ.

Большой практический интерес представляют виды рода спорынья — *Claviceps*. Основная масса представителей рода паразитирует на злаках. Важнейший в хозяйственном отношении вид — *C. purpurea* (рис. 172). На пораженных спорыней злаках хорошо заметны склероции¹, имеющие вид рожков темно-фиолетового, почти черного цвета. Склероции зимуют в почве, на которую они попадают при созревании или при уборке урожая. Весной склероции прорастают головчатыми плодовыми телами, образованными плотными сплетениями гиф. По периферии плодовых тел образуются аскокарпы типа перитециев. В них

¹ Склероции — многоклеточные покоящиеся, плотные вегетативные тела грибов (ср. плодовое тело).

формируются аскоспоры. Аскоспоры спорыньи заражают злаки в период цветения. Через несколько дней после заражения на растениях развиваются конидиальные стадии гриба. В завязи цветков злаков образуется плотная масса, покрытая слоем конидиеносцев, продуцирующих огромное количество конидий, погруженных в сладкую жидкость, выделяемую грибом, так называемую медвяную росу, привлекающую насекомых. Привлеченные медвяной росой насекомые переносят конидии на здоровые растения и способствуют дальнейшему распространению инфекции.

Склероции спорыньи содержат высокотоксичные алкалоиды — азотсодержащие производные лизергиновой кислоты. Употребление в пищу муки, засоренной спорыньей, вызывает у человека тяжелое отравление — эрготизм, «антонов огонь». Вместе с этим алкалоиды спорыньи широко применяются в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых, нервных и других заболеваний. Особенно эффективны они в акушерско-гинекологической практике, где спорынья применяется с XV в.

ОТДЕЛ БАЗИДИОМИКОТЫ — BASIDIOMYCOTA

Наиболее привычные нам грибы принадлежат к базидиомикотам. Базидиомикоты объединяют 25–30 тыс. видов.

Название отделу дали по особым репродуктивным структурам — *базидиям*, на которых образуются *базидиоспоры*. Зрелые базидиоспоры, опадая, при прорастании образуют так называемый первичный мицелий. Он всегда гаплоидный и первоначально может быть ценоцитным,

но позднее разделяется на одноядерные клетки. Довольно скоро происходит слияние вегетативных клеток первичного мицелия, что представляет начало полового процесса. У гомоталломных видов сливаются клетки соседствующих гиф одного мицелия; у гетероталломных, к которым относится большинство базидиальных грибов, — клетки гиф первичных мицелиев, берущих начало от базидиоспор с противоположными «физиологическими знаками». При этом сливается цитоплазма (плазмогамия), а ядра объединяются в пары — дикарионы, которые затем синхронно делятся, не сливаясь. Этот вторичный дикарионтический мицелий существует длительное время, пронизывая субстрат: почву, древесину, стебли и листья растения-хозяина. Поры такого вторичного мицелия у многих базидиомикот (исключая ржавчинные и головневые грибы) окаймлены толстыми бочонковидными структурами, хорошо заметными на электронных микрофотографиях. Вторичный мицелий, в основной своей массе дикарионтический, у большинства базидиомикот образует *базидиокарпы* — мясистые спорообразующие тела, особенно хорошо известные у шляпочных грибов, дождевиков и трутовиков.

Верхушечные клетки гиф вторичного мицелия обычно делятся с образованием *пряжковидного мостика* (рис. 173). Эти мостики-пряжки обеспечивают распределение ядер каждого типа между дочерними клетками. У части верхушечных двухъядерных клеток происходит слияние ядер, т. е. кариогамия и лишь эта часть вторичного мицелия диплоидна. Таким образом, завершается половой процесс, начавшийся в момент слияния клеток первичных ми-

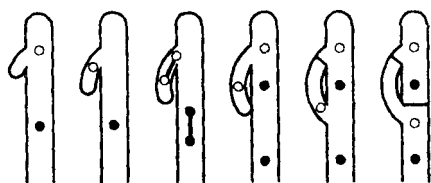


Рис. 173. Схема строения
пряжковидного мостика

целиев. Диплоидная клетка превращается в молодую базидию. Диплоидное ядро такой базидии затем редукционно делится. На базидии, на особых выступах-стеригмах, формируются 2–4 базидиоспоры, куда и переходят гаплоидные ядра.

Базидиомикоты отличаются от аскомикот следующими признаками:

1. Базидиоспоры (половое спороношение) образуются на базидии экзогенно. У аскомикот аскоспоры образуются эндогенно — в сумке.

2. Половые органы отсутствуют; половой процесс упрощен и представлен большей частью соматогамией.

3. В цикле развития господствует дикарионтическая стадия. Диплоидна только молодая базидия. Базидиоспоры и первичный мицелий гаплоидны. У аскомикот в цикле развития господствует гаплоидная стадия; диплоидные стадии (аскогенные гифы и молодая сумка) короткие.

4. Базидиокарпы, т. е. плодовые тела базидиомикот, сложены из дикарионтических гиф. У аскомикот аналогичные образования (аскокарпы) состоят из гаплоидного мицелия.

В зависимости от субстрата, на котором развиваются базидиомикоты, среди них выделяют несколько экологических групп, главнейшие из них три:

1. *Ксилофилы*, обитающие на древесине и являющиеся в основном

сапротрофами, — трутовики, опенки и часто культивируемый съедобный гриб вешенка.

2. *Почвенные сапротрофы*, растущие на опаде и в различных горизонтах гумусового слоя. Наиболее известные грибы этой группы — виды шампиньонов.

3. *Микоризные грибы*.

Культивируют почти исключительно грибы ксилофилы и почвенные сапротрофы. Проблема промышленного выращивания наиболее ценных в пищевом отношении микоризных грибов, таких как белый гриб, рыжик и др., пока не решена.

Мицелий шляпочных грибов может пронизывать довольно значительные объемы субстрата. В относительно однородном субстрате, например на полянах или лугах, он растет равномерно по всем направлениям и отмирает в центре. В результате возникают круги мицелия диаметром иногда до 30 м, обнаруживающиеся по кольцам надземных плодовых тел. Такие круги получили в народе название «ведьмины кольца».

Базидиомикоты, как сказано выше, нередко разделяют на два три класса, из которых крупнейшим является класс базидиомицеты (*Basidiomycetes*). Этот класс, в свою очередь, делят на порядки, но их объемы и принципы, заложенные в основу деления, не совпадают у разных авторов. Поэтому здесь принято деление на две формальные или полужформальные группы, которые нередко используются микологами в практической работе. Речь пойдет о группах порядков, известных как гименомицеты и гастеромицеты.

Гименомицеты наиболее известны по шляпочным грибам. Сюда же относятся рогатиковые грибы и трутовики (рис. 174). У большинства гименомицетов базидии образуют тес-

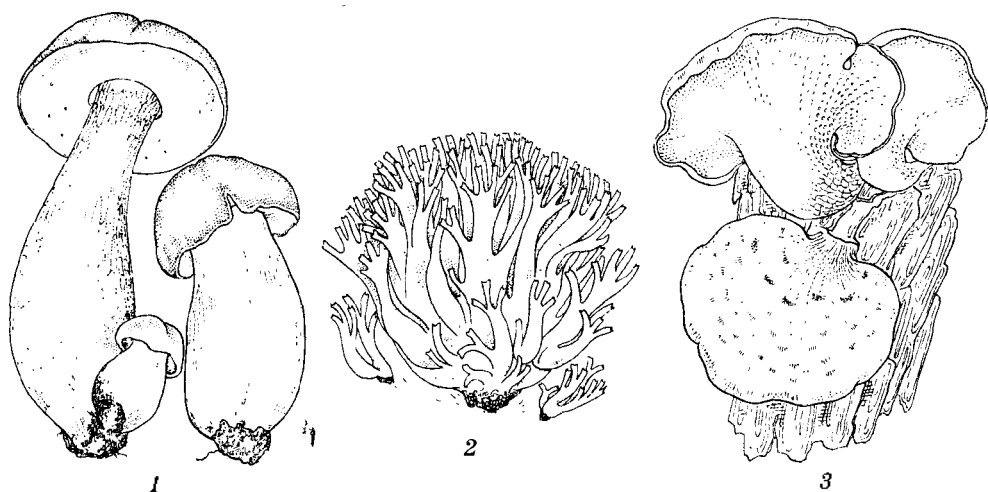


Рис. 174. Базидиомикоты (гименомицеты):

1 — болетовый гриб — белый гриб (*Boletus edulis*), 2 — рогатиковый гриб — рамария желтая (*Ramaria flava*), 3 — трютовик — кориолус многоцветный (*Cortolus versicolor*)

ный палисадный слой — гимений, расположенный на поверхности плодовых тел — базидиокарпов. Вегетативная их часть — грибница находится в субстрате (в почве, древесине и т. д.).

Поверхность базидиокарпов, несущая гимений, называется *гименофором*. У большинства шляпочных грибов гименофор располагается с нижней стороны так называемой шляпки и может быть трубчатым или пластинчатым. Он нередко различно окрашен, что зависит от цвета зрелых базидиоспор. У рогатиковых грибов гимений покрывает зубцы и пальцевидные выросты базидиокарпа.

Базидиокарпы гименомицетов разнообразны по форме, величине, консистенции и окраске. Они могут быть однолетними и многолетними. Большинство шляпочных грибов, завершающих цикл развития в одну вегетацию, характеризуется мягкими мясистыми плодовыми телами. Время их существования — от несколь-

ких часов, например, у мелких видов рода навозник (*Coprinus*), до 10–14 суток. Многолетние деревянистые плодовые тела имеют трютовика. Гимений у них продуцирует базидиоспоры в течение всего вегетационного периода, причем трубочки гименофора нарастают и функционируют в течение нескольких лет. Известны даже 80-летние плодовые тела трютовиков. Репродуктивные возможности шляпочных грибов громадны — один базидиокарп рассеивает миллионы спор.

В лесах разных типов на стволах деревьев довольно широко встречаются колытообразные наросты. Это грибы из рода трютовик (*Fomitopsis*). Наиболее обычен трютовик настоящий (*F. fomentarius*), обитающий преимущественно на ослабленных и мертвых березах. Грибы рода феллинуз (*Phellinus*) имеют плотные плодовые тела различной формы. Стерильная форма одного из видов этого рода (*Ph. igniarius*), поселяющая-

ся на живых и мертвых стволах многих лиственных пород, чаще березы, известна под названием «чага» (*Inonotus obliquus*). Она развивается в трещинах коры в виде черных бугорчатых наростов неправильной формы, которые нередко заготавливают для медицинских целей. Экстракт чаги довольно широко используют в медицине для лечения некоторых онкологических заболеваний. Оба описанных гриба — трутовик и чага — ксилофилы.

Большинство базидиальных грибов, попадающихся грибникам в осеннем лесу, относятся к порядку агариковых (*Agaricales*). Все они либо сапротрофы, либо микоризообразователи, реже ксилофилы. Базидиокарпы представителей этого порядка мягкие, однолетние, имеют пластинчатый или трубчатый гименофор и у большинства видов состоят из шляпки и ножки. На ранних стадиях развития базидиокарп может быть покрыт пленкой, которая разрывается по мере роста гриба. У представителей, некоторых родов остатки ее видны на верхней поверхности шляпки (мухоморы) или в основании ножки, где образуется чашевидное покрывальце (вольва).

Наиболее известные съедобные грибы гименомицеты — белый гриб (*Boletus edulis*), подосиновик (*Leccinum aurantiacum*), подберезовик (*L. scabrum*), виды рода масленок (*Suillus*) и др. — относятся к семейству болетовых (*Boletaceae*). Съедобные грибы (их насчитывается свыше 150 видов) по пищевым качествам делят на 4 категории. К первой относят белый гриб, рыжик, некоторые виды груздей. Масленки, часть подберезовиков, подосиновики — грибы второй категории. Сыроежки

считают грибами третьей категории. Различные рядовки, горькушки, зеленушки — четвертой.

В Западной Европе из дикорастущих грибов особенно популярны польский гриб (*Xerocomus badius*), цезарский гриб (*Amanita caesaria*) и трюфели (*Tuber*)¹. Учет запасов грибов в одном из типов смешанного леса показал, что их количество варьирует от 50 до 175 кг на гектар, но обычно используется не более 5 % их биомассы. К семейству агариковых, или шампиньоновых (*Agaricales*), относят преимущественно гумусовые сапротрофы. Наиболее известен из них шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*, рис. 175). Этот гриб широко культивируют. Промышленная культура шампиньона ведет начало с конца XVII в. Только во Франции, занимающей первое место по культивированию этого гриба, ежегодно собирают около 150 тыс. т плодовых тел. Вместе с другим культивируемым грибом из Восточной Азии — шиитаке (*Lentinus edodes*) он дает 80 % мирового производства грибов.

Помимо шампиньонов, в Германии, Японии и Китае выращивают грибы из рода коллибия (*Collybia*), вольвариеллу съедобную (*Volvariella esculenta*), вешенку (*Pleurotus ostreatus*) и ряд других видов. В качестве субстрата используется рисовая солома, отходы лесоперерабатывающих производств. Вешенка успешно культивируется на расщепленных вдоль отрезках стволов деревьев. Значительно реже культивируют трюфели и некоторые другие грибы.

Остановимся еще на роде псилоцибе (*Psilocybe*). Съедобных грибов в этом роде нет. Однако они имеют своеобразное применение в связи

¹ Относится к аскомикотам.

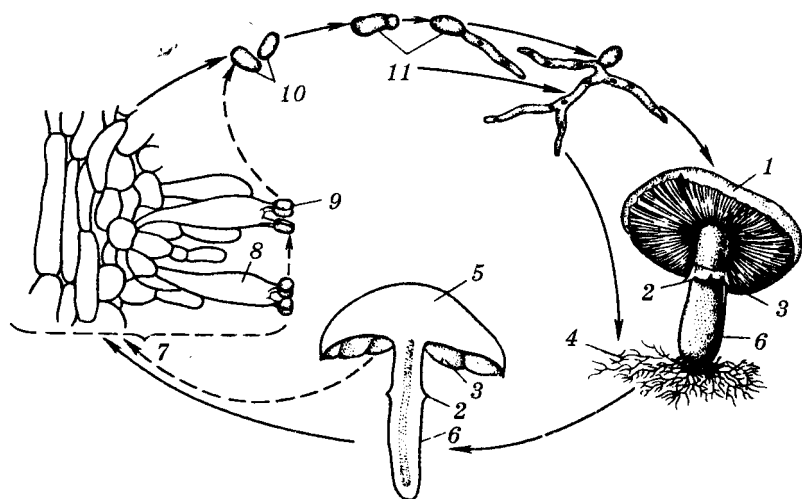


Рис. 175. Жизненный цикл шампиньона:

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

со способностью вызывать галлюцинации. Индейцы Центральной Америки использовали их при религиозных церемониях и считали божественными грибами. Из тел грибов, относящихся к роду псилоцибе, выделено галлюциногенное вещество, называемое псилоцибином.

Многие ядовитые грибы принадлежат к семейству мухоморовых (*Amanitaceae*). Род мухомор (*Amanita*) содержит много ядовитых видов, а бледная поганка (*A. phalloides*) и мухомор вонючий (*A. virosa*) ядовиты смертельно. Токсины, содержащиеся в них, — фаллоидин и аманитин — относят к группе полипептидов. Признаки отравления проявляются через 10–12 ч, когда помочь пострадавшему уже трудно. Многие яды древности и средних веков приготавливали именно из этих грибов.

Гастеромицеты образуют базидиоспоры внутри базидиокарпов, полностью замкнутых, по крайней мере, на ранних этапах развития. Внутренняя часть плодовых тел гастеромицетов называется *глебой*. Гастеромицеты в основном почвенные сапротрофы. Наиболее известные гастеромицеты — дождевики¹ (рис. 176). Эти грибы в молодости съедобны, но позднее внутренняя часть базидиокарпов (глеба) высыхает. Если дотронуться до зрелого дождевика, из верхушечного отверстия вылетает облачко очень мелких базидиоспор, число которых у крупных грибов достигает нескольких триллионов. У весьма своеобразного по внешнему виду гриба — веселки (*Phallus impudicus*) — базидиоспоры располагаются на верхушке плодового тела и погружены в липкую

¹ Грибы, называемые дождевиками, относятся к различным родам.

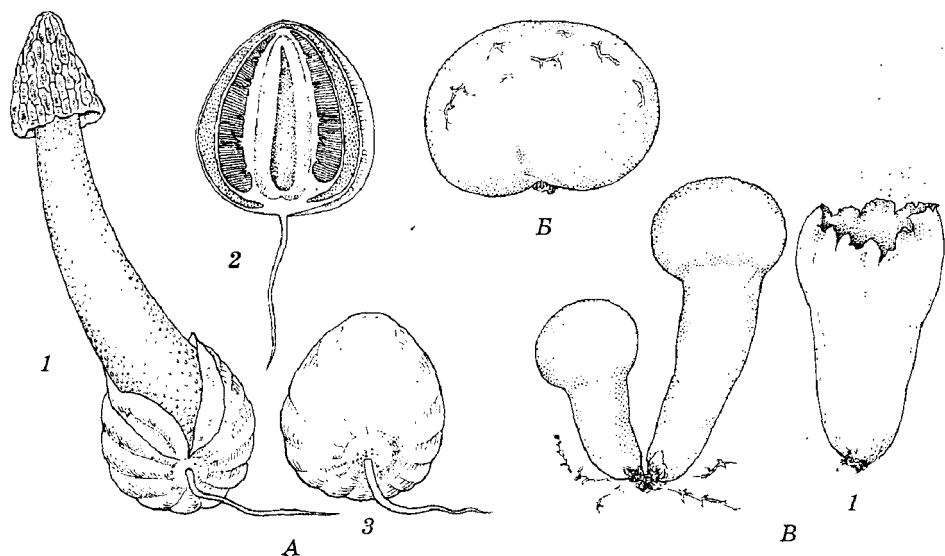


Рис. 176. Базидиомикоты (гастеромицеты):

А — фаллюсовый гриб веселка обыкновенная (*Phallus impudicus*): 1 — плодовое тело, 2 — стадия яйца в разрезе, 3 — стадия яйца. Дождевики: Б — порховика чернющая (*Bovista nigrescens*); В — головач продолговатый (*Calvatia excipuliiformis*): 1 — стадия рассеивания спор

массу, имеющую гнилостный запах (рис. 176). Привлекаемые этим запахом мухи распространяют споры, пристающие к их лапкам и туловищу. Иногда на почве в хвойных лесах можно заметить небольшие грибы, напоминающие по форме звезду. Это также гастеромицеты, относящиеся к роду звездовик (*Geastrum*).

Класс гетеробазидиомицеты характеризуются наличием сложной, многоклеточной или с очень крупными стеригмами (выростами, на которых сидят базидиоспоры) базидии. Весьма часто гетеробазидиомицеты имеют студенистые плодовые тела. Большинство гетеробазидиальных грибов — сапротрофы на гниющей древесине, но встречаются и паразиты, нередко паразитирующие на плодовых телах других грибов. Гетеробазидиомицеты очень обычны в тропиках и субтропиках, но иногда

встречаются и в лесах стран умеренного климата. В лесах России наиболее обычные так называемые дрожалковые грибы. В сухой период заметить их нелегко, но в дождливую погоду они выступают на сухих веточках или отмершей коре деревьев в виде студенистых подушечек, похожих на желтые, оранжевые, коричневые или черные кусочки мармелада.

Класс телиоспоромицеты получил название от зимующей толстостенной, покоящейся клетки — телиоспоры. Все они исключительно паразиты растений. К телиоспоромицетам относят ржавчинные и головневые грибы. Плодовых тел они не образуют.

Головневые в основном поражают цветки (тычинки, завязи), семена, вызывая их разрушение, а также листья, стебли, реже корни, на которых появляются характерные вздутия в

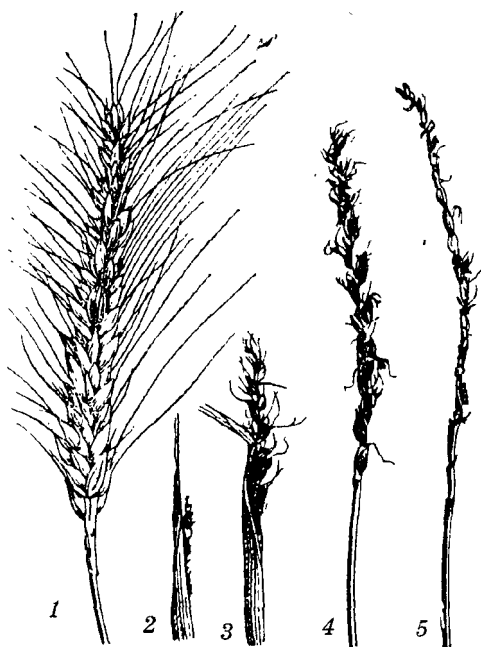


Рис. 177. Колосья мягкой пшеницы:

1 — здоровый, 2-5 — поражены пыльной головней

виде полос или 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 поражают культурные злаки, вызывая заболевание — головню (рис. 177). 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 меньше, чем от головневых. В результате поражения растений ржавчинными грибами снижается масса зерна и содержание в нем белков. Убытки во всем мире от ржавчины хлебных злаков ежегодно составляют около 1,5 млрд долларов.

ОТДЕЛ ДЕЙТЕРОМИКОТЫ, ИЛИ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ — DEUTEROMYCOTA, ИЛИ FUNGI IMPERFECTI

Наряду с аскомикотами и базидиомикотами дейтеромикоты — одна из крупнейших групп грибов. Полагают, что она объединяет 25-30 тыс. видов. К этому отделу относятся грибы, чей жизненный цикл проходит в гаплоидной стадии без полового процесса (или он неизвестен). Размножаются эти грибы бесполым путем — преимущественно конидиями. Иначе говоря, несовершенные грибы — по сути, бесполое формы (анаморфы) представителей названных отделов и могут считаться формальным таксоном, который, однако, по традиции признается почти всеми микологами. Тесные связи с аскомикотами или, в части слу-

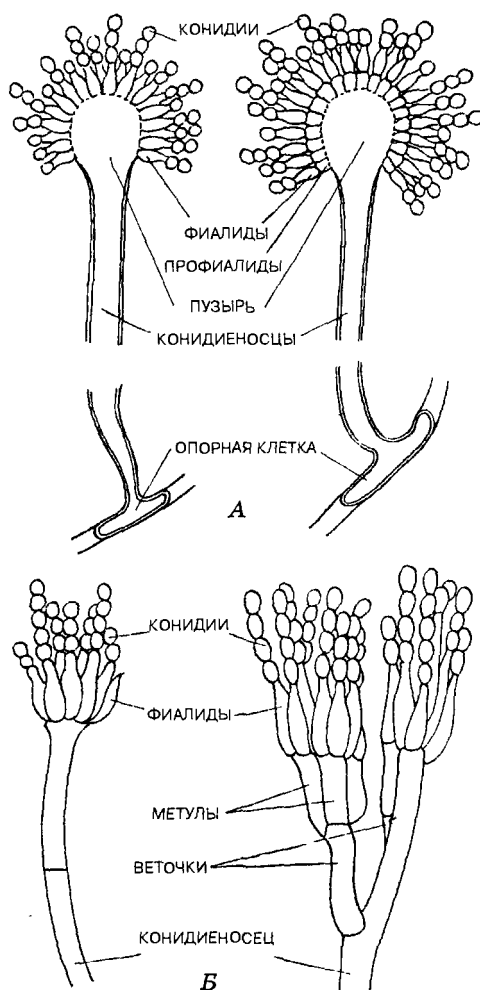


Рис. 178. Строение конидиеносцев несовершенных грибов:

А — аспергилл, Б — пеницилл

чаев, с базидиомикотами проявляется в морфологии, биологии анаморф и биохимии. Большинство несовершенных грибов при установлении полового процесса и изучении плоношения оказываются аскомикотами, хотя среди них есть и базидиомикоты. Так, например, представители формального рода *Penicillium* — анаморфы аскомикота *Talaromyces*.

Парасексуальные циклы, особенно характерные для этих грибов, поддерживают изменчивость и, очевидно, частично компенсируют отсутствие у них полового процесса. Вполне возможно, что дейтеромикоты — это наиболее специализированные линии эволюции грибов. Однако единого взгляда на место несовершенных грибов в системе царства пока нет.

Дейтеромикоты широко распространены в природе и в изобилии встречаются на различных субстратах, принимая вместе с другими грибами участие в разложении органических остатков и в почвообразовательном процессе. Многие грибы этого отдела паразитируют на высших растениях, вызывая серьезные болезни сельскохозяйственных культур, приносящие народному хозяйству большой экономический ущерб.

Часть дейтеромикот выделяет высокотоксичные соединения микотоксины. Очень опасны в силу своей канцерогенности афлатоксины — группа вторичных метаболитов, производимых аспергиллом паразитическим (*Aspergillus parasiticus*). Другая группа грибных ядов — трихотецены. Они подавляют синтез белка у эукариот. Микотоксины, выделяемые грибами из рода альтернария (*Alternaria*), вызвали весной 1944 г. тяжелейшую вспышку алиментарной токсической алейки в СССР, что было связано с употреблением в пищу зерен злаков, перезимовавших в поле и зараженных этими грибами.

Примером паразитных дейтеромикот 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

вызывают микотоксин гриба — фузариотоксин, а также закупорка сосудов гифами и продуктами разложения тканей растения-хозяина.

Однако среди несовершенных грибов довольно много видов, полезных для человека. Следует, прежде всего, сказать о грибах из рода пеницилл (*Penicillium*) и аспергилл (*Aspergillus*) (рис. 178). У части представителей этих родов известны также сумчатые стадии, в связи с чем их нередко рассматривают среди аскомикот. Пенициллы и аспергиллы широко используются в микробиологической промышленности для биотехнологического производства ряда органических кислот (лимонной, фумаровой, глюконовой и др.), ферментов (протеиназ, амилаз и др.) и антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фумагиллина). Антибиотики подавляют рост других организмов (особенно бактерий), поэтому их применяют для лечения многих заболеваний человека. Первый антибиотик был открыт в 1928 г. А. Флемингом, а десять лет спустя Г. Флори и его коллеги из Оксфордского университета выделили чистый пенициллин, производство которого было развернуто в США во время Второй мировой войны. Лекарство это без преувеличения спасло миллионы человеческих жизней. В 1945 г. Г. Флори, А. Флемингу и Э. Чейну была присуждена Нобелевская премия за открытие пенициллина и выделение его в чистом виде.

В 1979 г. швейцарская фирма «Сандоз» стала получать в промышленных масштабах циклоспорин — вещество, выделенное из скандинавского штамма почвенного несовершенного гриба *Folypocladium inflatum*. Циклоспорин, состоящий из 13 различных аминокислот, подавляет иммунные реакции, возникающие

при трансплантации органов, его вводят при угрозе отторжения пересаженных органов или тканей.

Некоторые пенициллы придают, как ни странно, благодаря микотоксинам специфический вид, запах и вкус определенным сортам сыра. Именно им, а точнее, *Penicillium roquefortii* и *P. camambertii*, человечество обязано существованием двух превосходных сыров — рокфора и камамбера. Процессы, вызываемые вторичными метаболитами двух видов аспергиллов — *Aspergillus oryzae* и *A. soyaе*, лежат в основе производства соевого соуса.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ — LICHENES, ИЛИ PHYCOMYCOTA

Лишайники — своеобразная группа симбиотических организмов, основу слоевища которых образует мицелий гриба. В организме лишайника сосуществуют два компонента: гетеротрофный — гриб (микобионт) и автотрофный — различные водоросли (фикобионт), образующие единый симбиотический организм.

Гетеротрофные компоненты лишайника относятся к аскомикотам, в силу этого обстоятельства некоторые систематики иногда сближают лишайники непосредственно с аскомикотами. Лишь относительно редко у некоторых тропических и субтропических видов лишайников гриб относится к базидиомикотам.

Лихенологи (специалисты, изучающие лишайники) полагают, что существует не менее 18 000 видов лихенизированных аскомикот, образующих слоевище лишайников. Эти аскомикоты в составе слоевища лишайников морфологически резко отличаются от свободноживущих видов.

Подавляющее большинство автотрофных компонентов лишайников

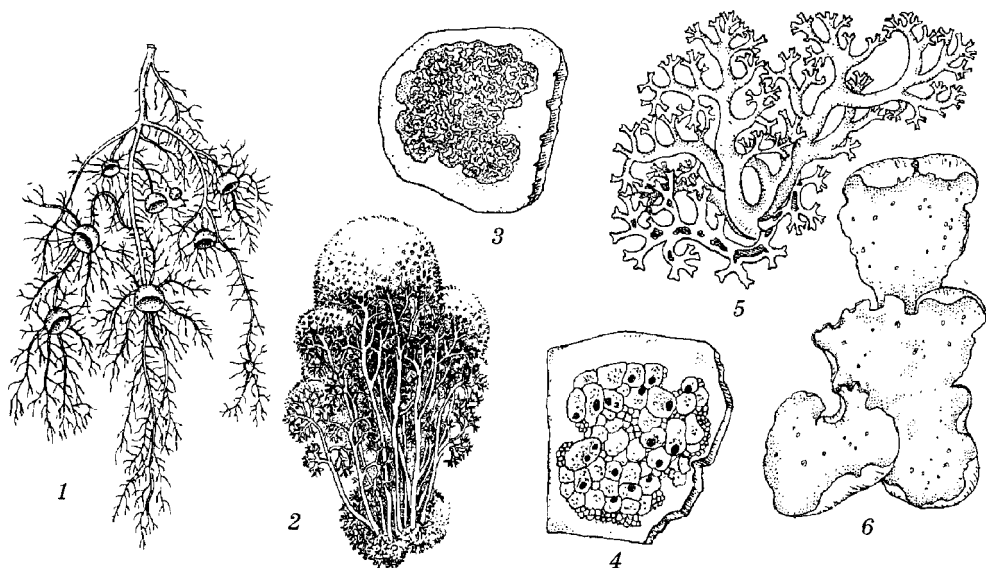


Рис. 179. Лишайники:

кустистые: 1 — усnea длинейшая (*Usnea longissima*), 2 — кладония альпийская (*Cladonia alpestris*); накипные: 3 — ризокарпон географический (*Rhizocarpon geographicum*), 4 — гематомма ветровая (*Hematomma ventosum*); листоватые: 5 — цетрария Рихардсона (*Cetraria richardsonii*), 6 — пельтигера пупырчатая (*Peltigera pumilata*)

относится к зеленым водорослям из родов *Trebouxia*, *Pseudotrebourgia* и *Trentepohlia*, реже это цианобактерии из рода *Nostoc*. Водоросли лишайников также значительно изменены по сравнению со свободноживущими формами. Один и тот же вид гриба может давать морфологически различные структуры, традиционно относимые к разным родам лишайников с разными водорослями.

Лишайники чрезвычайно широко распространены в природе и встречаются во всех ботанико-географических зонах. Они обитают по всему миру — от пустынь до Арктики и Антарктики. Семь видов лишайников найдены в Антарктиде в 4° от Южного полюса. Поселяются лишайники на самых разнообразных, но обычно бедных субстратах: на голой почве, открытых скалах, стволах деревьев и

даже на поверхности кожистых многолетних листьев. Их почвообразовательная деятельность на голых скалах — первая стадия биоценологических сукцессий. Лишайники очень требовательны к чистоте воздуха. Они не выносят дыма, копоти, а особенно сернистых соединений, в изобилии содержащихся в промышленных выбросах. Из-за этого их часто используют в качестве индикаторов загрязненности среды. Именно поэтому лишайники относительно редки на территории крупных городов.

По форме и величине лишайники разнообразны — их размеры от нескольких миллиметров до десятков сантиметров. Вегетативное тело лишайника представлено слоевищем и в зависимости от образующегося в них пигмента может быть серым, буро-коричневым, желтым, оранже-

вым или почти черным или даже ярко-зеленым.

Различают три основных морфологических типа слоевищ лишайников: накипной (корковый), листоватый и кустистый (рис. 179), между которыми встречаются переходные формы. Наиболее просто устроенные *накипные* слоевища имеют вид порошковатых, зернистых, бугорчатых либо 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 только по изменению окраски субстрата и по плодовым телам грибного компонента, выделяющихся в виде темно окрашенных точек или полос. Возможно, что накипные лишайники наиболее специализированные формы. *Листоватые* лишайники имеют вид чешуек, розеток или довольно крупных разрезанных на лопасти пластинок, распростертых по субстрату и срастающихся с ним при помощи пучков грибных гиф. Пример листоватых лишайников — виды широко распространенного рода *Parmelia*, часто поселяющиеся на стволах деревьев.

Наиболее сложно устроенный тип слоевища — *кустистый* — имеет форму разветвленных ветвей, срастающихся с субстратом лишь основанием. Именно такое слоевище встречается у представителей двух наиболее известных родов лишайников *Cladonia* и *Cetraria*, составляющих основу самого нижнего яруса нескольких типов сухих лесов.

По анатомическому строению лишайники бывают *гомеомерные* и *гетеромерные*. У первых, в простейшем случае, по всей толщине слоевища видны грибные гифы, оплетающие клетки водорослей. Слоевища гетеромерных лишайников сложнее. На поперечном срезе заметно несколько слоев (рис. 180). Самый внешний слой, называемый лихенологами наружной корой, образован плотно переплетенными и нередко желатинизированными гифами. Несколько глубже располагается водорослевый слой, где гифы переплетены более рыхло и между ними располагаются клетки зеленых водорослей или цианобактерий. Центральную часть толщи слоевища занимает так называемая сердцевина, состоящая из рыхлых грибных гиф с большими пустотами, заполненными воздухом.

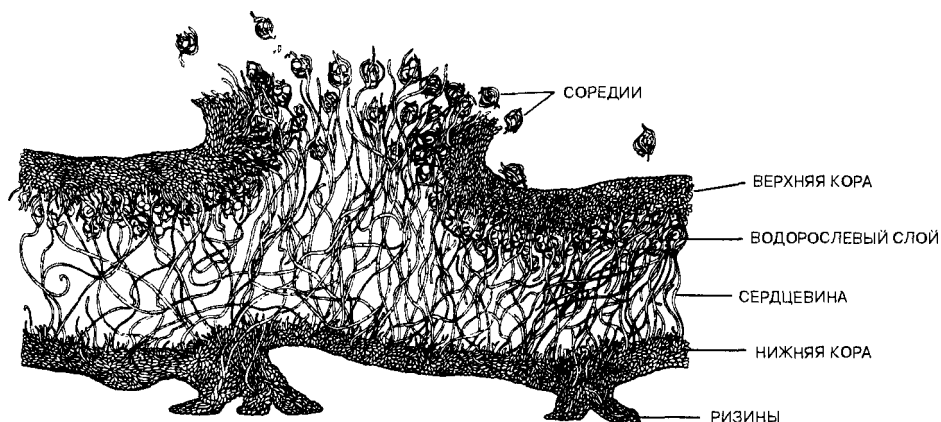


Рис. 180. Поперечный срез через лишайник

Считается, что этот слой, составляющий около 2/3 толщины слоевища, является запасующим. Нижняя кора тоньше верхней, но в остальном сходна с ней. От нее отходят особые выросты — *ризидии*, с помощью которых лишайник прикрепляется к субстрату.

О характере взаимоотношений мико- и фикобионта нет единого мнения. Нередко считается, что автотрофный и гетеротрофный организмы находятся в гармоническом симбиозе, приносящем им взаимную выгоду: водоросль доставляет грибу органические соединения, а гриб водоросли — воду или минеральные вещества. У лишайников, содержащих цианобактерии типа *Nostoc*, важна также азотфиксация с последующей передачей связанного азота микобионту. Однако многие специалисты склоняются к мнению, согласно которому имеет место контролируемый паразитизм гриба на автотрофе. 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.

В некоторых случаях удается разделить гетеротрофный и автотрофный компоненты лишайников. При этом гриб образует компактные колонии, совершенно непохожие на симбиотический организм. Напротив, водоросли, выделенные из лишайника, быстрее растут в свободном состоянии. Тем не менее лишайник не простая сумма двух компонентов, а вполне самостоятельный организм. При совместном выращивании в культуре гриб, очевидно,

первым берет под контроль фотосинтезирующего партнера, что приводит к появлению морфологических черт зрелого лишайника.

Большинство лишайников легко переносит полное высыхание. В обезвоженном состоянии их влажность составляет не более 2–10 % сухой массы. Фотосинтез и питание у них в это время прекращаются. Прекращение фотосинтеза в значительной степени обусловлено тем, что верхняя кора лишайника, высыхая, становится практически непрозрачной и преграждает путь солнечным лучам.

Лишайники могут очень быстро поглощать влагу, причем их масса увеличивается в 3–35 раз. Считается, что оптимальная для фотосинтеза влажность этой группы организмов колеблется от 65 до 90 %. Во многих местообитаниях влажность лишайников сильно колеблется в течение суток, и у многих из них в силу этого фотосинтез возможен лишь несколько часов, обычно рано утром после смачивания туманом или росой. Следствие этого — крайне низкая скорость роста и незначительный ежегодный прирост. Радиус налипших лишайников увеличивается на 0,1–10 мм в год. Наиболее активно растут и развиваются виды, поселяющиеся на морских побережьях или в горах с обильными туманами.

Минеральное питание лишайников лишь отчасти связано с поглощением неорганических соединений из субстрата. Большая часть необходимых минеральных веществ улавливается ими из воздуха и дождевой воды. Поглощение элементов из дождевой воды сопровождается их накоплением в слоевище. Этой особенностью объясняется способность лишайников концентрировать в своем теле радиоактивные вещества,

выпадающие на землю вместе с осадками.

Характерная особенность лишайников — образование органических соединений, называемых *лишайниковыми кислотами*. Эти соединения неизвестны у других групп организмов. Лишайниковым кислотам свойственны два остатка полизамещенных фенолов или фенолкарбоновых кислот, связанных друг с другом в различных комбинациях. Биологическая роль лишайниковых кислот не вполне ясна. Предполагают, что, отлагаясь на оболочках гиф, они придают им гидрофобность, чем создается внутренняя атмосфера, нужная для развития гриба. Обычно для каждого вида лишайников характерно несколько определенных лишайниковых кислот, что служит систематическим признаком. Установлено, что некоторые лишайниковые кислоты обладают антибиотическим действием. В медицинской практике как противомикробное средство используют усниновую кислоту (вернее, ее соль — усинат 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 слоевища легко ломаются от прикосновения животных или людей. Отдельные части лишайников, попав в соответствующие условия, развиваются в новое слоевище. *Соредии* — особые

мельчайшие структуры, состоящие из грибных гиф, окружающих одну или несколько клеток водорослей или цианобактерий. *Изидии* — булгорчатые выросты на верхней поверхности слоевища, состоящие из клеток микобионта и автотрофного компонента. *Лобулы* имеют вид маленьких чешуек, расположенных 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 аскомикотов. Нередко образуются аскокарпы, отличающиеся лишь более продолжительным существованием.

Наиболее известен такой род лишайников, как кладония (*Cladonia*), насчитывающий более 200 видов. Некоторые его виды (*C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. arbuscula* и др.), известные под названием оленьего мха, или ягеля, покрывают огромные пространства в тундрах и сосновых борах. На севере эти виды имеют большое хозяйственное значение, так как зимой являются почти единственной пищей северных оленей. Широко распространена также ксантория настенная (*Xanthoria parietina*), имеющая вид желто-оранжевых розеток на стволах осин и тополей. Некоторые виды алектории (*Alectoria*) и уснеи (*Usnea*) растут в виде длинных свешивающихся сероватых или черно-бурых косм (бородатые лишайники) на ветвях и стволах деревьев. Очень обычны представители родов пармелия (*Parmelia*) (около 700 видов) и цетрария (*Cetraria*). Цетрария исландская (*C. islandica*) растет на почве в тундрах и в лесной зоне и называется исландским мхом.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ — PLANTAE, PHYTOBIOTA, ИЛИ VEGETABILIA

Растения объединяют наиболее специализированные формы автотрофных организмов. Зигота у них в отличие от водорослей дает начало многоклеточному зародышу, который затем развивается в спорофит. На этом основании растения нередко называют зародышевыми (*Embryophyta*, или *Embryobionta*). В настоящее время и на протяжении многих геологических эпох они играли и играют ведущую роль в сложении растительного покрова суши нашей планеты и в круговороте веществ биосферы. 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 водорослей они хорошо приспособлены к жизни в воздушной наземной среде. Для растений характерно закономерное чередование полового и бесполого поколений — гаметофита и спорофита.

Основу клеточной стенки составляют полисахариды: целлюлоза, гемицеллюлозы и пектиновые вещества. Пигменты растений: хлорофиллы *a* (основной) и *b* (дополнительный) и каротины. Основной запасный продукт — крахмал, который образуется на лейкопластах. Пиреноиды отсутствуют. Размножение вегетативное, бесполое (спорами) и половое. Споры не имеют ундулиподиев, мужские гаметы либо имеют ундулиподии (сперматозоиды), либо не имеют их (спермии). Половой процесс — оогамия.

Царство объединяет не менее 300 000 ныне существующих и вымерших видов, дошедших до нас лишь в ископаемом состоянии¹. Известные науке растения обычно делят на 9 отделов:

1. Риниевые — *Rhyniophyta*.
2. Зостерофилловые — *Zosterophyllophyta*.
3. Моховидные — *Bryophyta*.
4. Плауновидные — *Lycopodiophyta*.
5. Псилотовидные — *Psilotophyta*.
6. Хвощевидные — *Equisetophyta*.
7. Папоротниковидные — *Polypodiophyta*.
8. Голосемянные — *Gymnospermae*, или *Pinophyta*.
9. Покрытосемянные, или цветковые — *Angiospermae*, или *Magnoliophyta*.

Два первых отдела растений — риниевые и зостерофилловые давно и полностью вымерли. Остальные отделы наряду с вымершими включают и ныне существующие виды. Представители всех перечисленных отделов, исключая моховидных, характеризуются преобладанием спорофита, в органах которого имеются сосуды и (или) трахеиды, поэтому их нередко называют сосудистыми растениями (*Tracheophyta*).

Растения делят на две, очень неравные по числу современных видов группы — споровые и семенные растения. У споровых процессы споро- и гаметогенеза разобщены во времени и пространстве: спорофиты, образующие споры, и гаметофиты,

¹ Считается, что описано около 50 000 ископаемых видов, но, очевидно, их было много больше.

продуцирующие гаметы, являются самостоятельными организмами, ведущими раздельное существование. К споровым относятся все отделы растений, кроме голосемянных и покрытосемянных, которые называют семенными растениями. У *семенных* растений споро- и гаметогенез тесно сопряжены: редуцированный женский гаметофит развивается на спорофите, не покидая его, а мужской гаметофит (функционально выполняющий роль гаметы) переносится к женским половым органам в виде пыльцевого зерна. Зигота у семенных растений развивается в зародыш, окруженный специальными покровами, — так называемое семя. Размножаются эти растения семенами. По времени происхождения споровые значительно древнее семенных растений. Они были первыми растениями, завоевавшими сушу. Семенные растения произошли от споровых в процессе эволюции.

СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Споровые растения заселили сушу в середине—конце силурийского периода, около 415–430 млн лет назад. Как и сейчас, много лет назад наземные условия существования резко отличались от условий жизни в воде. На суше 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 растений в совершенно новые для них условия обитания мог произойти лишь при условии появления у них специальных приспособлений для водоснаб-

жения и транспорта питательных веществ, для защиты от высыхания и для обеспечения полового процесса (это возрастающие различия спорофита и гаметофита, появление многоклеточных половых органов, защищенных слоем стерильных клеток, развитие у спорофита тканей и органов).

Переходу растений из воды на сушу, возможно, способствовал их симбиоз с грибами. Присутствие гриба в тканях подземных органов древнейших растений, вероятно, давало возможность для более интенсивного использования минеральных веществ.

Первые растения суши были невелики по размерам и, скорее всего, внешне напоминали современные мхи. С того времени эволюция привела к поразительному разнообразию самых различных форм растений.

Существуют две основные версии происхождения споровых растений от водорослеподобного 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.

Уже первые примитивные растения были дифференцированы на элементарные органы. Они представляли собой вильчато (дихотомически) разветвленную ось, конечные веточки которой называют *теломами*, а участки, расположенные между точками ветвления, — *мезомами*. Расчленение спорофита происходило одновременно у обоих полюсов растений. На нижнем полюсе возникли корневищеподобные веточки — *ризомоиды* и волосковидные ризоиды. *Ризомоид* представлял собой пер-

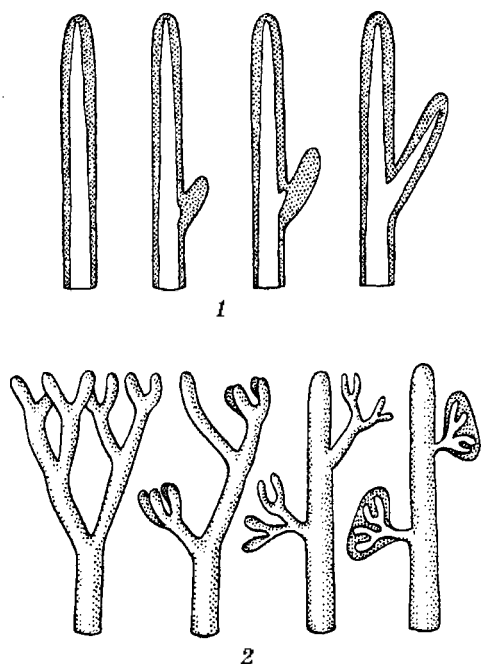


Рис. 181. Пути возникновения листа:

1 — энационные листья (микрофильная линия эволюции), 2 — теломные листья (макрофильная линия эволюции)

вичный элементарный орган и был прототипом корня, а *ризоиды* — прототипом корневых волосков.

В результате дальнейшего морфологического расчленения спорофита появились специальные органы фотосинтеза — листья, которые у растений произошли двумя путями. Так, у плауновидных они образовались как выросты (энации) на осевых органах. Это *энационные листья*. По происхождению они резко отличаются от настоящих листьев других растений, возникших в результате утолщения боковых веточек или целых систем ветвления риниофитовых предков и представляющих собой системы теломов. Это *теломные листья* (рис. 181).

Теломные листья, по-видимому, с самого начала были *спороносными*. Первоначально они не только выполняли функцию фотосинтеза, но и несли на себе спорангии. В процессе дальнейшей эволюции постепенно произошло пространственное разделение этих функций. В одних случаях, как у некоторых папоротников, например, у большинства видов осмунды, это разделение функций наблюдается в пределах одного и того же листа. В других же случаях, например у папоротника страусника (страусопера), функции разделяются между разными листьями: верхние превращаются в спорофиллы, или спороносные листья, нижние — в трофофиллы, или *питающие листья*. Предполагают, что из побега со спорофиллами в процессе дальнейшей эволюции высших растений образовались стробилы голосемянных и цветок покрытосемянных.

Споры у споровых растений образуются в специальных образованиях — многоклеточных спорангиях, возникающих на диплоидном спорофите. Споры лишены ундулиподиев и неподвижны. Они в разной степени кутиinizированы и приспособлены к пассивному распространению (преимущественно ветром).

В спорангиях части растений все споры одинаковые. Они получили название *равноспоровых*. У эволюционно более продвинутых таксонов образуются споры разной величины: мелкие — микроспоры и крупные — мегаспоры (*разноспоровые растения*). 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, снабженные ундулиподиями мужские гаметы — сперматозоиды или неподвижные спермии. В архегониях созревают неподвижные женские гаметы — яйцеклетки.

Процесс оплодотворения у споровых растений, так же как у водорослей, осуществляется только в присутствии капельно-жидкой воды. В результате слияния мужской гаметы с женской образуется зигота. У споровых растений, в отличие от водорослей, зигота дает начало многоклеточному зародышу, из которого благодаря росту и дифференцировке развивается новый спорофит. У растений спорофит всегда представлен диплоидной фазой. Редукция числа хромосом происходит при образовании спор, благодаря чему гаметофиты всегда гаплоидны. Диплоидность восстанавливается лишь после слияния гамет.

Таким образом, полный жизненный цикл растения состоит из двух фаз — гаметофита и спорофита. У большинства споровых растений, исключая моховидные, эти фазы представлены отдельными самостоятельными особями. Необходимость капельно-жидкой водной среды для процесса оплодотворения в условиях наземного существования, по-видимому, основная причина прогрессирующей редукции гаметофита у большинства споровых растений. Напротив, спорофит, не нуждающийся для образования и распространения спор в капельно-жидкой водной среде, претерпел прогрессирующее развитие, и морфологическая

эволюция высших растений шла в основном по пути его совершенствования.

ОТДЕЛ РИНИЕВЫЕ, РИНИОФИТЫ — RHYNIOPHYTES

Риниевые, первоначально называвшиеся псилофитами, были открыты в 1859 г. в ископаемых остатках. Это древнейшая известная группа растений. Полагают, что риниофиты произошли от зеленых водорослей и первыми заселили сушу. Это были наземные или полуводные растения. Древнейшим среди известных в ископаемом виде растений считается куксония (*Cooksonia*). Это небольшое, около 5–7 см высотой, растение существовало в конце силурийского периода, около 415 млн лет назад. В верхнем девоне риниофиты вымерли. Хорошо изучены представители ископаемого рода риния (*Rhynia*), давшего имя всему отделу. Виды риний — влаголюбивые растения, произраставшие на забо-

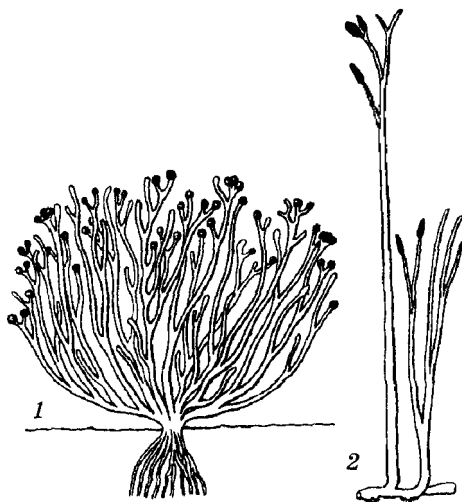


Рис. 182. Риниофиты:

1 — куксония (*Cooksonia*), 2 — риния большая (*Rhynia major*)

лоченных почвах, где они образовывали довольно густые заросли. Некоторые представители рода достигали 50 см высоты, а диаметр их стебля — 5 мм. Тело риний было расчленено на надземные теломы, обычно заканчивающиеся спорангиями, и горизонтальные корневищеобразные органы — ризоиды, от которых отходили многочисленные ризоиды. С их помощью растения всасывали воду с растворенными в ней минеральными веществами. Спорангии у риний были верхушечные крупные, достигали длины 12 мм и почти 4 мм в диаметре (рис. 182).

Отдел включает один класс — риниевые (*Rhyniopsida*) и два порядка — риниевые (*Rhyniales*) и псилофитовые (*Psilophytales*), известные также под названием тримерофитовых (*Trimerophytales*). Псилофитовые произошли от риниевых и несут черты более высокой специализации. Впервые на их стеблях появляются шишкообразные выросты, увеличивающие фотосинтезирующую поверхность и являющиеся прообразом энационных листьев.

Как уже говорилось выше, ряд специалистов полагает, что какие-то формы риниофитов явились предками либо всех, либо большинства других групп растений.

ОТДЕЛ ЗОСТЕРОФИЛЛОВЫЕ — ZOSTEROPHYLLORHYNIA

Зостерофилловые — небольшая группа ранне- и среднедевонских растений, иногда включаемая в отдел риниевых, состоящая из одного класса — зостерофилловых (*Zosterophyllopsida*). От риниевых они отличаются боковым расположением спорангиев, часто собранных в колосовидные образования, и центростремительным развитием ксилемы. Для

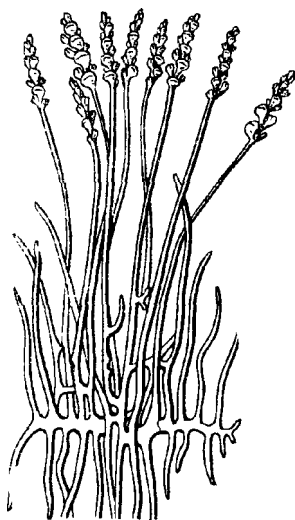


Рис. 183. Зостерофиллум
(*Zosterophyllum*)

всех зостерофилловых характерно полное отсутствие листовых органов. Наиболее изученный род отдела — зостерофиллум (*Zosterophyllum*) — небольшое дихотомически ветвящееся растение, обитавшее на сырых, возможно заливаемых, участках суши (рис. 183). Предполагается, что зостерофилловые по происхождению близки к первичным плауновидным или даже были их непосредственным предшественниками.

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ — BRYOPHYTA

Моховидные — наиболее обособленная группа высших растений. Наука, занимающаяся их изучением, носит название *бриологии*.

Современные моховидные представлены примерно 25 000 видами. Из них около 1500 видов встречается на территории России. Древнейшие ископаемые формы мхов известны из карбона, но, скорее всего,

они появились значительно раньше, возможно, одновременно с риниофитами и независимо от них.

Моховидные — единственная группа растительного мира, чья эволюция связана с регрессивным развитием спорофита. 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, а у других расчленено на стебель и листья. Характерный признак всех моховидных — отсутствие корней. Всасывание воды и прикрепление к субстрату у них осуществляют ризоиды, представляющие собой выросты эпидермы. Моховидные могут быть однодомными или двудомными. Внутреннее строение их относительно простое. У листостебельных форм ассимиляционная, механическая и проводящие ткани более или менее обособлены. Элементы проводящих тканей сходны с трахеидами и ситовидными трубками.

Особенно своеобразен цикл развития моховидных (рис. 184). Как и для всех растений, для них характерно правильное чередование полового и бесполого поколений. Однако доминирует в цикле развития гаплоидный гаметофит, что резко отличает мхи от всех остальных растений. Другая особенность этой группы в отличие от других споровых состоит в том, что гаметофит и спорофит представляют собой как бы одно ра-

стение. Бесполое поколение (спорофит) у моховидных нередко называется *спорогоном* и представлено небольшой коробочкой со спорами и ножкой, нижняя часть которой превращена в гаусторий (присоску), внедряющийся в тело гаметофита. Спорофит, таким образом, лишен самостоятельности и по существу паразитирует на нем.

Развитие полового поколения моховидных начинается с момента прорастания споры. Прежде всего, развивается ветвистое нитчатое (у большинства мхов) или пластинчатое (у сфагнума) многоклеточное образование — *протонема* (предросток), на которой закладываются почки. У одних мхов из почек вырастают пластинчатые слоевища, у других — облиственные стебли — *гаметофоры*, на которых развиваются половые органы моховидных.

Органы полового размножения — архегонии и антеридии многоклеточны и, как правило, защищены наружным слоем клеток. Обычно эти органы располагаются 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.

Архегонии моховидных обычно имеют бутыльчатую форму 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

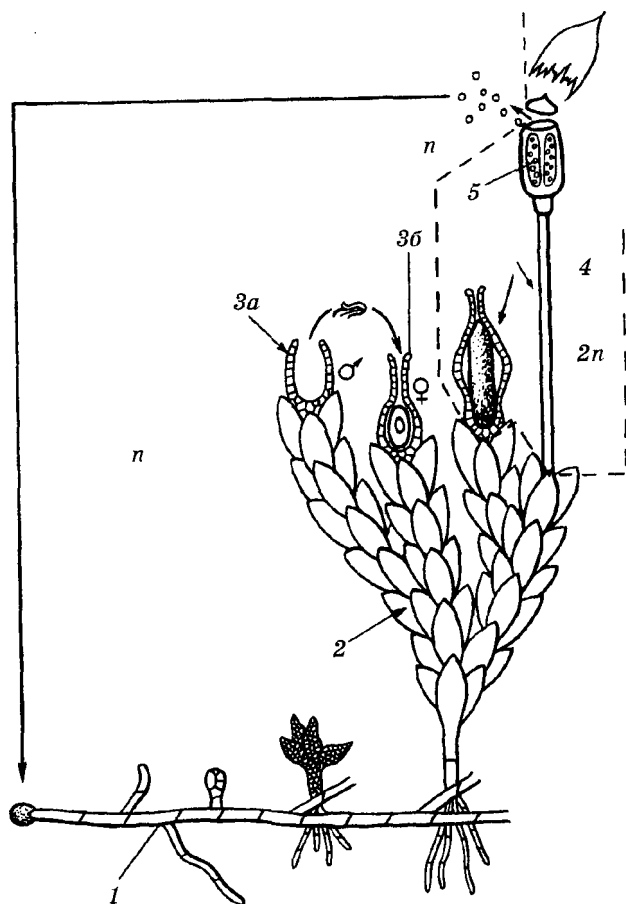


Рис. 184. Чередование поколений и смена ядерных фаз у листостебельных мхов.

Диплоидная фаза отделена от гаплоидной пунктиром:

1 — протонема, 2 — полностью развитый гаметофит, 3 — органы полового размножения (а — антеридии, б — архегонии), 4 — спорофит (спорогон) на разных стадиях развития, 5 — спорангий со спорами

росе антеридии вскрываются и выпускают многочисленные сперматозоиды, которые, передвигаясь в каплях воды, покрывающих невысокие дерновинки моховидных, могут достигать архегония. Один из сперматозоидов проникает в архегоний и достигает яйцеклетки. Слияние гамет и дальнейшее развитие зиготы происходят внутри архегония. На верхушке гаметофора, там, где находятся

архегонии, зигота дает начало спорогону, заканчивающемуся коробочкой, где заключен спорангий. В спорангии вызревают споры. Процесс этот занимает от нескольких месяцев до двух лет. После созревания спорогона коробочка вскрывается.

Образованию спор в спорангиях предшествует мейоз. При этом число хромосом уменьшается вдвое, т. е. споры имеют гаплоидный набор

хромосом. Гаплоидны и протонема, возникшая из споры, и гаметофоры, образующиеся на протонеме. Диплоидны зигота и тело спорофита.

Моховидные распространены повсюду, кроме морей и сильно засоленных почв, но везде, как правило, предпочитают наиболее увлажненные местообитания. Особенно обильно моховидные представлены в тундре. Ежегодный прирост мхов незначителен: от 1–2 мм до нескольких сантиметров, однако суммарная их биомасса увеличивается существенно. Животные обычно не едят мхи, разлагаются они очень медленно. Они способны аккумулировать многие, в том числе радиоактивные, вещества, впитывать и удерживать большое количество воды. В связи с этим мхи играют большую роль в регулировании водного баланса ландшафтов. Интенсивно развиваясь, они могут ухудшать продуктивность сельскохозяйственных земель, способствуя их заболачиванию. Но в то же время они обеспечивают равномерный перевод поверхностного стока вод в подземный, предохраняя почвы от эрозии.

Некоторые сфагновые мхи (*Sphagnum*) обладают антибиотическими свойствами и находят применение в медицине. Торфяные залежи, образованные в основном сфагновыми мхами, издавна служили источником топлива и органических удобрений.

Отдел моховидные делят на три класса — печеночные, антоцеротовые и листостебельные мхи.

**КЛАСС ПЕЧЕНОЧНИКИ,
ИЛИ ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ —
MARCHANTIOPSIDA, ИЛИ HEPATICOPSIDA**

Для представителей печеночников характерно чрезвычайно большое разнообразие гаметофитов и значи-

тельное сходство спорофитов. У одних печеночников гаметофит имеет слоевищную форму, у других вегетативное тело представлено уплощенным листостебельным побегом.

Всего в мире существует около 300 родов и свыше 6000 видов печеночников. Основная их масса распространена в тропиках.

Один из наиболее широко распространенных и обычных у нас видов этого класса — маршанция многообразная (*Marchantia polymorpha*). Это — напочвенное талломное растение в форме дихотомически ветвящейся многослойной дорсивентральной пластинки размером до 10 см, плотно прилегающей к субстрату (рис. 185). Сверху таллом покрыт однослойной эпидермой с разнообразными устьицами, его ассимиляционная ткань разделена на воздушные камеры перегородками. Снизу слоевище обычно несет ризоиды и расположенные рядами эпидермальные чешуйки — амфигастрии. Талломы раздельнополы, органы полового размножения размещаются на них на особых зонтиковидных подставках, возвышаясь над слоевищем. Мужские гаметофиты имеют волнистые по краю подставки, на их верхней стороне находятся антеридии. Женские подставки по краю глубоко лопастные. Между долями подставки группами расположены архегонии (шейкой вниз). Они окружены общим покровом — перихецием, а каждый архегоний, кроме того, окружен индивидуальной чашевидной оберткой, называемой псевдоперигонием. После оплодотворения из зиготы развивается спорофит (спорогон) в виде коробочки, сидящей на короткой ножке. Коробочка долгое время остается окруженной остатками стенок архегония — калиптрой. Споры в споранги-

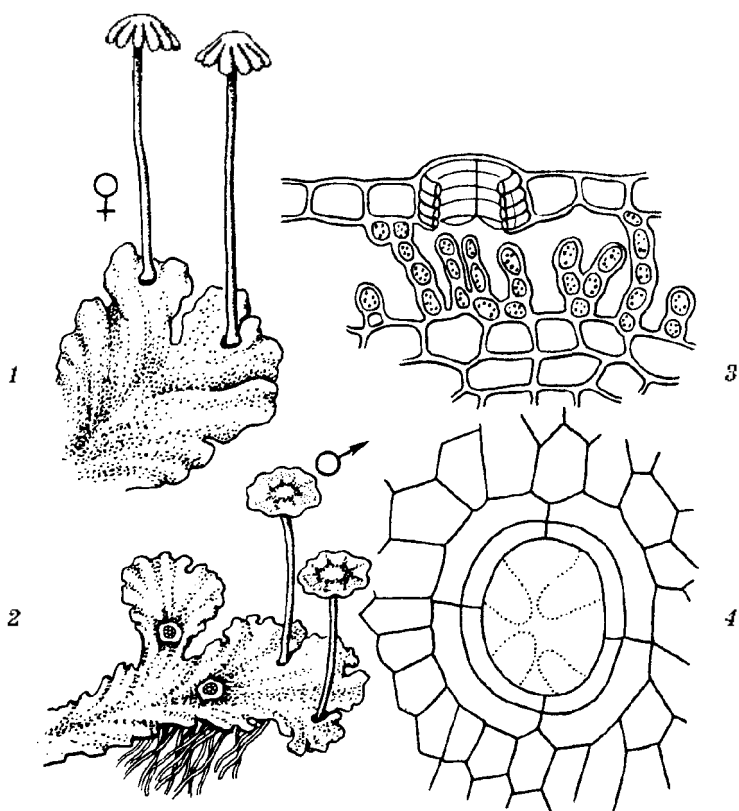


Рис. 185. Моховидные. Маршанция многообразная (*Marchantia polymorpha*):

1 — растение с женскими подставками, 2 — растение с мужскими подставками, 3 — поперечный срез через часть слоевища, 4 — вид устья сверху

ях при созревании разрыхляются гигроскопичными пружинистыми нитями — элатерами. Прорастающие споры маршанции дают пластинчатую протонему, из которой затем развивается новый гаметофит.

Для печеночных мхов характерно вегетативное размножение более или менее специализированными фрагментами гаметофита. Часто оно осуществляется легко отламывающимися верхушками слоевищ или выводковыми почками, образующимися по краю таллома. Когда выводковые почки развиваются в особых

органах — выводковых корзиночках, их называют выводковыми тельцами.

Один из свободно плавающих видов печеночников — ричию плавающую (*Riccia fluitans*) иногда разводят в аквариумах. В естественных условиях на территории России этот вид встречается на Дальнем Востоке и в Предкавказье. Нередко растение образует обширные заросли, которые служат хорошим убежищем для мальков рыб. Подставок на талломе ричии не образуется, а антеридии и архегонии погружены в ткань слое-

вища. Спорогон очень маленький, и коробочка почти не возвышается над поверхностью таллома.

КЛАСС ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ — BRYOPSIDA, ИЛИ MUSCI

Листостебельные мхи — самый крупный класс моховидных, включающий около 15 000 видов из 700 родов. Эти мхи играют большую фитоценотическую роль в растительном покрове Земли.

Гаметофит у листостебельных мхов обычно радиально, реже двусторонне облиственный, с многоклеточными ризоидами. Мхи с радиально организованным, вертикально нарастающим стеблем называют ортотропными, а мхи, растущие в горизонтальной плоскости, — плагиотропными. Стебель и листья отличаются большим разнообразием морфологических и анатомических структур. На всех органах гаметофита листостебельных мхов и, особенно на листьях часто образуются выводковые почки. Наиболее высоко специализированные их формы — выводковые тельца — формируются на верхушке стеблей в корзиночке, образованной верхушечными листьями. В других случаях выводковые тельца выносятся на удлинняющейся верхушке стебля, называемой *псевдоподием* (ложной ножкой). Вегетативному размножению служат и *ризоидальные клубеньки* многих мхов. Кроме того, в состоянии клубеньков растения легко переносят зиму и иные особо неблагоприятные условия.

Архегонии и антеридии листостебельных мхов чаще собраны группами на верхушках главных побегов или на коротких боковых ветвях. Иногда они окружены специализированными окрашенными листьями. Между гаметами часто располагаются ни-

тевидные или булавовидные *парафизы*. Нередко хорошо выражен половой диморфизм. Гаметофиты двудомных видов, несущие антеридии, часто сильно редуцированы до так называемых карликовых мужских растений, которые после созревания антеридиев отмирают. У некоторых видов карликовые мужские экземпляры поселяются и образуют антеридии прямо на листьях женских растений. Развитие спорофита после оплодотворения яйцеклетки продолжается от 5 месяцев до 2 лет.

Развивающийся спорогон имеет ножку, на верхушке которой образуется коробочка. Верхняя часть архегония часто сохраняется на верхушке коробочки в виде колпачка — калиптры. Коробочка представляет собой бокальчатое образование, в котором обычно различают крышечку, урночку и шейку. У некоторых видов основание коробочки расширяется, принимая вид диска — апофизы (или гипофизы). Апофиза обычно ярко окрашена, а ее устьица выделяют неприятно пахнущий секрет, привлекающий мух, которые и разносят споры. По краю устья отверстия на верхушке коробочки, открывающегося при опадании крышечки, расположена корона из зубчиков разнообразной формы — так называемый *перистом*. Перистом может быть простым (из одного круга щетинок или зубчиков) или сложным (двурядным). Его зубчики, способные к гигроскопическим движениям, регулируют рассеивание спор в зависимости от влажности воздуха. Устье коробочки под крышечкой обычно закрыто тонкой пленкой — *эпифрагмой*, которая при созревании спорангия отгибается, позволяя спорам свободно высыпаться. Кутинизированный наружный слой коробочки называют экзотецием, а внутренний —

эндотецием. По центру внутри коробочки располагается колонка, которая иногда выдается из коробочки.

Класс делят на 3 подкласса — сфагновые, андреевые и бриевые мхи.

ПОДКЛАСС СФАГНОВЫЕ МХИ — SPHAGNIDAE

Подкласс включает один порядок и одно семейство с единственным родом сфагнум (*Sphagnum*), объединяющим свыше 300 видов, распространенных по всему миру. На территории нашей страны встречается около 40 видов сфагнума. Все виды сфагновых мхов относительно крупные, мягкие, беловато-зеленые, бурые или красноватые растения влажных местообитаний. Их лишенные

ризоидов стебли с головкой из сближенных веточек на верхушке обычно образуют подушковидные дернинки. В растительном покрове тундр и верховых болот умеренных и холодных зон Земли сфагновые мхи часто выступают доминантами. Нарастая постоянно верхней частью, снизу они постепенно отмирают. При этом благодаря избыточному увлажнению, недостатку кислорода и наличию бактерицидной сильно кислой среды в недрах сфагновых куртин разложения остатков растений не происходит. Так накапливаются огромные залежи торфа.

Листья сфагновых мхов состоят из 2 типов клеток: хлорофиллоносных и бесцветных вздутых водоносных, быстро теряющих содержимое и выполняющих роль объемистых водных резервуаров. Сфагновые мхи могут быть двудомными или однодомными, но антеридии и архегонии у них всегда образуются на разных побегах. Антеридии расположены по 1 в пазухах покровного листа, а архегонии развиваются по 1–5 на верхушках сильно укороченных боковых верхушечных веточек (рис. 186). Спорогон сфагновых мхов имеет в целом типичное строение. При созревании коробочки он выносятся на ложной ножке побега. При вскрытии коробочки крышечка обычно резко отбрасывается, при этом споры разлетаются на расстояние до 10 см.

Исключительно велика роль сфагновых болот в водном режиме ландшафтов. Торф, получаемый при их разработке, широко используют в сельском хозяйстве, строительстве, химическом производстве, а иногда и в качестве топлива.

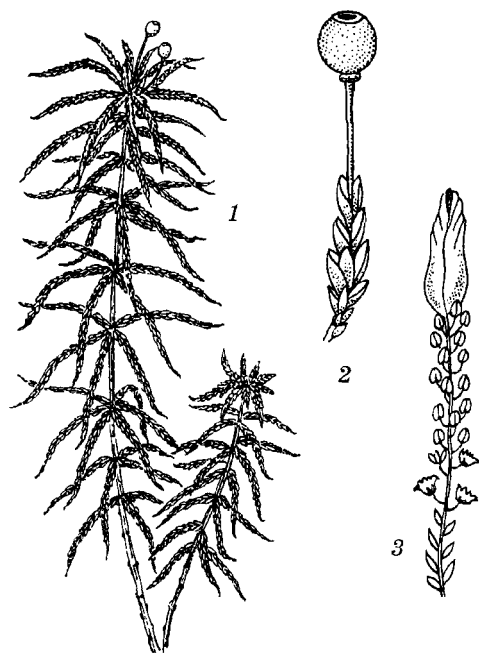


Рис. 186. Листостебельный мох.
Сфагнум (*Shragnum*):

1 — побег со спорогониями, 2 — верхушка ветви со спорогониями, 3 — верхушка ветви с антеридиями

ПОДКЛАСС БРИЕВЫЕ МХИ — BRYIDAE

Бриевые мхи наиболее обширный и полиморфный подкласс из

всех листостебельных мхов. В нем насчитывается около 700 родов и свыше 14 000 видов, из которых около 1300 видов можно встретить и в нашей стране (рис. 187). В основном это многолетние, реже однолетние растения от 1 мм до 50 см высотой, зеленой, красно-бурой или даже почти черной окраски. Обитают они обычно на почве, гнилой древесине, на коре, а иногда и на листьях деревьев. Известны среди бриевых погруженно-водные виды, например водный мох фонтиналис (*Fontinalis*) и сапрофитные виды, обитающие на животных и растительных остатках.

Стебель моноподиально или симподиально нарастающий, с радиально или двурядно расположенными листьями разнообразной формы и строения. Спорогонии верхушечные (верхоплодные мхи) или боковые (бокоплодные мхи) с хорошо выраженной ножкой и стопой. Как гаметофор, так и спорогон бриевых мхов характеризуется довольно сложным анатомическим строением. При прорастании спор образуется вытянутая ветвящаяся нить первичной протонемы. У отдельных видов гаметофор в большей или меньшей мере редуцирован, а гаметангии и спорогон образуются непосредственно на протонеме.

В умеренных широтах Евразии очень обычны представители рода политрихум (*Polytrichum*). Многие его виды образуют дернины в хвойных лесах, на лугах и болотах, где принимают участие в сложении торфяной залежи наряду со сфагнумами. Всем хорошо известный политрихум обыкновенный, или кукушкин лен (*Polytrichum commune*), — один из наиболее высокорослых мхов. Его стебель, достигающий иногда высоты 50 см, густо покрыт листьями. Коробочка располагается на длинной



Рис. 187. Листостебельные мхи:

1 — кукушкин лен (*Polytrichum commune*), пример верхоплодного мха, 2 — гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), пример бокоплодного мха

ножке и сверху покрыта легко опадающим колпачком (калиптрой) с тонкими, направленными вниз волосками. Благодаря образованию густой дернины политрихум обыкновенный способствует поверхностному накоплению влаги и заболачиванию местообитаний. Это основной компонент нижнего яруса некоторых таежных лесов, получивших название лесов-долгомошников. Другие бриевые мхи из родов плевроциум (*Pleurozium*), птилиум (*Ptilium*), дикранум (*Dicranum*), ритидиладельфус (*Rhytidadelphus*), гилокомиум (*Hylocomium*) и т. д. нередко образуют сплошной моховой напочвенный покров в наших северных лесах-зеленомошниках. Очень обычны бриевые мхи, особенно из рода мниум (*Mnium*), и

на низовых болотах различных типов. Здесь они образуют минерализованный низинный торф. Примечательно, что при исключительно широкой экологической лабильности бриевые мхи никогда не встречаются даже на слабо засоленных субстратах.

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ — LUCORODIOPHYTES

Плауновидные относятся к одной из наиболее древних групп современных высших растений. По-видимому, они возникли в середине девона от представителей ныне вымершей группы зостерофилловых и процветали в палеозое в виде гигантских древовидных форм. Верхнепалеозойские лепидодендроны обладали колонновидными стволами до 40 м

высотой и более 1 м в диаметре у основания. Крона 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 (*Pleuromeia*). Лепидодендроны и отчасти сигиллярии вместе с рядом гигантских хвощевидных образовали на Земле основные запасы каменного угля.

Ныне сохранилось около 1000 видов плауновидных, относимых к шести родам, трем порядкам и двум классам. Современные плауновидные — это многолетние травянистые растения с простыми листьями и дихотомическим ветвлением. Стебель

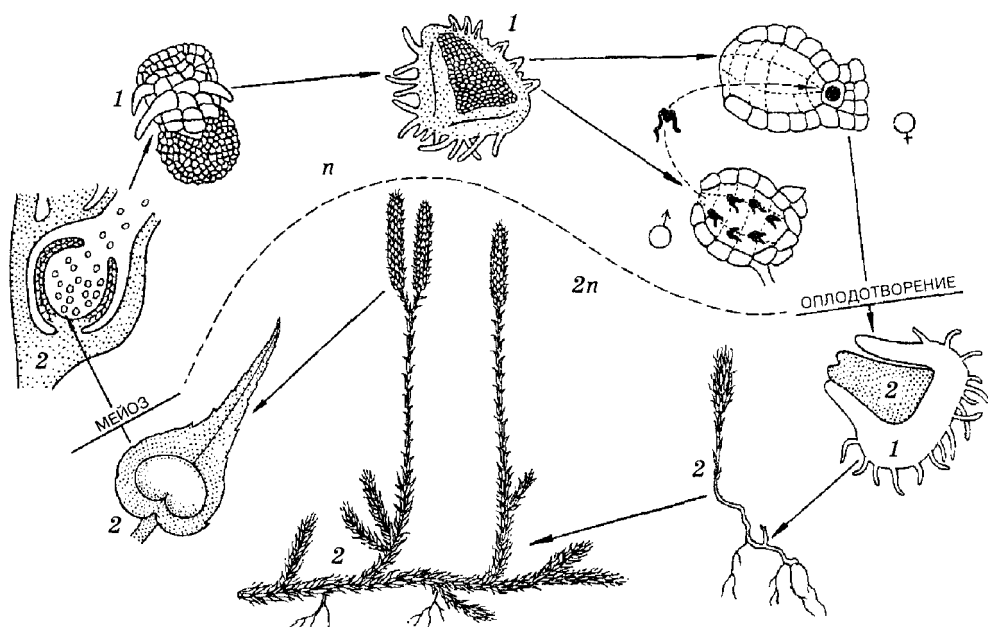


Рис. 188. Чередование поколений в жизненном цикле плаунов (*Lycopodium clavatum*):

1 — гаматофит, 2 — спорофит

хорошо развит и имеет спиральное, супротивное или мутовчатое листовое расположение. На подземных корневищах обычно образуются придаточные корни. Верхушечная меристема со временем теряет свою активность, поэтому плауновидные ограничены в росте.

Спорофиллы по форме, размерам и цвету похожи на обычные вегетативные листья или отличаются от них. Чередясь с ассимиляционными листьями, они образуют на стебле спороносные зоны или собраны в расположенные на верхушках ветвей стробилы, нередко называемые спороносными колосками. Среди плауновидных имеются равно- и разнотипные представители. Листья современных плауновидных энационного типа.

КЛАСС ПЛАУНОВЫЕ — LYCOPODIOPSIDA

В настоящее время класс плауновых представлен одним порядком (*Lycopodiales*), одним **семейством плауновые (*Lycopodiaceae*)** и четырьмя очень близкими родами. Все представители класса — равноспоровые растения, лишенные камбия. Спорангии у них располагаются в пазухе листа или на его внутренней стороне, а спорофиллы образуют на побегах спороносные зоны или собраны в стробилы. Обоеполые подземные или полуподземные гаметофиты (заростки) созревают за 1–15 лет (рис. 188).

Плауновые насчитывают немногим более 200 видов, из которых около 18 встречаются и у нас в стране. Наиболее крупные роды — плаун и баранец (*Huperzia*). Особое разнообразие плауновых наблюдается в тропиках, где их вертикальные стебли поднимаются иногда до 1,5 м вы-

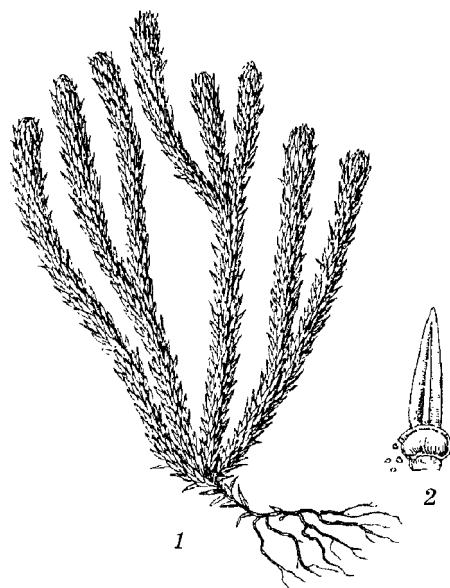


Рис. 189. Сем. Плауновые. Баранец обыкновенный (*Huperzia selago*):

1 — общий вид растения, 2 — спороносный лист со спорангием

соты. Наши плауновые — ползучие вечнозеленые травы, обитающие в зеленомошных и беломошных хвойных лесах. Наиболее обычные виды России — плауны булавовидный (*Lycopodium clavatum*), годичный (*L. annotinum*) и сплюснутый (*L. complanatum*¹), а также баранец обыкновенный (*Huperzia selago*, рис. 189). Главная ось плаунов представлена ползучим стеблем, от которого отходят ограниченные в росте боковые вертикальные или горизонтальные ветви и придаточные корни. Листья обычно мелкие чешуевидные, более или менее прижатые. Спороносные листья у рода плаун образуют верхушечные стробилы — колоски. Спорангии одиночные и несут большое количество морфологически и физиологически одинаковых спор. Заросток

¹ Этот вид нередко рассматривают в составе самостоятельного рода *Diphasiastrum*.

плаунов обычно связан микоризно с почвенными грибами. Антеридии и архегонии образуются на заростке, как правило, не ранее чем через 10 лет его развития. В отличие от плаунов у баранцов спорофиллы не отличаются от обычных ассимиляционных листьев. Отчетливо выраженных спороносных колосков виды этого рода не образуют. На верхушечных листьях баранца обыкновенного нередко образуются выводковые почки, при созревании специальный механизм отбрасывает их на расстояние до 0,5 м.

Некоторые плауны ядовиты, и животные обычно их не едят. Споры этих растений, богатые жирными маслами, использовались в пиротехнике, в медицине (в качестве кожных присыпок) и технике (для обсыпки форм под фигурное литье). В современном растительном покрове плауновые заметной роли не играют.

КЛАСС ПОЛУШНИКОВЫЕ, ИЛИ ШИЛЬНИКОВЫЕ — ISOËTOSIDA

К этому классу относятся разноспоровые травянистые многолетние растения с листьями, несущими на верхней поверхности у основания пленчатую складку или язычок. Спорангии располагаются на стебле, в пазухе листа или на его верхней поверхности. Гаметофиты однополые, сильно редуцированные, обычно не покидающие оболочки споры. У наиболее продвинутых видов есть сосуды в проводящей ткани. Класс включает 2 порядка.

ПОРЯДОК СЕЛАГИНЕЛЛОВЫЕ — SELAGINELLALES

К порядку селлагинелловых относится только одно семейство селлагинелловых (*Selaginellaceae*), насчитывающее около 700 видов. В подавляющем большинстве селлагинел-

лы (*Selaginella*) — тене- и влаголюбивые растения тропических лесов, внешне напоминающие мхи. Их побеги, как и у плаунов, характеризуются дихотомическим ветвлением. Они ограничены в росте и благодаря обильному ветвлению похожи на листья папоротников. У немногочисленных ксерофильных селлагинелл, обитающих на стенах или на открытых скалах, такие побеги при высыхании улиткообразно скручиваются, окружая центральную точку роста сферическим покровом. Один из видов этой экологической группы селлагинелл — селлагинелла тамарисколистная (*S. tamariscina*), нередко встречается на Дальнем Востоке. В сухих открытых местообитаниях Сибири обычны относительно ксерофильные селлагинеллы — скальная (*S. rupestris*) и кроваво-пятнистая (*S. sanguinolenta*). Более влаголюбивый вид,

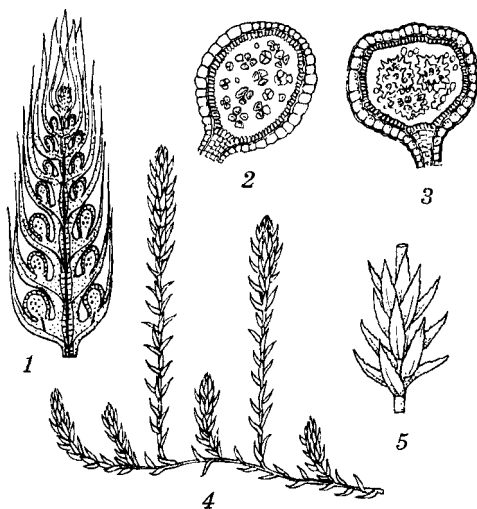


Рис. 190. Сем. Селлагинелловые. Селлагинелла обыкновенная (*Selaginella selaginoides*):

1 — разрез стробила («колоска»), 2 — разрез микроспorangия, 3 — разрез мегаспорангия, 4 — общий вид растения, 5 — увеличенные стерильные листья

характерный для сырых зеленомошных прогалин хвойных лесов и сырых, в том числе альпийских, лугов, — селлагинелла обыкновенная (*S. selaginoides*, рис. 190) встречается почти на всей территории нашей страны. Однако это крошечное растение (не более 10 см высотой) легко теряется среди зеленых мхов и мало привлекает внимание.

Селлагинеллы не играют существенной роли в растительных сообществах. Некоторые их виды иногда выращивают как теневыносливые декоративные растения.

ПОРЯДОК ПОЛУШНИКОВЫЕ — ISOETALES

Полушниковые представлены примерно 70 видами, объединяемыми в один род полушник (*Isoetes*)¹ единственного семейства **полушниковых** (*Isoëtaceae*). Почти все полушники — погруженно-водные (очень редко наземные) многолетние травы с коротким вертикальным утолщенным стеблем и розеткой линейно-шиловидных цилиндрических листьев на верхушке. Основание стебля несет двулопастное утолщение, так называемый **ризифор**, на котором образуются корни. Стебель и ризифор имеют рудиментарный камбий и способны к незначительному вторичному утолщению.

Представители полушников с их вертикальными неветвящимися стволиками, способными ко вторичному утолщению, фактически являются карликовыми, сохранившимися до наших дней формами некогда гигантских древовидных палеозойских разноспоровых плауновидных. В настоящее время они встречаются только в олиготрофных озерах с особой чистой и прозрачной водой. В чи-

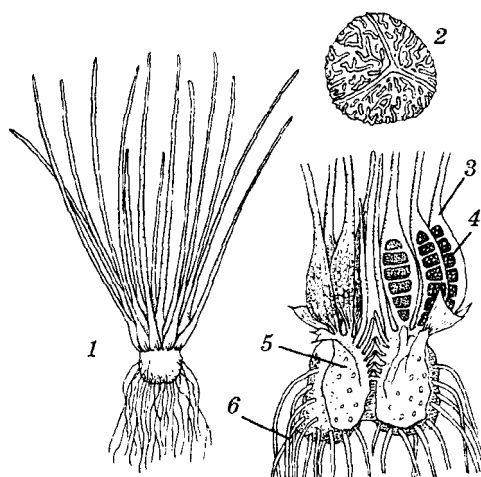


Рис. 191. Сем. Полушниковые.

Полушник озерный (*Isoetes lacustris*):

1 — общий вид растения, 2 — мегаспора, 3 — микроспорангий, 4 — мегаспорангий, 5 — ризифор, 6 — корни

стых озерах и по опресненным мелководьям морей на территории России можно встретить полушники морской (*I. maritima*), азиатский (*I. asiatica*), озерный (*I. lacustris*, рис. 191) и щетиный (*I. setacea*). Из-за антропогенного загрязнения водоемов все они в настоящее время довольно быстро вымирают, и поэтому занесены в Красные книги различного уровня. Некоторые полушники разводят в аквариумах.

ОТДЕЛ ПСИЛОТОВИДНЫЕ — PSILOTOPHYTA

Чрезвычайно примитивно устроенные представители этого отдела занимают совершенно обособленное положение среди современных растений. К псилотовидным относят 2 рода — род псилот (*Psilotum*,

¹ Два высокогорных южноамериканских полушника иногда выделяют в самостоятельный род стилитес (*Stylites*), который, однако, признают далеко не все систематики.

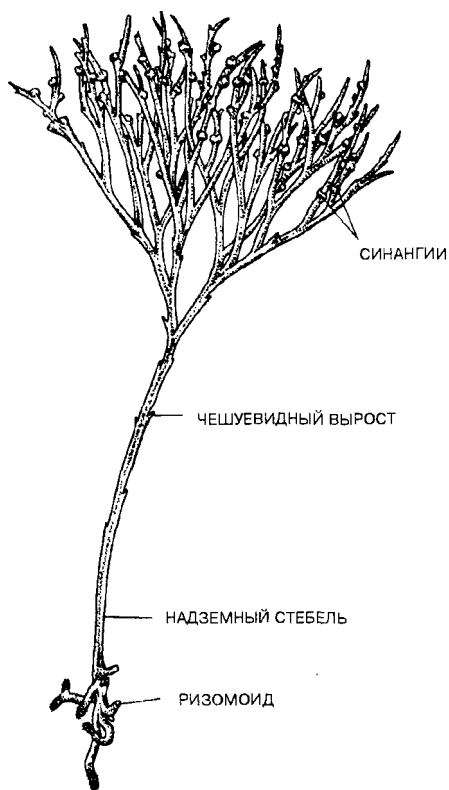


Рис. 192. Псилот (*Psilotum* sp.): общий вид зрелого спорофита (2п)

рис. 192) с двумя видами и род тмезиптерис (*Tmesipteris*), насчитывающий около 10 видов. Распространены псилотовидные преимущественно в тропиках, и лишь один из видов псилота доходит на севере до юга Европы, Кореи и Японии.

Обычно псилотовидные ведут эпифитный образ жизни, часто поселяясь у оснований стволов пальм, древовидных папоротников и саговников. Их спорофит представлен дихотомически ветвящимися осями, лишенными корней и настоящих листьев. Спорангии срастаются по 2 или 3 в синангии, расположенные на коротких ножках в пазухах чешуевидных или листовидных энационных

выростов стебля. Подземные органы представлены ризомоидами, отличающимися от надземных стеблей лишь наличием ризоидов. Выходя из субстрата на поверхность, ризомоиды свободно дают новые зеленые вегетативные побеги. Гаметофит псилотовидных крупный, покрыт ризоидами и способен длительно вести самостоятельный образ жизни. По совокупности признаков псилотовидные близки к раннедевонским псилофитам. Очень возможно, что почти невероятным образом сквозь сотни миллионов лет эти удивительные создания донесли до нас внешний облик и признаки древнейших растений, первыми вышедших на сушу нашей планеты.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ — EQUISETOPHYTES (= SPHENOPHYTES)

Хвощевидные в прошлом огромная, но ныне почти вымершая группа растений, расцвет которой пришелся в истории Земли на каменноугольный период. Произошли хвощевидные, по-видимому, в девоне от риниевых или каких-то близких к ним растений. Палеозойские хвощевидные были исключительно разнообразны. Среди них встречались травянистые, кустарниковидные и лиановидные формы, а древовидные виды, например, каламиты (*Calamites*), достигали 15–20 м высоты. Вместе с гигантскими плауновидными эти формы образовывали каменноугольные леса. От всех известных растений и вымершие, и современные хвощевидные отличаются побегами, составленными отдельными члениками. Характерная их черта — наличие спорангиофоров — спорофиллов особого строения.

Современные хвощевидные представлены только одним поряд-

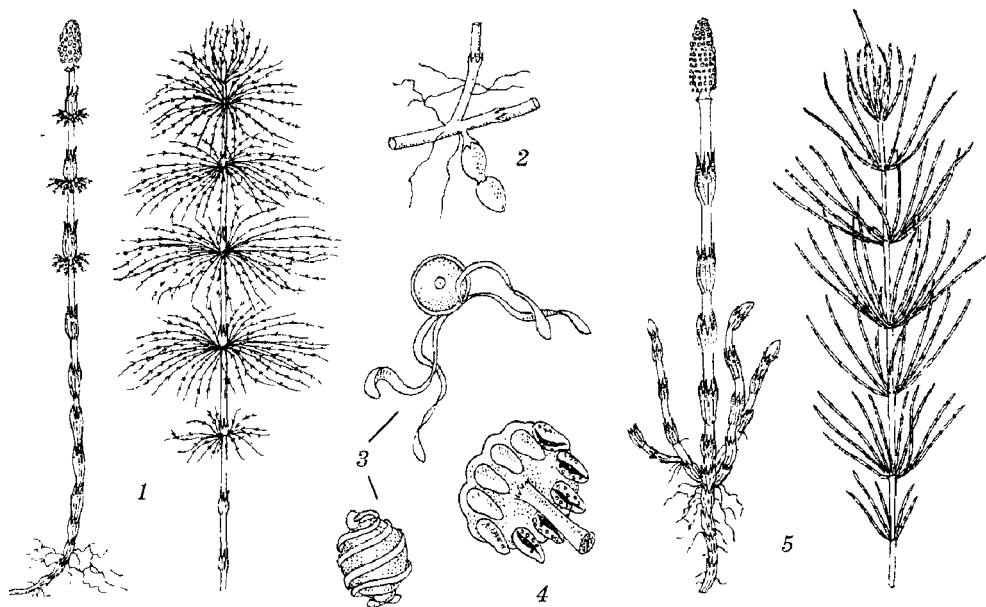


Рис. 193. Сем. Хвощевые:

1 — хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), споросный и вегетативный побеги, 2 — клубень на корневище, 3 — споры с прижатыми и отогнутыми элатерами, 4 — спорангиофор со спорангиями, 5 — хвощ полевой (*Equisetum arvense*), споросный и вегетативный побеги

ком (*Equisetales*), одним семейством хвощевых (*Equisetaceae*) и одним родом хвощ (*Equisetum*) с 25 почти космополитными видами, 12¹ из которых можно встретить на территории России. Обыкновенные виды умеренной зоны России — хвощи полевой (*E. arvense*), луговой (*E. pratense*), лесной (*E. sylvaticum*), болотный (*E. palustre*), речной (*E. fluviatile*), зимующий и некоторые другие (рис. 193). Все современные хвощи — многолетние корневищные травы с мутовками бурых редуцированных листьев, утративших хлорофилл. Проводящие элементы ксилемы представлены различного типа трахеидами, а иногда и сосудами. Флоэма состоит из ситовидных элементов и паренхимных клеток.

Спорангии у хвощей располагаются на спорангиофорах, собранных на верхушках стеблей в стробилы, нередко называемые «спороносными колосками». В основании стробила находится воротничок, представляющей собой редуцированное листовое влагалище. Спорангиофоры в виде шестиугольных щитков на ножках размещены на оси стробила мутовками. На внутренней стороне щитка располагаются 4–16 вытянутых вдоль ножки спорангиев. При созревании спор щитки подсыхают и раздвигаются, наружная стенка спорангия при этом легко разрушается, и споры рассеиваются ветром. Из внешнего слоя оболочки споры при созревании формируются спирально обернутые вокруг ее тела ленты —

¹ Довольно обычны также несколько гибридных видов.

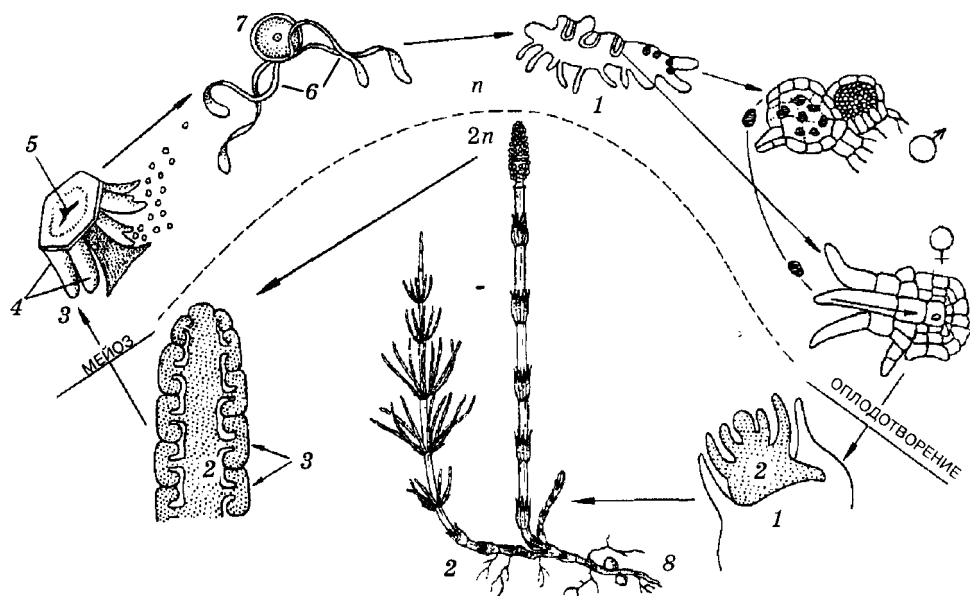


Рис. 194. Чередование поколений в жизненном цикле хвощей (*Equisetum arvense*): 1 — гаметофит (заросток), 2 — спорофит, 3 — спорангиофор, 4 — спорангии, 5 — щиток спорангиофора, 6 — элатеры, 7 — спора, 8 — клубеньки

элатеры, способные отгибаться и совершать гигроскопические движения.

Все современные хвощевидные — равноспоровые растения. Их одно- или обоеполый гаметофит (заросток) представлен очень маленьким, величиной в несколько миллиметров, зеленым наземным растением. В антеридиях образуются сперматозоиды с большим числом ундулиподиев. Оплодотворение происходит в присутствии капельно-жидкой воды, после чего из зиготы без периода покоя начинает развиваться новый спорофит (рис. 194).

Все хвощи обладают глубоко залегающими, сильно разветвленными корневищами, в узлах которых нередко развиваются клубеньки, богатые крахмалом. От узлов корневищ во множестве отходят придаточные корни.

Вертикальные побеги у некоторых видов, например, у хвоща полевого (*E. arvense*), специализированы на бесхлорофильные спороносные и зеленые вегетативные. Бледно-розовые спороносные побеги этого вида появляются ранней весной, и лишь после спороношения от корневища отрастают зеленые вегетативные стебли. У большинства других хвощей «спороносные колоски» образуются на верхушках ассимилирующих побегов. Как правило, вертикальные побеги хвощей не превышают высоты 1 м, однако у некоторых тропических видов лазающий стебель достигает 10–12 м длины, а толщина его может быть 6–8 см. Почти у всех хвощей умеренной зоны стебли на зиму отмирают, однако у хвоща зимующего (*E. hyemale*) они могут существовать несколько лет, свободно выдерживая сильные морозы. Ли-

стья у всех хвощей расположены мутовчато и, как сказано выше, редуцированы до бурых или желтоватых чешуй. Функцию фотосинтеза несет более или менее разветвленный зеленый стебель.

Хвощи встречаются по всему миру в самых разных растительных сообществах, но в любом случае в местах с достаточным или избыточным увлажнением. Иногда они образуют большие заросли, а в некоторых типах низинных болот, по берегам водоемов и в сырых лесах хвощи подчас доминируют в травянистом покрове. Почти все они злостные, трудно искоренимые сорняки на переувлажненных землях. Если в сене много хвощей, крупный рогатый скот может ими отравиться. Молодые вегетативные побеги хвоща полевого применяют в медицине как мочегонное средство, но в целом значение хвощей невелико.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ, ИЛИ ПАПОРОТНИКИ — POLYPODIOPHYTES

Папоротниковидные, или папоротники, относятся к числу наиболее древних групп споровых растений. По своему возрасту они несколько уступают только риниофитам, зостерофилловым и плауновидным и имеют приблизительно один геологический возраст с хвощевидными. Их древнейшие ископаемые формы известны с девона. В карбоне крупные древовидные папоротники наравне с другими споровыми растениями росли в обширных влажных лесах, остатки которых образовали залежи каменного угля. Предками папоротниковидных были некоторые группы, близкие к риниофитам, возможно, какие-либо тримерофиты.

Папоротники широко распространены по всему земному шару и

встречаются в самых разных местобитаниях. Наиболее разнообразны они во влажных тропических лесах, где их можно встретить 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, из которых около 120 видов встречается на территории бывшего СССР. Большое число папоротников известно в ископаемом состоянии.

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, достигающих иногда высоты 25 м, с диаметром ствола до 50 см, до крошечных растений всего лишь в несколько миллиметров длины.

Папоротники стран умеренного климата в своем большинстве — многолетние наземные травянистые растения. Жизненные формы тропических папоротников более разнообразны. Широко известны древовидные формы, особенно обильные в горах тропиков. Другая характерная жизненная форма в этом климатическом поясе — лиановидные папоротники. Очень много во влажном тропическом лесу и разнообразных эпифитных папоротников, поселяющихся на других растениях. Существует также несколько видов плавающих многолетних папоротников, обитающих в водоемах.

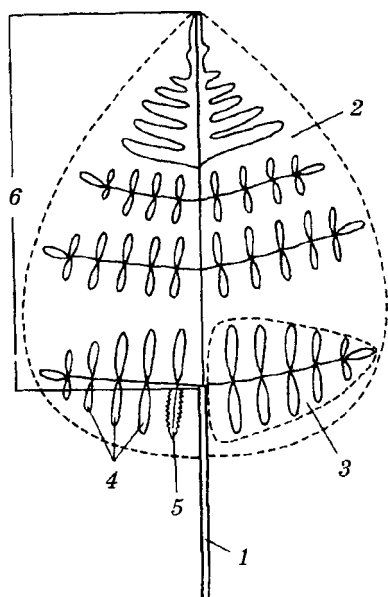


Рис. 195. Строение листа (вайи) папоротника (схема):

1 — черешок, 2 — пластинка листа, 3 — перо первого порядка, 4 — перышки (или перья второго порядка), 5 — лопасть перышка, 6 — рахис

Листья папоротников, называемые вайями, произошли в результате уплощения крупных ветвей. В отличие от листьев прочих растений, листья папоротников длительное время продолжают верхушечный рост, образуя при этом в начале роста (а у некоторых видов — и во взрослом состоянии) характерную разворачивающуюся «улитку», что связано с неравномерным ростом верхней и нижней сторон вайи. В большинстве случаев фотосинтезирующие листья расчленены на черешок и пластинку. У подавляющего большинства современных папоротников листья перистые — однократно, дважды или многократно. Плас-

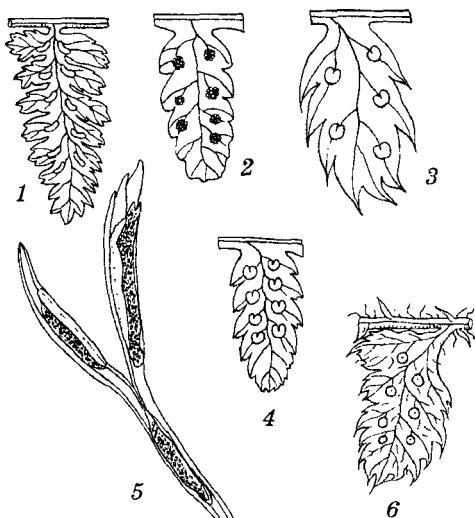


Рис. 196. Различные типы соросов и формы покрывальца у папоротников:

1 — кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), 2 — голокучник Линнея (*Gymnocarpium dryopteris*), 3 — щитовник шартрский (*Dryopteris carthusiana*), 4 — щ. мужской (*D. filix-mas*), 5 — костенец северный (*Asplenium septentrionale*), 6 — многорядник Брауна (*Polystichum braunii*)

тинка перистого листа имеет главную ось, или рахис (рис. 195). Рахис соответствует главной жилке цельного листа. Размеры листьев колеблются от 1–2 мм до 10 м в длину и более. По массе и размерам они, как правило, значительно преобладают над стеблем, а у большинства наших папоротников — подземных стеблей нет совершенно. У некоторых 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 древо-

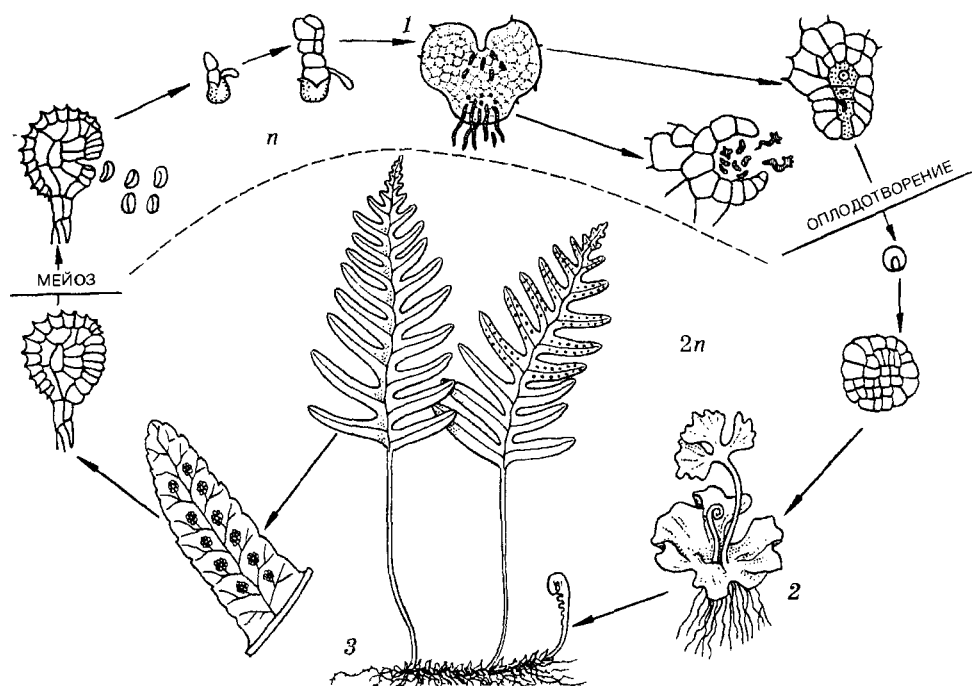


Рис. 197. Чередование поколений и смена ядерных фаз у папоротника (*Polypodium* sp.):

1 — гаметофит (заросток), 2 — заросток с развивающимся зародышем, 3 — спорофит

видных папоротников он представлен прямостоячим стволом, несущим на верхушке крону листьев. У большинства же травянистых папоротников развивается короткое горизонтальное стебли или корневища.

Спорангии развиваются на обыкновенных зеленых листьях, на специальных спороносных частях листа или на специализированных листьях. Располагаться они могут одиночно или группами — *сорусами*. Сорусы расположены с нижней, лучше защищенной стороны листьев. У многих наших папоротников они состоят из выпуклого ложа (*рецептакула*), к которому с помощью ножек прикрепляются спорангии. Из центральной части ложа образуются различной

формы *покрывальца*, или *индузии*, обеспечивающие защиту развивающихся спорангиев (рис. 196). Иногда эту функцию выполняет завернутый край пластинки листа, например, у орляка обыкновенного (*Pteridium aquilinum*).

При созревании спорангии вскрываются и споры высыпаются. Споры папоротников гаплоидны, гаплоиден и гаметофит, развивающийся из них.

Большинство папоротников — равноспоровые растения. Только немногие группы характеризуются разносторонностью. Гаметофиты (заростки) равноспоровых папоротников обитают обычно на поверхности почвы. Они обоеполые, зеленые, мел-

кие, разные по форме, питаются самостоятельно, реже лишены хлорофилла и развиваются под землей. К почве гаметофит прикреплен многочисленными ризоидами. На нижней, брюшной, стороне гаметофита развиваются архегонии. Антеридии, которые обычно развиваются раньше, также сосредоточены на нижней поверхности гаметофита. Каждый антеридий содержит сперматозоиды с большим числом ундулиподиев. В архегониях созревают яйцеклетки. Оплодотворение происходит только в капельно-жидкой водной среде. Зигота, возникающая из оплодотворенной яйцеклетки, дает начало диплоидному зародышу, развивающемуся в диплоидный спорофит (рис. 197). У разнospоровых папоротников гаметофиты редуцированы до микроскопических размеров. Особенно это относится к мужским гаметофитам.

Отдел папоротниковидных чаще всего делят на 9 классов, только в пяти из которых есть ныне живущие виды.

КЛАССЫ АНЕВРОФИТОВЫЕ — ANEUPHYTOPSIDA, АРХЕОПТЕРИСОВЫЕ — ARCHAEOPTERIDOPSIDA, КЛАДОКСИЛОВЫЕ — CLADOXYLOPSIDA И ЗИГОПТЕРИСОВЫЕ — ZYGOPTERIDOPSIDA

Представители вышеперечисленных четырех классов папоротников полностью вымерли уже в конце палеозоя, более примитивные из них (*Aneurophytopsidea*), очевидно, произошли от риниевых. Листья их скорее напоминали ассимилирующие ветви. У некоторых групп наиболее крупных классов археоптерисовых и зигоптерисовых папоротников произошел переход к разнospоровости. В этих классах было много крупных древовидных форм, обладавших

вторичным ростом, и относительно высоко организованной проводящей системой. Расцвет их пришелся на конец девона и карбон. Именно эти растения в наибольшей степени представлены в каменноугольных отложениях.

КЛАСС ОФИОГЛОССОВЫЕ, ИЛИ УЖОВНИКОВЫЕ — OPHIOGLOSSOPSIDA

Класс ужовниковые включает 1 порядок (*Ophioglossales*) с 3 семействами (*Ophioglossaceae*, *Botrychiaceae*, *Helminthostachyaceae*), каждое из которых включает по 1 роду — ужовник (*Ophioglossum*), гроздовник (*Botrychium*) и гельминтостахис (*Helminthostachys*). Единственный вид гельминтостахиса растет только в тропиках восточного полушария, а примерно 80 видов ужовника и гроздовника встречаются достаточно широко. На опушках сухих светлых лесов и разнотравных лугах почти по всей России обычны гроздовники многораздельный (*B. multifidum*) и полулунный (*B. lunaria*), а также ужовник обыкновенный (*O. vulgatum*). По всей видимости, ужовниковые представляют наиболее древнюю группу современных папоротников. Происходят они, вероятно, непосредственно от разнospоровых форм палеозойских аневрофитовых папоротников и до сих пор сохранили некоторые черты этой древнейшей группы растений. На территории стран СНГ известно 6 видов ужовников и 9 видов гроздовников. Представители класса — небольшие травы очень характерного облика (рис. 198). Это наземные растения, хотя в тропиках встречаются и эпифитные виды (из рода ужовник). Лист ужовниковых, отходящий от короткого подземного корневища, не свернут улиткообразно и во

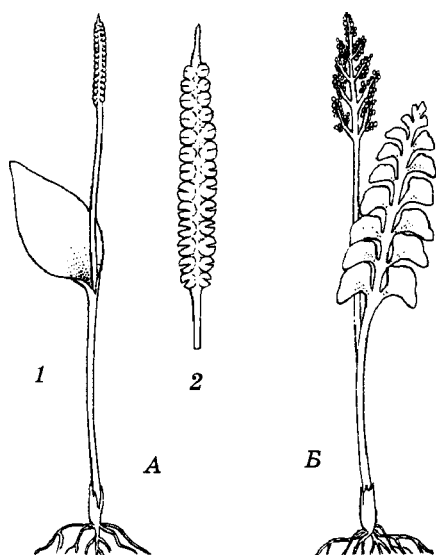


Рис. 198. Сем. Ужовниковые и Гроздовниковые:

А — ужовник обыкновенный (*Ophioglossum vulgatum*): 1 — общий вид растения, 2 — спороносная часть листа с синангиями; Б — гроздовник полулунный (*Botrychium lunaria*), общий вид растения

многим напоминает побег, не имея четкой плоскостной дифференциации. Развивается он обычно медленно, часто до 3 и более лет. Спороносная часть листа (чаще верхушечная) несет спорангии (гроздовник) или синангии (ужовник), расположенные в виде кисти или колоска. Вегетативная часть листа может быть цельной или многократно перисторассеченной. Подземный стебель ужовниковых имеет камбий и способен к вторичному утолщению, что резко отличает их от всех современных папоротников. Довольно крупные спорангии имеют многослойную стенку без специальных приспособлений к раскрыванию. На ранних стадиях своего развития они очень сходны с зачатками вегетативных сегментов. Гаме-

тофиты ужовниковых ведут подземный образ жизни и могут существовать до 20 лет, напоминая нить, достигающую 6 см в длину при диаметре около 1 мм. Для ряда представителей класса отмечено наибольшее число хромосом ($2n = 1260$), известное у современных растений.

КЛАСС МАРАТТИЕВЫЕ — MARATTIOPSIDA

Этот класс представлен единственным порядком (*Marattiales*) и одним современным семейством — мараттиевые (*Marattiaceae*) с несколькими родами. В каменноугольном и пермском периодах палеозойской эры мараттиевые, достигая 10–15 м высоты, нередко доминировали в растительном покрове на обширных территориях. Большая часть мараттиевых к настоящему времени вымерла, и лишь немногие их представители сохранились во влажных тропических областях до наших дней. Наиболее крупные их роды — мараттия (*Marattia*) и ангиоптерис (*Angiopteris*, рис. 199) довольно широко распространены в тропических областях. Это крупные красивые папоротники, листья которых иногда достигают длины 6 м. Стебли их, наоборот, редко достигают в высоту более 1 м, а чаще — клубнеобразные и наполовину погружены в почву. Для всех мараттиевых характерны крупные лизигенные слизевые ходы, расположенные в листьях, стеблях и корнях. Спорангии расположены по краю на нижней стороне обычно дважды перистых листьев и иногда сливаются в синангии. Гаметофит наземный, относительно долгоживущий.

Вместе с ужовниковыми мараттиевые составляют группу так называемых *эуспорангиатных папоротников*, характеризующуюся примитивными спорангиями, развивающимися

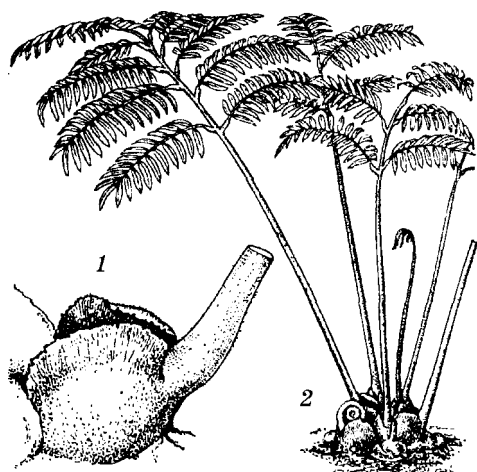


Рис. 199. Аңгиоптерис вознесенный (*Angiopteris evecta*):

1 — основание листа с прилистниками,
2 — общий вид

ся из многоклеточного зачатка, сходного с вегетативной почкой. Спорангии такого типа имеют многослойную массивную стенку, лишенную специальных приспособлений для раскрытия. Перечисленные признаки отличают эуспорангиатные от всех остальных современных папоротников, называемых часто лептоспорангиатными.

Молодые листья, черешки и клубневидные основания черешков некоторых марратиевых местное население употребляет в пищу. Целый ряд представителей этого класса в условиях влажного и жаркого климата нередко выращивается в качестве величественных декоративных растений.

КЛАСС ПОЛИПОДИЕВЫЕ — POLYPODIOPSIDA

Спорангии подавляющего большинства представителей этого класса (называемого ранее *лептоспорангиатными папоротниками*) развиваются не из многих (как это проис-

ходит у эуспорангиатных папоротников), а из одной клетки. Однослойная стенка такого спорангия несет обычно рубчик, или кольцо, специализированных клеток, обеспечивающих раскрытие спорангия при его созревании. Спорангии обычно собраны в группы, или сорусы, и прикрыты покрывальцем.

История полиподиевых папоротников прослеживается с карбона, когда они были представлены преимущественно древовидными формами. Сохранились древовидные формы и среди современных представителей класса, однако, в большинстве это многолетние травянистые, наземные и эпифитные растения. Происходят полиподиевые папоротники, вероятно, непосредственно от зигонтерисовых папоротников.

Согласно мнению ряда птеридологов (ботаников, изучающих папоротники), к классу полиподиевых относятся лишь равноспоровые папоротники. Разноспоровые формы, ранее включавшиеся в этот класс, ныне выделяют в самостоятельные классы.

Класс полиподиевых в таком узком понимании (*s. str.*) включает 4 порядка: осмундовые, схизейные, полиподиевые и циатейные.

ПОДКЛАСС ПОЛИПОДИЕВЫЕ — POLYPODIIDAE

ПОРЯДОК ОСМУНДОВЫЕ — OSMUNDALES

К порядку относится только **семейство осмундовые (*Osmundaceae*)**, насчитывающее 3 рода и немногим более 20 видов. На Кавказе довольно обычен папоротник осмунда королевская (*Osmunda regalis*, рис. 200), а два дальневосточных представителя рода *Osmundastrum* — осмундаструмы азиатский (*O. asiaticum*) и Клейтона (*O. claytonianum*), по-видимому, самые круп-

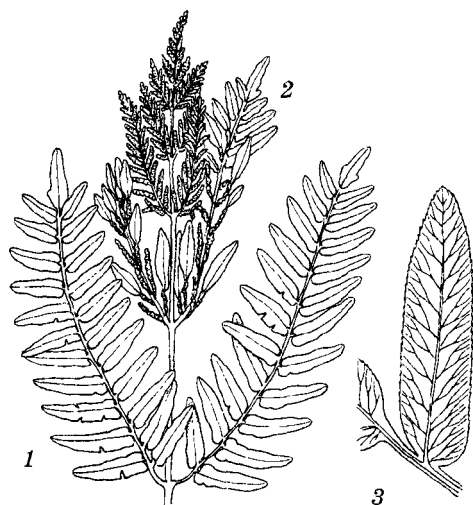


Рис. 200. Сем. Осмундовые. Осмунда королевская (*Osmunda regalis*):

1 — лист, 2 — спороносная часть листа, 3 — увеличенная доля стерильной части листа

ные папоротники флоры нашей страны. Их вертикальный массивный ствол может достигать 1 м высоты, а ажурные перистые листья — 2–3 м длины. У большинства осмундовых лист разделен на спороносную и вегетативную части. Спороангии собраны группами у края сегментов, но сорусов типичного строения не образуют.

Осмундовые — одна из древнейших современных групп папоротников, достоверно известна уже с конца каменноугольного периода. В настоящее время жалкие остатки этой некогда обширной группы продолжают быстро вымирать из-за осушения болот — основного места обитания большинства осмундовых. Измельченные стволы наиболее широко распространенного вида — осмунды королевской (*O. regalis*) до настоящего времени широко используют как субстрат для выращивания эпифитных тропических орхидей.

Порядок включает несколько семейств, из которых на территории занимаемой странами СНГ встречаются представители семейств адиантовых (*Adiantaceae*), синоптеридиевых (*Sinopteridiaceae*) и криптограммовых (*Cryptogrammaceae*). В подавляющем большинстве представители этих семейств (около 1000 видов) преобладают в тропиках, а на территории СНГ известно лишь 11 видов, распространенных, главным образом, на Кавказе и в Приморском крае. В основном это сравнительно небольшие и малозаметные растения.

Семейство адиантовые — *Adiantaceae*. Преобладающие жизненные формы в семействе — многолетние наземные и эпифитные травы. Один из видов — акростихум золотистый (*Acrostichum aureum*) образует в тропиках обширные заросли в приморских низинах. Другой, довольно обособленный представитель семейства — цератоптерис василисниковидный (*Ceratopteris thalictroides*) целиком перешел к водному образу жизни. В тропиках, где чередуются сухие и влажные периоды, этот вид стал однолетником, представляя в этом отношении уникальный пример среди папоротников. Наибольшей известностью пользуется адиантум венерин волос (*Adiantum capillus-veneris*, рис. 201), часто культивируемый в домашних условиях ради удивительно декоративной ажурной листвы. Основная часть ареала этого вида находится в тропиках и субтропиках Азии. В нашей стране его можно встретить в тенистых лесах Черноморского побережья. Довольно часто выращивают как декоративные растения и другие виды адиантумов, а также виды близких родов пеллея (*Pellaea*) и птерис (*Pteris*).

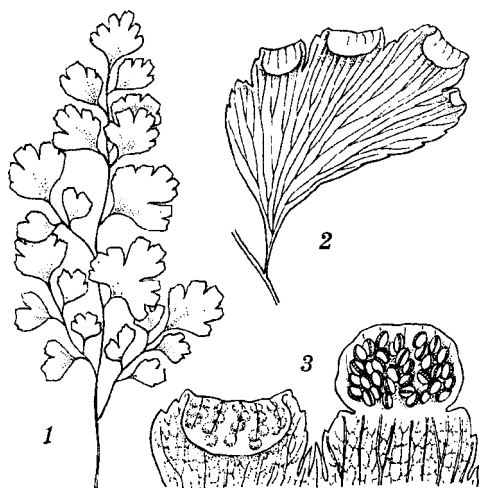


Рис. 201. Сем. Адiantовые.
Адiantум венерин волос
(*Adiantum capillus-veneris*):

1 — лист, 2 — сегмент листа с сорусами, 3 — увеличенный край сегмента листа с сорусами

Для представителей семейства характерны сорусы, лишенные настоящего покрывальца, либо расположенные по всей длине жилок, либо сосредоточенные на концах жилок ближе к краю и часто сливающиеся в сплошную краевую линию. Очень часто спорангии защищены загибающимся краем листа и снабжены продольным кольцом толстостенных клеток, способствующих его раскрытию.

Семейство схизейные (*Schizaeaceae*) включает 5 современных родов и около 45 видов. Распространены они почти исключительно в тропиках и субтропиках. Для схизейных характерно чрезвычайно простое жилкование листьев и наличие примитивных массивных спорангиев с очень характерным верхушечным кольцом толстостенных клеток. У нас представители схизейных мало известны, их можно встретить лишь в ботанических садах. Однако в тропи-

ческих странах некоторые виды рода лигодиум (*Lygodium*) часто образуют непроходимые заросли во вторичных лесах и на вырубках. Паразитично длинные лиановидные листья этих папоротников достигают 10 и более метров длины. Они обладают «неограниченным» ростом и по многим признакам напоминают побеги вьющегося растения.

ПОРЯДОК ПОЛИПОДИЕВЫЕ — *POLYPODIALES*

Порядок объединяет 5 семейств, самое крупное и известное из которых — семейство собственно полиподиевые.

Семейство полиподиевые (*Polypodiaceae*) представлено 50 родами и 1500 видами, распространенными очень широко, но в основном в тропической зоне северного полушария. В большинстве это эпифитные или на скальные многолетние травы с мясистым ползучим или укороченным корневищем и двурядно отходящими от него листьями. У ряда эпифитных видов нижние листья или основания черешков образуют подобие корзины, где скапливаются растительные остатки, способствующие минеральному питанию растения. Характерный признак семейства — округлые или овальные сорусы, лишенные покрывалец и расположенные на нижней поверхности листа. Нередко сорусы частично защищают волоски, чешуи или стерильные спорангии, называемые парафизам. Спорангии полиподиевых имеют хорошо развитое кольцо раскрытия, состоящее из 13–14 специализированных клеток.

У нас из представителей семейства (всего на территории стран СНГ — 11 видов) наиболее известны виды рода полиподиум, или многоножка (*Polypodium*). Один из них —

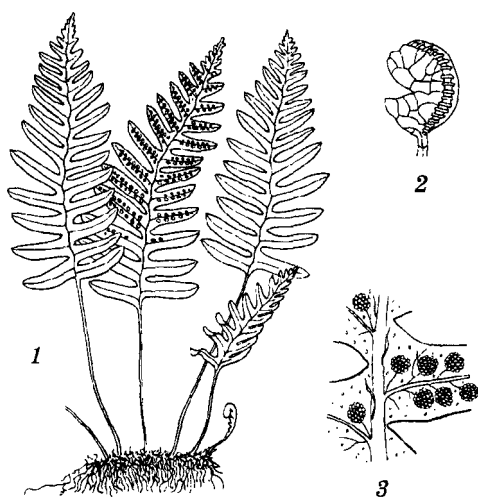


Рис. 202. Сем. Полиподиевые.
Полиподиум обыкновенный
(*Polypodium vulgare*):

1 — общий вид растения, 2 — спорангий,
3 — сорусы на нижней стороне листа

полиподиум обыкновенный (*P. vulgare*) — обычное наскальное растение Европейской России и Западной Сибири (рис. 202), замещающееся далее к востоку близким викарным видом — полиподиумом сибирским (*P. sibiricum* = *P. virginianum*). На Дальнем Востоке отдельные виды полиподиевых, например, леписорус уссурийский (*Lepisorus ussuriensis*), ведут преимущественно эпифитный образ жизни. Здесь же встречается еще один представитель семейства — пиррозия язычковая (*Pyrrhosia petiolosa* = *P. lingua*), чаще приуроченная к открытым скалам.

Многие полиподиевые довольно декоративны и сравнительно легко переносят сухость воздуха. В качестве домашних и оранжерейных растений наиболее известны виды рода платицерий, или олений рог (*Platycerium*), с их необычными, дихотомически ветвящимися листьями, по форме отдаленно напоминающими

крупные рога оленя. В тропиках Старого Света олений рог — один из обычных папоротников-эпифитов.

Кроме семейства полиподиевых, к порядку относят семейства глейхениевые (*Gleicheniaceae*), матониевые (*Matoniaceae*), диптерисовые (*Dipteridaceae*) и граммитисовые (*Grammitidaceae*). Представители этих семейств у нас в стране не встречаются, однако в тропиках и субтропиках они нередко играют заметную роль в растительных (особенно элифитных) сообществах. Очень часто в тропической зоне виды родов глейхения (*Gleichenia*) и дикраноптерис (*Dicranopteris*) из семейства глейхениевых образуют обширные, чрезвычайно густые заросли в местах с нарушенным почвенным покровом, на вырубках и гарях. Этим они эффективно препятствуют смыву почв, особенно в холмистых и горных областях.

ПОРЯДОК ЦИАТЕЙНЫЕ — CYATHEALES

Число семейств в этом порядке существенно варьирует в зависимости от точки зрения того или иного исследователя. Традиционно выделяют 4 семейства, но нередко многие подсемейства возводят в ранг семейств и тогда общее число семейств в порядке увеличивается до 10–12. Ряд специалистов выделяют в самостоятельные семейства — щитовниковые (*Dryopteridaceae*), кочедыжниковые (*Athyriaceae*), телиптерисовые (*Thelypteridaceae*), блехновые (*Blechnaceae*), оноклеевые (*Onocleaceae*) и др.

Здесь авторы учебника следовали системе порядка, принятой в «Жизни растений».

Семейство циатейные (*Cyatheaceae*) объединяет свыше 1000 видов, распространенных преимуще-

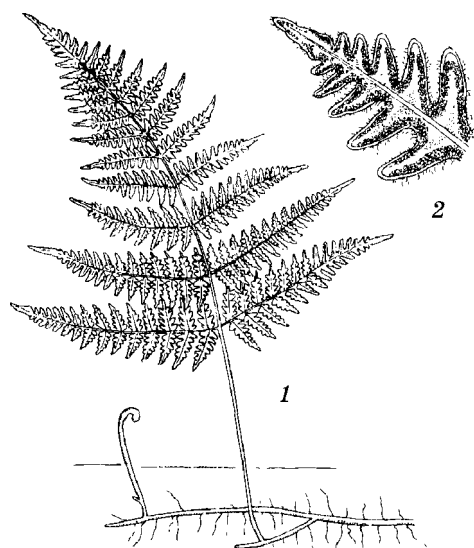


Рис. 203. Сем. Циатейные. Орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*):

1 — общий вид растения, 2 — сорусы, расположенные по краю листа на нижней его стороне (желтеют и хорошо заметны вдоль края листа поздней осенью)

ственно в тропиках. Более половины из них представлены древовидными формами, достигающими 15 и более метров высоты. Древовидные представители семейства наиболее характерны для туманных тропических горных лесов, где они нередко образуют сомкнутые древостой исключительно архаичного облика. Такие леса, возможно, сохранились с середины юрского периода, поскольку многие окаменевшие остатки циатейных того времени почти неотличимы от ряда современных представителей семейства. Гигантские стволы циатейных не обладают вторичным ростом и не могут расти в толщину. Механическая их прочность достигается образованием множе-

ства крепких придаточных корней, плотно прилегающих к стеблю. Диаметр ствола в этом случае иногда достигает 2 м. Эти растения легко переносят тропические ураганы и даже лесные пожары.

Огромные, как бы парящие над землей в туманах горных ущелий, ажурные кроны большинства древовидных папоротников исключительно красивы. Ряд видов, особенно из родов циатея (*Cyathea*), алзофила (*Alsophila*), циботиум (*Cibotium*) и др., широко культивируется в оранжереях и зимних садах, а в тропической зоне их нередко используют в эффектных парковых композициях.

К циатейным относят и всем хорошо известный космополитный папоротник орляк (*Pteridium aquilinum*, рис. 203), занимающий, правда, в семействе довольно изолированное положение. Сорусы этого папоротника (в отличие от большинства циатейных) расположены не одиночно, а сливаются в линию по краю листа и прикрыты видоизмененным загнутым его краем. Настоящие же покрывальца сорусов при этом почти полностью редуцированы. Подземное корневище орляка, от которого вертикально отходят возвышающиеся над землей листья, богато крахмалом и слизистыми веществами. Подземные корневища и черешки молодых, еще не распустившихся листьев съедобны, и после специальной обработки их используют в национальной кухне ряда народов Восточной Азии.

Прочные, не поддающиеся гниению стволы древовидных папоротников находят разнообразное хозяйственное применение. Их также довольно широко экспортируют как

¹ Иногда род орляк и его ближайшие родственники выделяются в самостоятельное семейство гипоплеписовых (*Hypolepidaceae*).

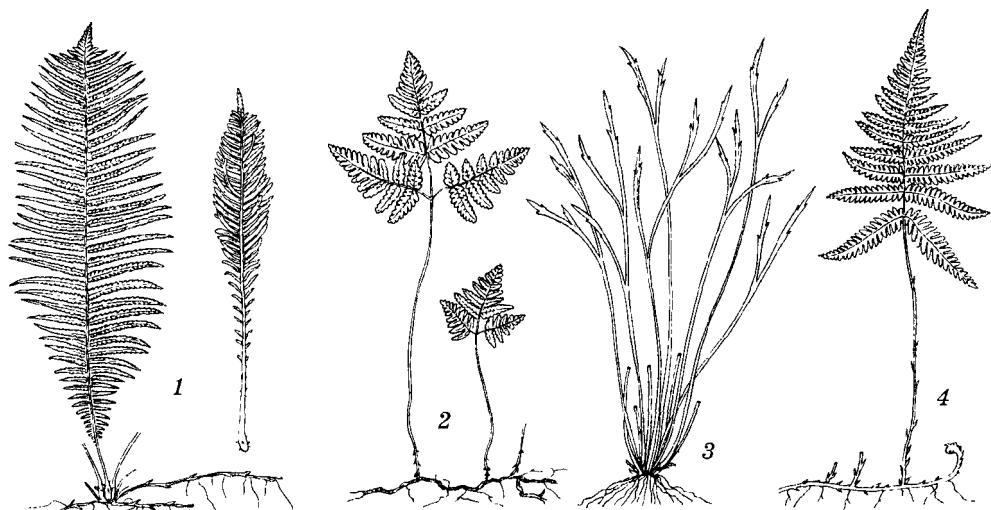


Рис. 204. Сем. Асплениевые:

1 — страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*), стерильный и спороносный листья; 2 — голокучник Линнея (*Gymnocarpium dryopteris*); 3 — асплениум северный (*Asplenium septentrionale*); 4 — буковник обыкновенный (*Phegopteris connectilis*)

наиболее подходящий субстрат для выращивания декоративных эпифитных орхидей.

Семейство асплениевые (*Aspleniaceae*) включает около 4000 видов наземных и эпифитных папоротников. Имеются среди них также древовидные формы и крупные древесные лианы. Сорусы большинства видов семейства защищены хорошо развитыми покрывальцами (индузиями) различной формы и строения. К асплениевым относится большинство папоротников, встречающихся на территории России (рис. 204). Это всем известные характернейшие элементы умеренных лесов Евразии — щитовники мужской (*Dryopteris filix-mas*) и шартрский (*D. carthusiana*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), диплазиум сибирский (*Diplazium sibiricum*), голокучник

Линнея (*Gymnocarpium dryopteris*)¹, страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*) и многие другие. Для окраин болот очень характерен телиптерис болотный (*Thelypteris palustris*), а на скальных выходах и по обрывам нередко встречаются виды родов асплениум, или костенец (*Asplenium*), пузырник, или цистоптерис ломкий (*Cystopteris fragilis*).

Все встречающиеся у нас представители асплениевых — наземные многолетние корневищные травы с розеткой рассеченных листьев. Однако у наиболее крупных экземпляров щитовника и кочедыжника вертикально располагающееся корневище нередко образует невысокий (в 20–50 см) ствол, отличающийся от стволов настоящих древовидных тропических папоротников лишь своими размерами. Сорусы разме-

¹ Для сорусов всех представителей рода голокучник характерна полная редукция покрывальца, отчего собрания спорангиев оказываются оголенными.

щены на нижней стороне листьев, причем у видов некоторых родов, например, страусника и оноклеи (*Onclea*), спороносные листья высокоспециализированы и в значительной степени утрачивают ассимиляционную функцию.

Миниатюрные скальные виды асплениевых довольно декоративны и незаменимы при создании каменных садов. Прежде всего, к ним относятся асплениумы северный (*A. septentrionale*), почвенный (*A. ruta-muraria*), зеленый (*A. viride*) и волосовидный (*A. trichomanes*).

Более крупные папоротники из родов щитовник, страусник, полистихум (*Polystichum*) очень эффектны в одиночных и групповых парковых посадках. В домашних и оранжерейных условиях широко выращивают также многие декоративные тропические виды асплениевых. Например, эпифитный асплениум гнездовой (*A. nidus*), образующий основаниями листьев подобие корзины, и живородящий асплениум луковичноносный (*A. bulbiferum*), на листьях которого формируются многочисленные выводковые почки, часто прорастающие прямо на листьях материнского растения.

Молодые листья многих тропических и отечественных представителей семейства после специального приготовления вполне съедобны, а довольно ядовитые корневища ряда щитовников используют в медицине для приготовления эффективных глистогонных лекарственных препаратов.

Почти все представители довольно крупных семейств даваллиевых (*Davalliaceae*) и гименофилловых (*Hymenophyllaceae*) ведут эпифитный, реже на скальный образ жизни. Они характерны для тропических и субтропических областей. К семейству даваллиевых относят виды рода

нефролепис (*Nephrolepis*), очень часто выращиваемые в домашних условиях благодаря их неприхотливости и красивым листьям.

Гименофилловые представляют очень изолированную группу папоротников, все виды которой прошли длительный путь эволюции в условиях предельной влажности и затенения. Все ткани этих крошечных растений подверглись значительной редукции, а сами они скорее напоминают печеночные мхи. Большинство гименофилловых процветает в сыром полумраке тропических лесов, особенно в горной зоне туманов. Иногда наряду с мхами они покрывают сплошным ковром деревья и скалы на дне глубоких ущелий по тенистым берегам лесных водотоков. Пластинки листьев большинства гименофилловых состоят всего из одного слоя клеток. Некоторые виды семейства легко выдерживают полное высыхание, а при увлажнении их листья полностью восстанавливают свои функции.

Три вида из наиболее крупных родов семейства — гименофилл (*Hymenophyllum*) и трихоманес (*Trichomanes*) можно встретить и у нас — в Приморье, на Сахалине и Курильских островах. Это наиболее северная область распространения представителей гименофилловых.

КЛАСС МАРСИЛЕЕВЫЕ — MARSILEOPSIDA

Около 70 видов очень своеобразных папоротников, объединенных в 3 рода — марсилея (*Marsilea*), пилулярия (*Pilularia*) и регнеллидиум (*Regnellidium*), составляют порядок — *Marsileales* и семейство марсилеевых (*Marsileaceae*).

Марсилеевые — разноспоровые водные или прибрежно-водные, реже целиком сухопутные травянистые папоротники с ползучим корне-

вищем и вертикально отходящими небольшими листьями, имеющими тонкий длинный черешок, несущий на верхушке 4 листочка, похожие на листочки клевера. Споры развиваются в микро- и мегаспорангиях, собранных в сорусы и заключенных в замкнутые вместилища, называемые *спорокарпиями*. Спорокарпии снабжены ножками, отходящими от черешка листа. Защищенные прочной стенкой спорокарпия сорусы, спорангии и споры могут долгое время переносить засуху и иные неблагоприятные условия. При увлажнении спорокарпия после периода покоя он быстро раскрывается, и наружу выходит слизистый тяж, несущий сорусы, окруженные нежным покрывальцем. Гребневидное ложе соруса несет наверху ряд мегаспорангиев, а по бокам — ряды микроспорангиев. Чаще всего в микроспорангии развивается 64 споры, а мегаспорангий несет только одну спору. После разрушения стенок спорангия и попадания спор в воду происходит стремительное их развитие в чрезвычайно упрощенные гаметофиты, образование половых органов и оплодотворение. Причем весь этот процесс при благоприятных условиях занимает менее 24 ч. Развитие зародыша начинается сразу же после оплодотворения, без периода покоя.

В то время как виды пилулярии и регнеллидиума довольно редки и малоизвестны, представители рода марсилея очень широко распространены в теплых районах всего мира, нередко они бывают злостными сорняками на орошаемых землях. Три вида этого рода изредка встречаются на юге России, особенно в низовьях Волги. Наиболее обычна из них марсилея четырехлистная (*M. quadrifolia*, рис. 205). Ряд видов марсилеевых культивируют как декоратив-

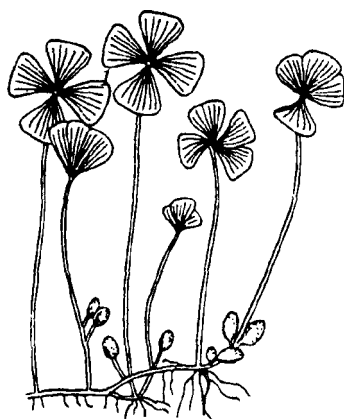


Рис. 205. Сем. Марсилеевые: марсилея четырехлистная (*Marsilea quadrifolia*)

ные аквариумные растения. Молодые листья и побеги, а также спорокарпии массово встречающихся видов марсилей местное население употребляет в пищу.

КЛАСС САЛЬВИНИЕВЫЕ — *SALVINIOPSIDA*

Класс включает только один порядок — *Salviniales* с двумя семействами.

Семейство сальвиниевые (*Salviniaceae*). Все десять видов сальвиний (*Salvinia*) — мелкие плавающие разноспоровые папоротники, характерные для водоемов тропической зоны. Однако один из видов — сальвиния плавающая (*S. latifolia*, рис. 206), приспособился к жизни в умеренных широтах и довольно обычен на юге России, в бассейне Волги, на Кавказе, Дальнем Востоке и юге Сибири.

Корневища сальвиний, полностью лишенные корней, свободно плавают на поверхности воды и несут череду мутовок из трех листьев. Каждая мутовка состоит из пары зеленых плоских плавающих листьев и тре-

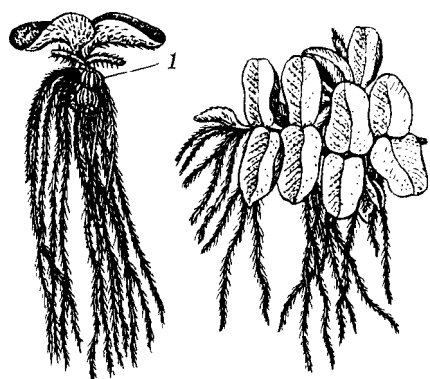


Рис. 206. Сем. Сальвиниевые: сальвиния плавающая (*Salvinia natans*):

1 — сорусы

тьего погруженного листа, рассеченного на множество тонких корнеподобных долей. На этих долях, покрытых волосками и отчасти принимающих на себя функцию корня, со временем образуются микро- и мегасорусы. Мегасорус состоит из нескольких (до 25), а микросорус — из множества (до 500) спорангиев. В мегаспорангиях развивается только одна мегаспора, а в микроспорангиях образуются 32 или 64 споры. Созревающие сорусы отрываются от растения и погружаются на дно. После сгнивания покрывальца спорангии поднимаются на поверхность. Прорастание спор происходит внутри спорангия, причем образующиеся

при этом мужской и женский гаметофиты сильно редуцированы. После оплодотворения развитие зародыша происходит без периода покоя.

Сальвинии довольно популярны как декоративные растения аквариумов. В природе, особенно в тропических областях, они играют заметную роль в водных экосистемах, а развиваясь в массовых количествах, способны серьезно мешать хозяйственной деятельности.

Семейство азолловые (*Azollaceae*) включает один род азоллу (*Azolla*) с 6 видами, встречающимися почти исключительно в тропиках. Все они крошечные свободноплавающие разнospоровые папоротники, жизненный цикл которых сходен с циклом сальвиниевых. Замечательная особенность азоллы — ее симбиоз с цианобактерией анабеной азоллы (*Anabaena azollae*), благодаря чему и папоротник может усваивать атмосферный азот. По способности накапливать азот азолла не уступает бобовым, вследствие чего ее широко используют как зеленое удобрение на рисовых чеках в Юго-Восточной Азии. Очень часто азоллу выращивают в аквариумах. Внешне эти папоротники напоминают мелкие мхи с крошечными черепитчато-налегающими листьями, скрывающими тонкое корневище, от которого вниз отходят довольно длинные корни.

Глава 12

СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ. ГОЛОСЕМЯННЫЕ

Важнейшее эволюционное приобретение *семенных растений* — *внутреннее оплодотворение*. Для всех этих растений, кроме разно-

споровости, характерна резкая редукция гаметофита. Женский гаметофит и образуемые им гаметы (яйцеклетки) остаются в мегаспо-

рангии, никогда не покидая родительское растение (спорофит). Микроспоры семенных растений дают начало крайне редуцированному мужскому гаметофиту, помещающемуся в пыльцевом зерне. Пыльцевые зерна (пыльца) разносятся ветром или иными агентами, достигая семязачатков и осуществляя опыление. Пыльцевое зерно, достигнув семязачатка, прорастает, мужская гамета по пыльцевой трубке достигает яйцеклетки и осуществляет оплодотворение. В адаптивном отношении чрезвычайно важно, что впервые в эволюции растений процесс оплодотворения становится независимым от наличия капельно-жидкой водной среды.

В отличие от споровых растений единицей размножения и распространения у семенных растений служит не спора, а семя. Семя образуется в результате развития оплодотворенного или реже неоплодотворенного семязачатка. Центральная часть семязачатка представляет собой видоизмененный мегаспорангий, называемый нуцеллусом, который окружен особыми покровами (интегументами). Внутри нуцеллуса развивается мегаспора, образующая женский гаметофит, на котором развивается женская гамета — яйцеклетка. После ее оплодотворения формируется миниатюрный спорофит — зародыш семени, а интегументы, разрастаясь и отвердевая, надежно защищают зародыш и питательные вещества семени. Семена при созревании отделяются от материнского растения и обычно имеют разнообразные приспособления для распространения. Семена — это более совершенные, чем споры, единицы размножения и расселения, поскольку в них есть не только вполне сформированный зародыш будущего спорофита, но и за-

пасные питательные вещества, необходимые на первых этапах его развития. Плотные оболочки эффективно защищают семя от неблагоприятных природных факторов, многие из которых губительны для большинства спор. Таким образом, семенные растения приобрели серьезные преимущества в борьбе за существование, что и определило их расцвет при иссушении климата. В настоящее время это господствующая группа растений.

Семенные растения делят на два отдела — голосемянные (*Pinophyta*) и покрытосемянные (*Magnoliophyta*). Семязачатки голосемянных располагаются открыто на поверхности мегаспорофиллов, обычно не образующих чего-либо похожего на плоды. Мегаспорофиллы покрытосемянных, срастаясь краями, образуют полость, к внутренней поверхности которой и прикрепляются семязачатки. При созревании семян мегаспорофиллы образуют их вместилище, называемое плодом.

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЯННЫЕ — PINOPHYTA, ИЛИ GYMNOSPERMAE

Голосемянные — очень древняя группа высших растений, появившаяся в конце девона, около 350 млн лет назад. Расцвет флоры голосемянных относится к концу палеозоя и мезозою — эпохе горообразования, поднятия материков и иссушения климата. В это время голосемянные заняли место папоротниковидных в растительном покрове планеты.

Голосемянные включают шесть классов, два из которых полностью вымерли, а остальные к настоящему времени значительно сократили число своих представителей. Современных голосемянных всего около 700

видов. Они объединяются в 68 родов, 12 семейств, 10 порядков и 4 класса. Распространены представители голосемянных по всему земному шару. В умеренных широтах северного полушария они образуют обширные хвойные леса, называемые тайгой.

Традиционно считают, что все голосемянные произошли от одной из боковых ветвей древнейших разноспоровых папоротниковидных. Однако существует и иное мнение, согласно которому отдельные их классы могли произойти в разное время от различных предков и не связаны непосредственным родством.

Голосемянные — разноспоровые растения. Микроспоры у них образуются в микроспорангиях, которые располагаются на микроспорофиллах, а мегаспоры — в мегаспорангиях, развивающихся на мегаспорофиллах (рис. 207). Микро- и мегаспорофиллы голосемянных отличаются внешним видом, размером и строением. У подавляющего большинства голосемянных 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.

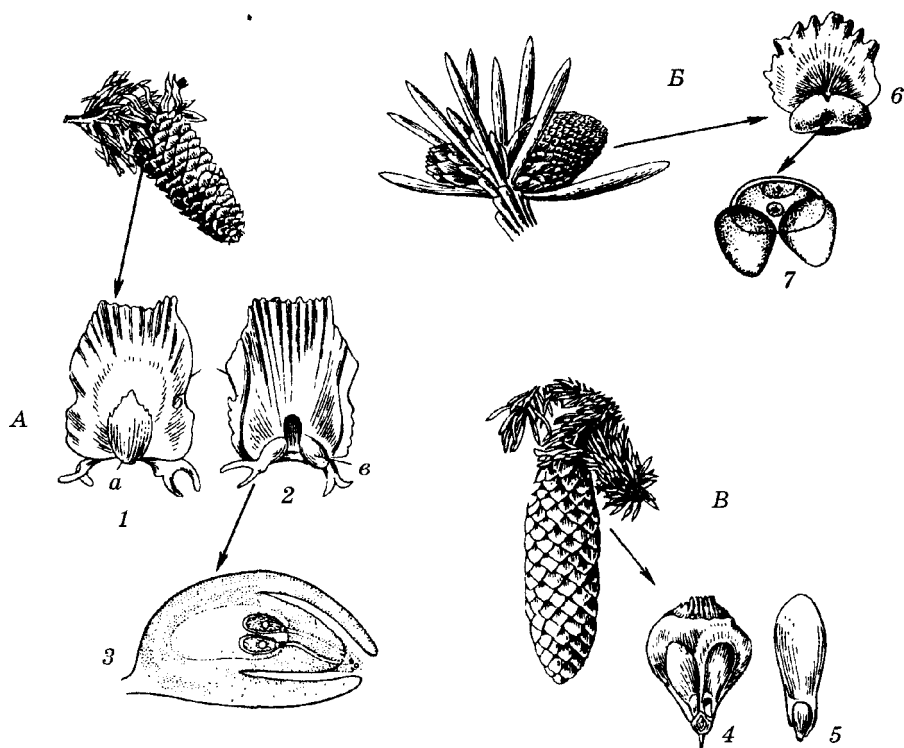


Рис. 207. Хвойные. Ель обыкновенная (*Picea abies*):

А — молодая женская шишка; Б — мужская шишка; В — зрелая женская шишка; а — кроющая чешуя, б — семенная чешуя, в — семизачаток; 1 — семенная чешуя снизу, 2 — семенная чешуя сверху, 3 — семизачаток в разрезе, 4 — семенная чешуя с семенами, 5 — семя, 6 — микроспорофилл с микроспорангиями, 7 — пыльца с двумя воздушными мешками

Только у вымершей группы беннеттитовых стробилы обоеполые, т. е. в каждом стробиле находились как микро-, так и мегаспорофиллы. У подавляющего большинства голосемянных стробилы однополые, т. е. состоят или только из микроспорофиллов, или только из мегаспорофиллов. Стробилы, образованные только микроспорофиллами, называются *микростробилами*; стробилы, состоящие из мегаспорофиллов, называются *мегастробилами*. Строение стробилов у голосемянных исключительно разнообразно. Стробилы могут быть одиночными, как у многих саговниковых, но чаще всего они образуют собрания, аналогичные соцветиям цветковых растений. Гаметофиты голосемянных, как мужской, так и женский, сильно редуцированы. Женский гаметофит не прерывает связи с материнским растением (спорофитом), развиваясь внутри семязачатка. Редуцированные мужские гаметофиты полного развития достигают в микроспорангии. В этом отношении они резко отличаются от мужских гаметофитов всех разнospоровых бессемянных растений. Мужские гаметофиты голосемянных лишены антеридиев.

Современные голосемянные представлены исключительно древесными формами: деревьями, кустарниками и лианами. Нередко они достигают огромных размеров, подобно некоторым хвойным, но иногда представляют собой небольшие кустарники, как, например, некоторые виды рода эфедра (*Ephedra*). Листья голосемянных сильно варьируют не только по числу и размеру, но также по морфологии и анатомическому строению. В большинстве случаев морфология листа голосемянных столь характерна, что дает возможность определить порядок,

семейство, а иногда и род растения. Проводящая система состоит преимущественно из трахеид, и лишь у наиболее специализированных групп отдела имеются настоящие сосуды.

На протяжении почти всего мезозоя голосемянные оставались господствующей группой, и только начиная с середины мелового периода их начинают вытеснять цветковые растения.

**КЛАСС СЕМЕННЫЕ ПАПОРОТНИКИ,
ИЛИ ПТЕРИДОСПЕРМЫ —
LYGINOPTERIDOPSIDA,
ИЛИ PTERIDOSPERMAE**

Семенные папоротники — полностью вымершие растения. Они были похожи на настоящие папоротники не только по построению перистых листьев, но и по своему внешнему облику (рис. 208). Несколько напоминали птеридоспермы и саговниковые, однако, в отличие от саговниковых, репродуктивные органы семенных папоротников в типичном случае не собраны в стробилы. Размножение семенных папоротников происходило 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 голосемянных и даже покрытосемянных растений. Согласно другой точке зрения, семенные папоротники — предки современного гинкго, а с покрытосемянными прямого родства не имеют. Семенные папоротники были широко распространены в палеозое, но в конце этой эры стали угасать.

Остатки семенных папоротников играют большую роль в сложении каменных углей России, Западной Европы и Северной Америки. На срезах окаменевших участков древнего

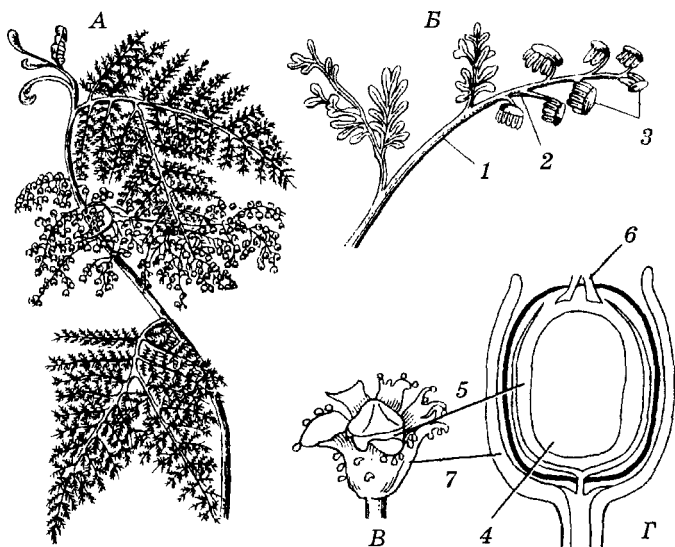


Рис. 208. Семенной папоротник калимматотека (*Calymmatotheca hoeninghausii*):

А — общий вид (часть растения); Б — репродуктивный побег с микроспорофиллами; Б' — семязачаток (снаружи покрыт плоской); Г' — продольный срез через семязачаток и плоскую; 1 — вегетативная часть побега, 2 — репродуктивная часть, 3 — спорангии, 4 — нуцеллус, 5 — интегумент, 6 — микропиле, 7 — плоская

торфяника, превратившегося в уголь, найдены остатки стеблей, корней, семян и пыльцы семенных папоротников.

КЛАСС БЕННЕТТИТОВЫЕ — *BENNETTITOPSIDA*

Наши представления о беннеттитовых основаны исключительно на ископаемых остатках, которые обнаруживают в отложениях с конца пермского периода. Достигнув расцвета в середине мезозоя, в верхнем мелу они уже вымерли примерно в одно время с динозаврами. Этот класс представляет особый интерес, так как беннеттитовые могли быть предками цветковых. По внешнему виду и характеру вегетативных органов беннеттитовые были сходны с саговниковыми. Большинство беннеттито-

вых имели обоеполые стробилы, напоминающие по типу строения цветков наиболее примитивных из ныне живущих покрытосемянных. Микроспорофиллы с большим количеством микроспорангиев располагались на периферии стробилов, а редуцированные мегаспорофиллы — в их центральной части, и каждый из них имел по одному семязачатку (рис. 209). Спорофиллы были окружены покроволистиками, функционально 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. Считают, что саговниковые и

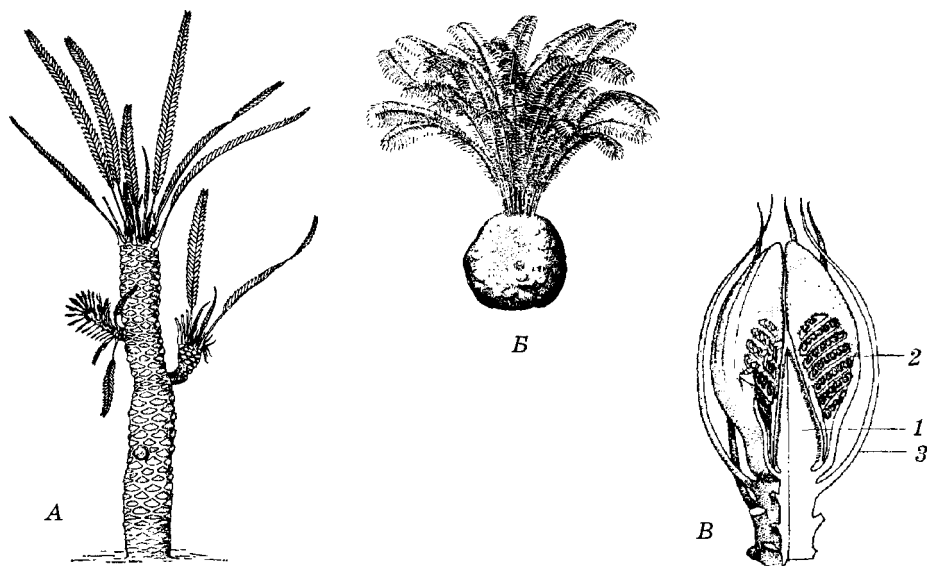


Рис. 209. Беннеттитовые:

А — вильямсоия Стьюарда (*Williamsoniaewardiana*), общий вид; Б — цикадеоидея (*Cycadeoidea*), общий вид; В — стробил цикадеоидеи: 1 — семядоже с семенами (семязачатками) и межсемянными чешуями, 2 — микроспорофиллы со спорангиями, 3 — локрововодистики

беннеттитовые произошли от семенных папоротников. Однако существует и иное мнение, согласно которому беннеттитовые — сестринская группа гнетовых.

КЛАСС САГОВНИКОВЫЕ, ИЛИ ЦИКАДОВЫЕ — CYCADOPSIDA

Саговниковые — небольшая и очень обособленная группа тропических и субтропических голосемянных, насчитывающая 9 родов и около 120 видов, обычно объединяемых в один порядок и одно семейство саговниковых, или цикадовых (*Cycadaceae*). По видовому богатству среди современных голосемянных саговниковые занимают второе место после хвойных. Они обитают в тропиках, в низкорослых жестколистных вечнозеленых лесах и кустарниковых зарослях.

Саговниковые — это древовидные, реже почти бесствольные растения, внешним видом напоминающие пальмы. Встречаются среди них и формы с утолщенным погруженным в почву стволом, а изредка даже эпифиты. На вершине обычно толстого неветвящегося ствола саговниковых расположены большие перисто-рассеченные листья. Наиболее крупные представители саговниковых достигают высоты 20 м и имеют ствол толщиной около 1 м. Это остатки когда-то пышной саговниковой флоры мезозойской эры. Все саговниковые — исключительно двудомные растения, особо примечательные тем, что их мужские гаметы, обладающие собственным двигательным аппаратом и называемые сперматозоидами, способны к активному движению в водной среде микропилярной камеры по направ-



Рис. 210. Саговниковые. Саговник поникающий (*Cycas revoluta*)

лению к яйцеклетке. Сохранение столь примитивного признака, характерного для растений, размножающихся в водной среде, показывает, что эволюция полового процесса идет медленно и что не наблюдается резкой грани между половым размножением папоротниковидных и голосемянных.

Почти все виды саговниковых очень декоративны и пользуются широкой популярностью у садоводов всех стран. Один из наиболее холодоустойчивых видов — саговник поникающий (*Cycas revoluta*, рис. 210) родом из Южной Японии — иногда выращивают у нас на Черноморском побережье. Остальные виды этой группы в умеренных странах можно увидеть только в зимних садах и оранжереях.

Кора и сердцевина ряда видов саговниковых содержат до 40 % крахмала и в прошлом использовались для получения крахмалистого пищевого продукта саго (позднее саго стали изготавливать из более дешевого картофельного крахмала).

Вполне съедобны также и семена большинства цикадовых, сохраняющие местное пищевое значение до настоящего времени.

КЛАСС ГИНКГОВЫЕ — GINKGOOPSIDA

Единственный современный представитель этого класса — реликтовое растение гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*, рис. 211). Это растение называют живым ископаемым, так как его ближайшие родичи вымерли десятки миллионов лет назад. В юрский период и раннемеловую эпоху виды гинкговых являлись, видимо, основными лесообразующими породами умеренной и тепло-умеренной зон северного полушария. В мелу начинается угасание этой группы, к концу этого периода гинкговые вместе с другими группами типично мезозойских растений почти полностью вымирают. До нашего времени сохранился лишь один вид гинкговых, в дикорастущем состоянии он 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 и дающие обильную корневую поросль. Гинкго очень долговечен, доживает до 2000 лет. Его листья имеют характерную вееровидную лопастную пластинку, сидящую на тонком черешке. Растение это двудомное с сережковидными мужскими стробилами и одиночными мегастробилами, имеющими обычно два семязачатка, из которых развивается, как правило, только один. Оплодотворение яйцеклетки, формирующейся в хорошо развитом архегонии (в семязачатке их обычно два), осуществляют по-

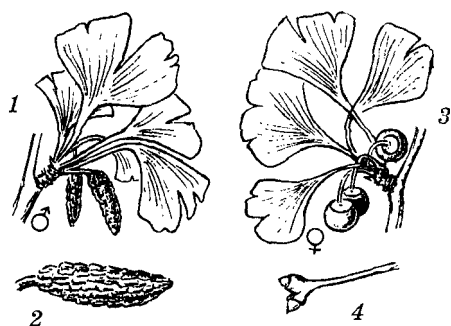


Рис. 211. Гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*):

1 — укороченный побег с микростробилями, 2 — микростробил, 3 — укороченный побег с мегастробилями, 4 — мегастробил с молодыми семязачатками

движные мужские половые клетки — сперматозоиды, что сближает гинкговые с саговниковыми.

Семена гинкго съедобны, используются в медицине наряду с листьями, однако разводят это дерево, устойчивое к промышленному загрязнению воздуха и многим заболеваниям, скорее благодаря его декоративности и необычным красивым листьям. Предполагают, что гинкговые происходят от древних семенных папоротников.

КЛАСС ГНЕТОВЫЕ — GNETOPSIDA

Три изолированных друг от друга порядка — эфедровые (*Ephedrales*), вельвичиевые (*Welwitschiales*) и гнетовые (*Gnetales*) — относят к этому классу на основе ряда общих признаков: супротивного листорасположения; необычного для прочих современных голосемянных дихазального ветвления собраний однополых стробил; похожего на околоцветник покрова вокруг стробил; двусемядольных зародышей; длинных микропиларных трубок, об-

разованных вытянутым интегументом; наличия сосудов во вторичной ксилеме; отсутствия смоляных каналов в осевых органах. Возможно, что три рода, относящиеся к этому классу, — потомки общего предка, однако существует и иное мнение, согласно которому они — независимые ветви эволюции.

До недавнего времени история гнетовых была неизучена, но согласно последним работам палеоботаников, в прошлом они были не так уж редки и, может быть, даже принадлежали к числу растений-доминантов в тех или иных растительных сообществах.

Гнетовые, точнее их вымершие формы, по-видимому, были весьма обычны в нижнем мелу и юрском периоде, а также отчасти в верхнем триасе.

ПОРЯДОК ГНЕТОВЫЕ — GNETALES

Порядок гнетовые включает единственное одноименное семейство (*Gnetaceae*) с одним родом гнетум (*Gnetum*). Гнетум содержит около 30 видов. Это крупные древесные лианы, небольшие 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 покрытосемянных. Жилкование, как у цветковых, перистое или тройчато-пальчатое. В древесине имеются трахеиды, но также и сосуды гомологичные сосудам покрытосемянных. Во флоэме найдены ситовидные трубки весьма сходные с таковыми у цветковых. Растения двудомные. В общих чертах генеративные органы гнетовых сходны с таковыми у эфедровых, хотя внешне собрания их мужских и женских стробил выглядят различно.

Собрания мужских стробиллов гнетовых представляют из себя початковидные (или сережковидные) образования, составленные мутовками стробиллов, редуцированных до одного единственного микроспорофилла. Женские же мегастробилы собраны обычно довольно рыхло, в виде кисти. Каждый мегастробил состоит из одного семязачатка и двух покровов. При созревании семян внешний покров становится обычно сочным и ярко окрашенным (чаще розовым или оранжевым), а внутренний — твердым каменистым. Семена с двумя семядолями.

Хозяйственное значение гнетовых невелико. Семена некоторых видов в поджаренном виде съедобны, но не особенно вкусны. Из семян гнетума ула (*Gnetum ula*) получают пищевое масло, а молодые листья и стробилы гнетума гнемон (*G. gneton*) на его родине, в тропической Азии, иногда употребляют в качестве овощной зелени.

ПОРЯДОК ВЕЛЬВИЧИЕВЫЕ — WELWITSCHIALES

Порядок вельвичиевые содержит единственное **семейство вельвичиевые (*Welwitschiaceae*)**, представленное одним родом и единственным видом — вельвичией удивительной (*Welwitschia mirabilis*, рис. 212), которая произрастает в каменистых пустынях Юго-Западной Африки. Вельвичия удивительная — резко выраженный ксерофит, приспособленный к условиям пустынного климата, не похожий ни на одно из ныне живущих растений. «Не дерево, не куст, не трава, нечто совершенно своеобразное», — так писал об этом растении русский ботаник В. М. Козо-Полянский.

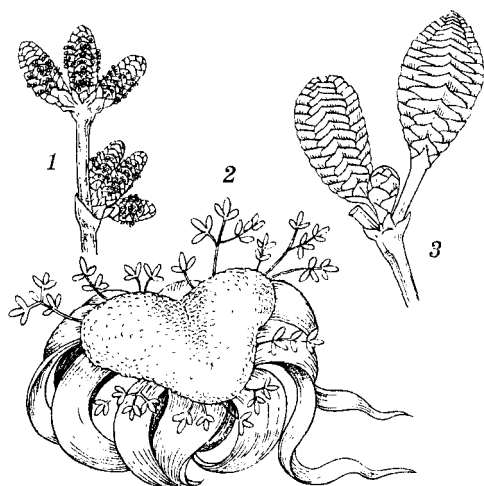


Рис. 212. Сем. Вельвичиевые.
Вельвичия удивительная
(*Welwitschia mirabilis*);

1 — собрание микростробиллов, 2 — общий вид растения, 3 — часть собрания мегастробиллов

Это поразительное по своему внешнему виду растение — деревокарлик. Оно имеет длинный корень, толстый и короткий ствол¹ (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 у своей верхушки. 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 1 см²). Разветвленные стробиллы однополые. Растение двудомное. Архегониев нет. Формируется несколько женских половых клеток, одна из которых участвует в оплодотворении, в результате чего и образуется семя. Родственные связи

¹ Ствол — фактически эпикотиль.

вельвичиевых не вполне ясны. Некоторые ботаники выводят их от древних саговниковых, иногда их сближают с беннеттитовыми.

ПОРЯДОК ЭФЕДРОВЫЕ — EPHEDRALES

Порядок эфедровые включает только одно **семейство эфедровые (*Ephedraceae*)** с единственным родом эфедра (*Ephedra*), к которому относится около 40 видов, представленных сильно ветвящимися вечнозелеными кустарниками с сильно редуцированными пленчатыми или чешуйчатыми листьями и зелеными побегами. Произрастают эфедровые в засушливых областях Евразии и Америки и очень обычны в ряде горных и предгорных областей Центральной Азии. У нас в стране несколько видов эфедровых встречается на Кавказе,

юго-востоке Европейской России и в Сибири. Эфедровые — двудомные, очень редко однодомные растения (рис. 213). Органы воспроизведения обычно представлены однополыми стробилами, но у эфедровых средней (*E. intermedia*) иногда стробилы обоеполые. Собрание микростробилов щитковидное, 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 1 до 8 микроспorangиев. Женские стробилы состоят из короткой оси, на которой находятся несколько супротивных пар чешуек и одиночный верхушечный семязачаток,

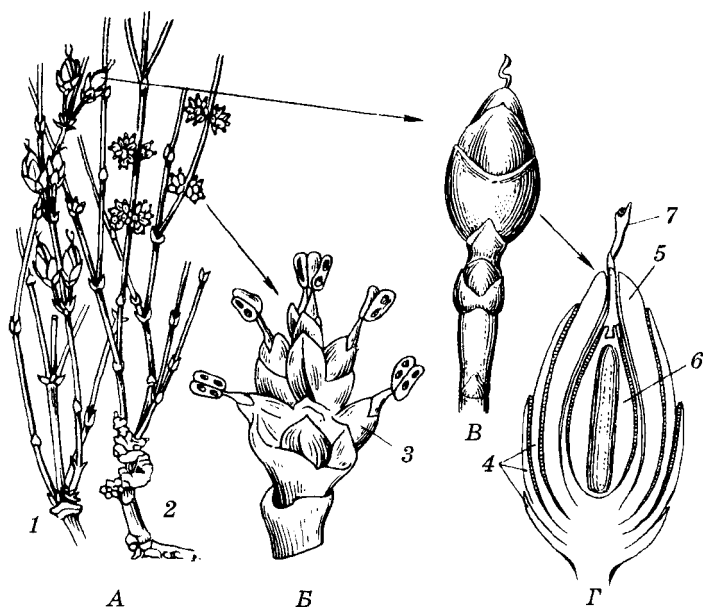


Рис. 213. Сем. Эфедровые. Эфедра двуколосковая (*Ephedra distachya*):

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 микропидарную трубку

окруженный особым толстым и мясистым мешочкообразным покровом, иногда условно называемым «околоцветником». Внутренний слой интегумента вытянут в микропиллярную трубку (аналог рыльца), улавливающую микроспоры. Под интегументом располагается нуцеллус, а в нем — мегаспора, развивающаяся в женский гаметофит. Женский гаметофит образует гаплоидный эндосперм, в который погружены архегонии. Оплодотворяется яйцеклетка лишь в одном из архегониев. После оплодотворения развивается 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. Семя имеет нередко три семядоли. Некоторые ботаники выводят эфедровые из семенных папоротников.

Ряд видов 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 (*E. distachya*) иногда готовят варенье, по вкусу напоминающее мед.

КЛАСС ХВОЙНЫЕ — PINOPSIDA

Этот класс включает два подкласса — кордаитиды (*Cordaitidae*) и собственно хвойные, или пиниды (*Pinidae*).

Подкласс кордаитиды (*Cordaitidae*) содержит единственный **порядок — кордаитовые (*Cordaitales*)**, который включает одно **семей-**

ство — *Cordaitaceae*. Кордаитовые — давно вымершие растения. С начала 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 покрытосемянными 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 растений.

Это наиболее сохранившаяся и самая многочисленная группа голосемянных растений. Возникнув в конце каменноугольного периода, как и другие голосемянные, наибольшего расцвета хвойные достигли в мезозое. Будучи самой многочисленной группой среди современных голосемянных, 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 од-

ного 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 (хвоей), но у ряда представителей листья ланцетные или широколанцетные (араукария — *Araucaria*, подокарпус — *Podocarpus* и даже один вид сосны).

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 сердцевинной. Ксилема хвойных по объему на 90–95 % состоит из трахеид. Стенки трахеид некоторых хвойных (например, тисса) имеют кроме округлых окаймленных пор дополнительные спиральные утолщения, которые являются новообразованием в

эволюции голосемянных. 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 силь-

но 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 удлинённых 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 раздельнополюе; растения обычно однодомные, реже двудомные. По форме и величине стробилы широко варьируют. Хвойные — перекрестно-опыляемые растения. Их пыльца переносится на семязачатки движением воздуха (ветроопыление).

Особенности размножения голосемянных растений будут рассмотрены на примере наиболее распространенного у нас представителя хвойных — сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Сосна, как и все голосемянные, — разнospоровое растение. В мае у основания ее молодых побегов образуются пучки зеленовато-желтых мужских шишек — стробиллов. 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. 214). Далее следует процесс микрогаметогенеза, в результате которого спора превращается в пыльцевое зерно — особое образование, несущее остатки сильно редуцированного мужско-

го 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 клетку-ножку) и сперматогенную клетку. Сперматогенная клетка путем мейоза дает начало двум мужским гаметам — спермиям, чем и завершается гаметогенез. Так микроспора превращается в пыльцевое зерно.

Зрелая пыльца имеет двойную оболочку: внешнюю — *эктину* 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 мегастробиллов 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 нему чешуй. Чешуя двух типов: наружная — *кроющая* и внутренняя — *семенная*. Семенные чешуи представляют собой видоизмененный

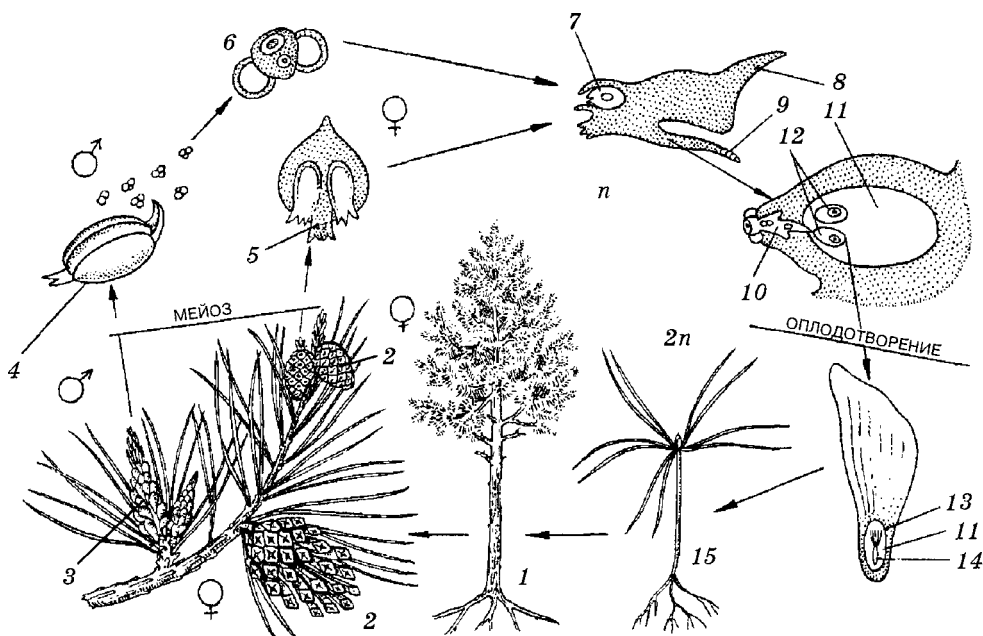


Рис. 214. Чередование поколений в жизненном цикле голосемянных на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*):

1 — взрослый спорофит; 2 — женская шишка (зрелая и незрелая), 3 — мужская шишка, 4 — микроспорофилл с микроспorangиями, рассеивающими пыльцевые зерна; 5 — мегаспорофилл (семенная чешуя) с мегаспorangиями (семязачатками); 6 — пыльцевое зерно с развивающимся мужским гаметофитом, состоящим на этой стадии из двух клеток; 7 — семязачаток, в котором мегаспора начинает развиваться в женский гаметофит; 8 — семенная чешуя; 9 — кроющая чешуя; 10 — зрелый мужской гаметофит, представленный пыльцевой трубкой с четырьмя ядрами, одно из которых выполняет роль гамет; 11 — женский гаметофит (превращающийся позднее в гаплоидный эндосперм); 12 — архегонии со сформировавшейся яйцеклеткой (из которых развивается только один); 13 — семя, снабженное летучкой, в разрезе; 14 — зародыш; 15 — проросток

мегастробил. Обе чешуи срастаются друг с другом. На семенных чешуях формируются два семязачатка. Семязачаток несет мегаспorangий — нуцеллус, окруженный покровом — интегументом. На верхушке интегумент не срастается: остается узкий канал — пыльцевход, или микропиле.

В нуцеллусе в большинстве случаев возникает лишь одна клетка, так называемый мегаспороцит, или материнская клетка спор, дающая начало мегаспорам. В результате деле-

ния 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 де-

ления. 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 покрытосемянных 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, яйцеклет-

ка и спермии 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 многих голосемянных 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 несколько десятков, а то и сотню (сосна) видов (рис. 215).

Сосновые — вечнозеленые или реже листопадные деревья, иногда стелющиеся деревца (стланцы).

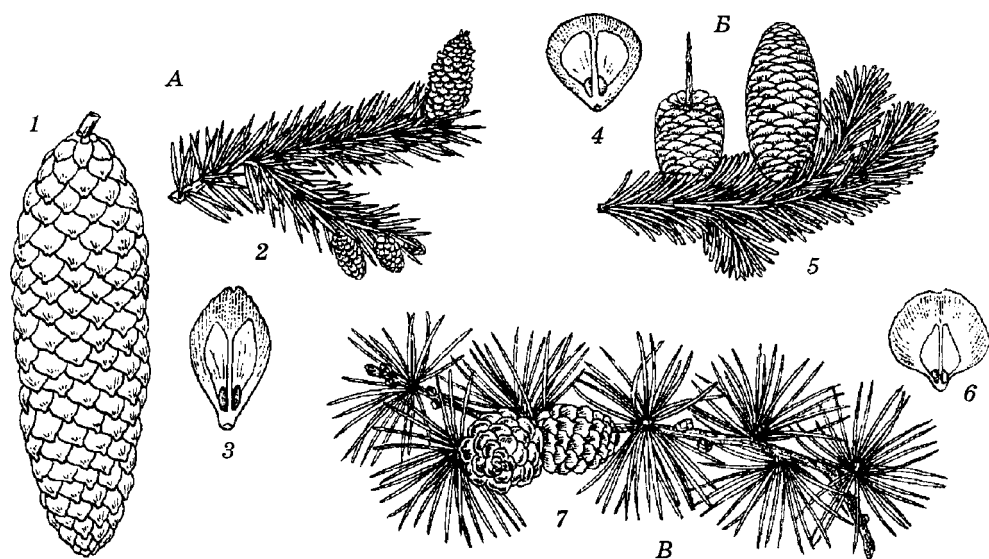


Рис. 215. Сем. Сосновые:

А — ель европейская (*Picea abies*): 1 — зрелая женская шишка, 2 — ветви с молодой женской и мужскими шишками, 3 — семенная чешуя с двумя семенами; Б — пихта сибирская (*Abies sibirica*): 4 — семенная чешуя с двумя семенами, 5 — ветви с созревшими женскими шишками; В — лиственница сибирская (*Larix sibirica*): 6 — семенная чешуя с двумя семенами, 7 — ветви с созревшими женскими шишками

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 Кяхе 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 волокнам¹ 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 2, 3, 5 (реже 4 и 8) листьев (хвоинок). Наибольший хозяйственный интерес представляет сосна обыкновенная в европейской и азиатской (вместе с видами лиственницы) частях России. Она занимает огромную площадь среди других лесных пород, уступая только лиственнице. Растет на разнообразных почвах, но предпочитает пески. На бедных легких почвах практически не имеет конкурентов. Сосна — светлюбивое 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 (у сосны обыкновенной — два). Кроме ценной древесины эта сосна 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. Они очень долговечны, доживая до 500–600 лет. Имеют характерную пирамидальную форму кроны. Укороченных побегов нет. Листья располагаются спирально, они четырехгранные или плоские, на конце заостренные, сидят на продолговатых подушечках (складочках коры), остающихся после их опадения, держатся на дереве до 7 лет. Шишки кожистые, повисающие. В России наиболее широко распространены ель европейская (*P. abies*) и ель сибирская (*P. obovata*). На глинистых почвах ель обычно вытесняет другие хвойные породы. Древесина по цвету белая или чуть желтоватая и более ценная, чем у сосны. Она используется в деревообрабатывающей промышленности, но особенно ценна для изготовления музыкальных инструментов (скрипок, пианино, альтов и контрабасов).

Виды рода пихта (*Abies*) — крупные, иногда огромные деревья, достигающие высоты 60–80 м и 2 м в диаметре. Внешне они похожи на ели, но плоские мягкие листья-хвоинки шириной 1,5–3 мм позволяют легко отличить пихты 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 аллеиных посадках. В России довольно широко распространена пих-

¹ Точнее, трахеидам.

та сибирская (*A. sibirica*), встречающаяся преимущественно в южных районах Западной Сибири и на северо-востоке европейской части России. 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 России 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 странах СНГ 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 известному **семейству тиссовых (*Taxaceae*)** относится несколько родов, распространенных в северном полушарии. Представляет интерес род тисс (*Taxus*), наиболее крупный в семействе. Тисс ягодный (*T. baccata*, рис. 216) 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, жи-

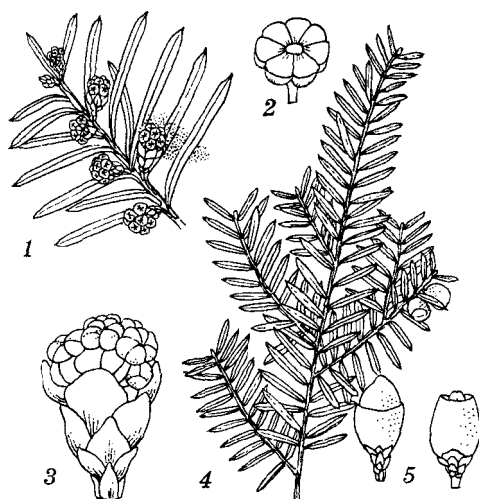


Рис. 216. Сем. Тиссовые. Тисс ягодный (*Taxus baccata*):

1 — ветвь с микростробилами, 2 — микрострофил, 3 — микростробил, 4 — ветвь с мегастробилами, 5 — мегастробиды (развивающийся и зрелый)

вет 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) также объединяет два семейства. К **семейству таксодиевых (Taxodiaceae)** относятся самые крупные хвойные деревья — секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*), произрастающая на тихоокеанском побережье Америки, в Калифорнии. В странах СНГ встречаются как культурное декоративное растение в Крыму и на Кавказе. Мексиканский бо-

лотный 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. Большинство они однодомные, но бывают и двудомные. К роду кипарис (*Cupressus*) относятся долгоживущие деревья с плотной красивой древесиной. В культуре известен кипарис пирамидальный (*C. sempervirens* var. *sempervirens*, рис. 217). На Кавказе в культуре встречается и другой вид — кипарис португальский (*C. lusitanica*). Оба вида используют для зеленого строительства.

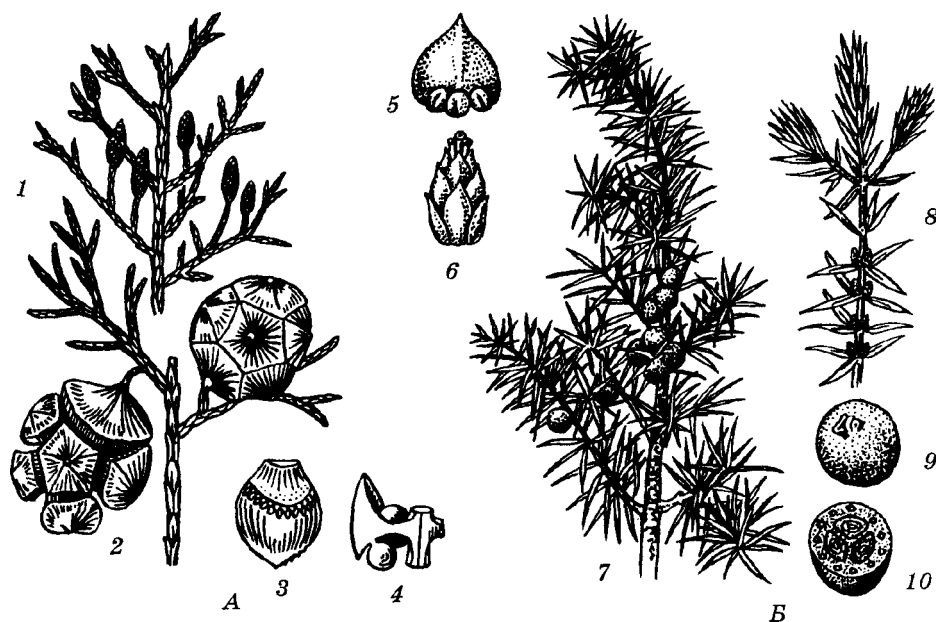


Рис. 217. Сем. Кипарисовые:

А — кипарис вечнозеленый (*Cupressus sempervirens*): 1 — побег с мужскими шишками, 2 — побег с женскими шишками, 3 — семенная чешуя с семязачатками, 4 — микроспорофилл в разрезе; Б — можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*): 5 — микроспорофилл, 6 — молодая женская шишка с микропиллярными трубками на верхушке, 7 — побег с женскими шишками, 8 — побег с мужскими шишками, 9 — созревшая сочная шишка, 10 — ее поперечный разрез

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, образуя аналог плода. Такие шишки часто называют шишкоягодами. Многие можжевельники — типичные горные растения. На территории стран СНГ максимальное число видов произрастает в Центральной Азии. Можжевельник туркестанский (*J. turkestanica*), можже-

вельник туркменский (*J. turcomanica*) известны под местным названием арча. По всей таежной зоне и в широколиственных лесах встречается можжевельник обыкновенный, или верес (*J. communis*, рис. 217). В южных районах европейской части 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 («шишкоягоды») можжевельника обыкновенного используются в медицине: они входят в состав мочегонных сборов.

Глава 13

ОТДЕЛ ЦВЕТКОВЫЕ, ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЯННЫЕ — MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE

Цветковые включают 165 порядков, 540 семейств, около 13 000 родов и, по-видимому, не менее 250 000 видов, объединяемых в 2 класса и 12 подклассов. Эта огромная, процветающая в настоящее время группа многократно превосходит по объему все прочие современные группы высших растений, вместе взятые.

Благодаря исключительной эволюционной пластичности цветковые освоили широчайший спектр местобитаний, составляя основную массу растительного вещества биосферы. Появление цветка, совместившего в себе структуры и функции полового и бесполого размножения и привлечения насекомых в качестве активного агента опыления, оказа-

лось в эволюционном отношении очень перспективным. Важнейшая особенность покрытосемянных — то, что их семязачатки (семяпочки) заключены в полость завязи, образованной некогда открытым плодолистиком, края которого срастаются между собой. В отличие от голосемянных пыльца цветковых попадает не непосредственно в микропиле, а на рыльце. Наличие рыльца, специализированного участка плодолистика, улавливающего пыльцу, — главная отличительная черта этой группы. Для цветковых характерно также крайнее упрощение мужского и женского гаметофитов (рис. 218). Антеридии, как и архегонии, при этом полностью утрачиваются, а сам гаметофит представлен фактически

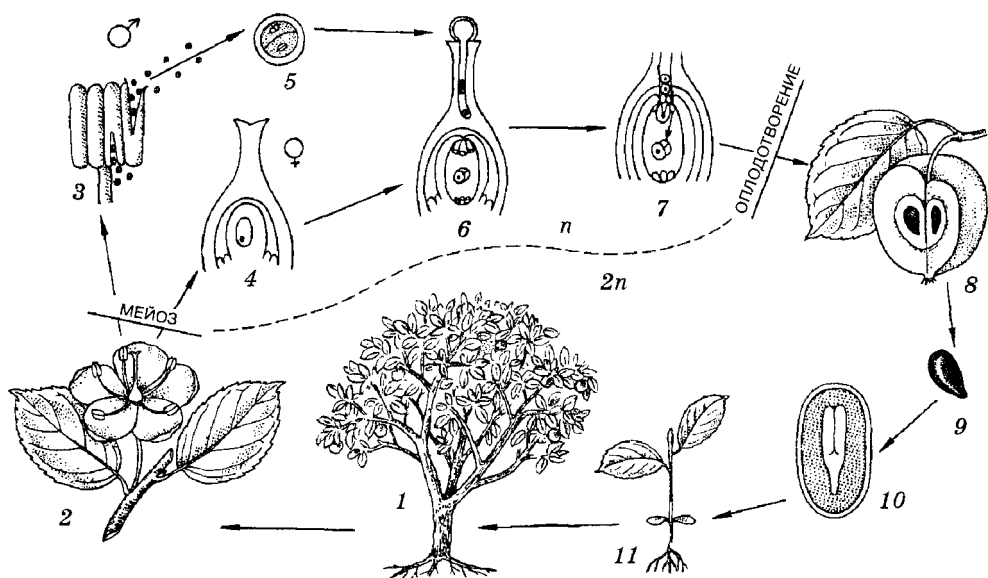


Рис. 218. Чередование поколений в жизненном цикле покрытосемянных растений:

1 — взрослый спорофит, 2 — обоеподный цветок, 3 — пыльник (микроспорofilл), рассеивающий микроспоры, 4 — завязь (видоизмененный мегаспорofilл — плодостик) с 1 семязачатком и 1 мегаспорой, 5 — пыльцевое зерно, в котором микроспора формирует 2-ядерный молодой мужской гаметофит, 6 — образование зрелого мужского гаметофита (пыльцевой трубки) и двух мужских гамет — спермиев с параллельным формированием зрелого женского гаметофита (зародышевого мешка) с яйцеклеткой и центральным диплоидным ядром, 7 — проникновение спермиев в зародышевый мешок с последующим слиянием одного из них с яйцеклеткой, а второго — с центральным ядром (двойное оплодотворение), 8 — плод с семенами, 9 — зрелое семя, 10 — разрез семени с зародышем и окружающим его триплоидным эндоспермом (развивающимся из оплодотворенного центрального ядра), 11 — проросток

одной или немногими высокоспециализированными клетками, внутри которых и формируются гаметы.

Уникальная особенность цветковых — наличие **двойного оплодотворения**: наряду с обычным образованием зиготы в результате слияния одной из мужских гамет (спермиев) с яйцеклеткой происходит слияние одного из двух спермиев с так называемым центральным (диплоидным) ядром зародышевого мешка. Из этого оплодотворенного ядра развивается участок триплоидной запасющей ткани семени — эндосперм. Стенки завязи после оплодотворе-

ния разрастаются, в результате чего формируется особое образование — **плод**, заключающий семена. Плоды защищают семена и имеют множество приспособлений для их распространения. Основными проводящими элементами ксилемы взамен трахеид у цветковых становятся сосуды, а во флоэме ситовидные клетки заменяются члениками ситовидных трубок с клетками-спутницами, регулирующими их функции. Прогрессивные изменения коснулись и многих других черт цветковых, что привело к мощной вспышке их формообразования, осуществив-

шейся в середине мелового периода и продолжающейся по настоящее время.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЦВЕТКОВЫХ

До сих пор специалисты не могут единодушно и достоверно ответить на вопросы: где возникли цветковые, когда это произошло и кто был их предком? Единственным неоспоримым фактом остается то, что в начале мелового периода, около 120–105 млн лет назад, цветковые, совершенно неизвестные ранее (или не узнаваемые палеоботаниками) в геологической летописи планеты, внезапно в огромном многообразии появляются на эволюционной сцене, оттесняя на второй план всех других представителей растительного мира. Согласно наиболее обоснованным предположениям первые цветковые растения появились в начале мела и благодаря комплексу прогрессивных признаков быстро завоевали все доступное жизненное пространство. Эволюционная пластичность этой группы определила мощную вспышку формообразования цветковых и позволила им быстро заселить самые разнообразные местообитания. Согласно другой группе гипотез цветковые могли появиться значительно раньше — в триасе, перми или даже девоне от разных групп вымерших растений. В условиях чрезмерно жаркого и влажного климата древнейших эпох они могли занимать подчиненное положение и не нашли никакого отражения в палеоботанической летописи. Лишь в условиях климатических изменений мелового периода древние покрытосемянные приобрели значительные преимущества и получили массовое развитие.

Большинство специалистов считают покрытосемянные группой *монофилетической*, т. е. возникшей от одного предка, хотя существуют и альтернативные взгляды, предполагающие происхождение цветковых от различных групп древних растений, не связанных близким родством. Единый план строения цветковых в этом случае объясняется конвергенцией.

В качестве наиболее вероятных предков покрытосемянных выступают ныне полностью вымершие беннеттитовые с их обоеполыми стробилами либо какие-то древние семенные папоротники. В различных группах этих растений наблюдаются определенные тенденции развития отдельных признаков покрытосемянных (например, агрегация микро- и макроспорофиллов в обоеполых стробилах, напоминающих примитивный цветок, или окружение семязачатка различными покровами, функционально сходными с плодолистиком, и т. п.). Однако ни одна из известных древних групп не обладала комплексом примитивных черт в эволюционно зрелом виде, присущем покрытосемянным. Возможно, формирование характерного для покрытосемянных комплекса признаков происходило за счет «вклада» разных групп при обмене генами благодаря отдаленной гибридизации или за счет вирусной трансдукции. Иногда в качестве предков покрытосемянных называют порядок гнетовых, однако этот таксон скорее всего — «сестринская» группа, происходящая от общего с покрытосемянными предка.

Предполагается, что местом возникновения первичных покрытосемянных могла быть Юго-Восточная Азия. Это предположение основано на том, что именно здесь сохранилось наибольшее число архаичных

форм покрытосемянных. Однако многообразие примитивных покрытосемянных может объясняться и сравнительно мало изменявшимися климатическими условиями этого региона. По современным представлениям, первичные двудольные могли быть быстрорастущими пионерными растениями горных или относительно засушливых местообитаний. Напротив, первые однодольные тяготели к избыточно влажным местообитаниям и, вероятно, чаще росли по берегам водоемов.

ГЛАВНЕЙШИЕ СИСТЕМЫ ЦВЕТКОВЫХ

Особый интерес к систематике покрытосемянных растений объясняется их господствующей ролью в создании растительного покрова Земли. Заметное влияние на развитие науки и познание растительного мира оказала в свое время искусственная система, созданная великим шведским естествоиспытателем К. Линнеем (1735)¹. Решающее значение в классификации покрытосемянных Линней придавал цветку, и, прежде всего, особенностям строения андроеца. Это, как говорилось выше, вершина искусственной классификации живого.

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). Естественную систему швейцарского натуралиста О. Декандоля, созданную в первой половине XIX в., использовали 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 (публикация книги 1862–1883). Растения в этих системах группировались на основе морфологического сходства.

Первой генеалогической системой считается система, созданная крупнейшим немецким ботаником-географом А. Энглером на рубеже XIX и XX столетий. В ней впервые была учтена возможная преемственность 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 наиболее примитивными цветки однополые, не имеющие околоцветника. Таксоны, характеризующиеся цветками подобного типа, рассматривались как наиболее архаичные и помещены в начале системы. Однако еще в 1875 г. немецкий ботаник А. Браун пришел к выводу о большей примитивности крупных обоеполых многолепестных цветков магнолиевых и вероятной 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 начала XX в. и

¹ Напомним, что Карлу Линнею (1707–1778) к моменту написания «Системы природы» (1735) было около 28 лет.

оказали огромное влияние на создание генеалогических систем.

Честь реформы классификации цветковых растений на новых началах принадлежала немецкому ботанику Х. Галлиру (1912) и американскому исследователю Ч. Бесси (1915). В основании системы покрытосемянных Галлир помещал группу *Proterogeneae*, 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, до известной степени строилась система крупного английского ботаника Дж. Хатчинсона (время публикации системы 1926–1934). Эти же принципы использованы в новейших системах цветковых растений, предложенных А. Кронквистом (1968), Р. Дальгреном (1980) и А. Л. Тахтаджяном (1987) (рис. 220). Перечисленные системы различаются преимущественно неоднозначным толкованием вероятных родственных связей между отдельными группами цветковых. Спорной пока остается исходная группа покрытосемянных. Часть систематиков считает таковой магнолиевые. Однако большинство ботаников 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 покрытосемянных.

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 сво-

дится к тому, что по происхождению покрытосемянные не являются монофилетической группой¹. 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 нашей книге принята система цветковых, разработанная А. Л. Тахтаджяном. В этой системе древнейшей группой покрытосемянных считается порядок магнолиевых, от предков которых произошли все ныне живущие покрытосемянные.

Критерии эволюционной продвинутости цветковых

Как уже сказано выше, в России чаще всего используются так называемые филогенетическими системами, которые по сути предпочтительнее называть эволюционными (в англоязычной литературе такие системы относятся к «ортодоксальным» классификациям). Такие системы создаются на основе сравнения морфологических особенностей анализируемых групп и оценки — архаичности или продвинутости, выясненных особенностей.

Для оценки примитивности или продвинутости (степени специализации) того или иного таксона обычно используют так называемые эволюционно-морфологические ряды, построенные в соответствии с критериями эволюционной продвинутости. Эти критерии определяют на основе анализа общих эволюционных тенденций развития всей группы. Они, как считают, показывают главное направление эволюционных изменений

¹ Система Р. Торна (1976) (рис. 219) допускает полифилию.

отдельных органов или морфологических структур в рассматриваемой группе растений. Начальные члены каждого эволюционного ряда систематически оценивают 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.

Наиболее вероятные направления эволюционных изменений органов цветковых растений:

1. Деревья → кустарники → многолетние травы → однолетние травы (линия обычная для двудольных). Травы → вторичнодревесные растения (для однодольных).

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. Актинормфные 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 → части цветка срастающиеся.

11. Семена с двумя семядолями → с одной семядолей.

12. Апокарпные плоды → ценокарпные плоды.

ГЛАВНЕЙШИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЦВЕТКОВЫХ

Отдел цветковые в большинстве современных систем делят на два класса — двудольные и однодольные, класс двудольные — на восемь подклассов, а однодольные — на четыре.

Отдел Цветковые, или покрытосемянные, — *Magnoliophyta*, или *Angiospermae*.

Класс 1. Двудольные, или магнолиописиды — *Magnoliopsida*, или *Dicotyledones*

Подкласс 1. Магнолииды — *Magnoliidae*

Подкласс 2. Ранункулиды — *Ranunculidae*

Подкласс 3. Кариофиллиды — *Caryophyllidae*

Подкласс 4. Гамамелидиды — *Hamamelididae*

Подкласс 5. Дилленииды — *Dilleniidae*

Подкласс 6. Розиды — *Rosidae*

Подкласс 7. Ламииды — *Lamiidae*

Подкласс 8. Астериды — *Asteridae*

Класс II. Однодольные, или лилиопсиды — *Liliopsida*, или *Monocotyledones*

Подкласс 9. Алисматиды — *Alismatidae*

Подкласс 10. Триуридида — *Triurididae*

Подкласс 11. Лилииды — *Liliidae*

Подкласс 12. Арециды — *Areceidae*

Классы двудольных и однодольных в процессе эволюции не слишком сильно разошлись, и их трудно

MAGNOLIOPSIDA

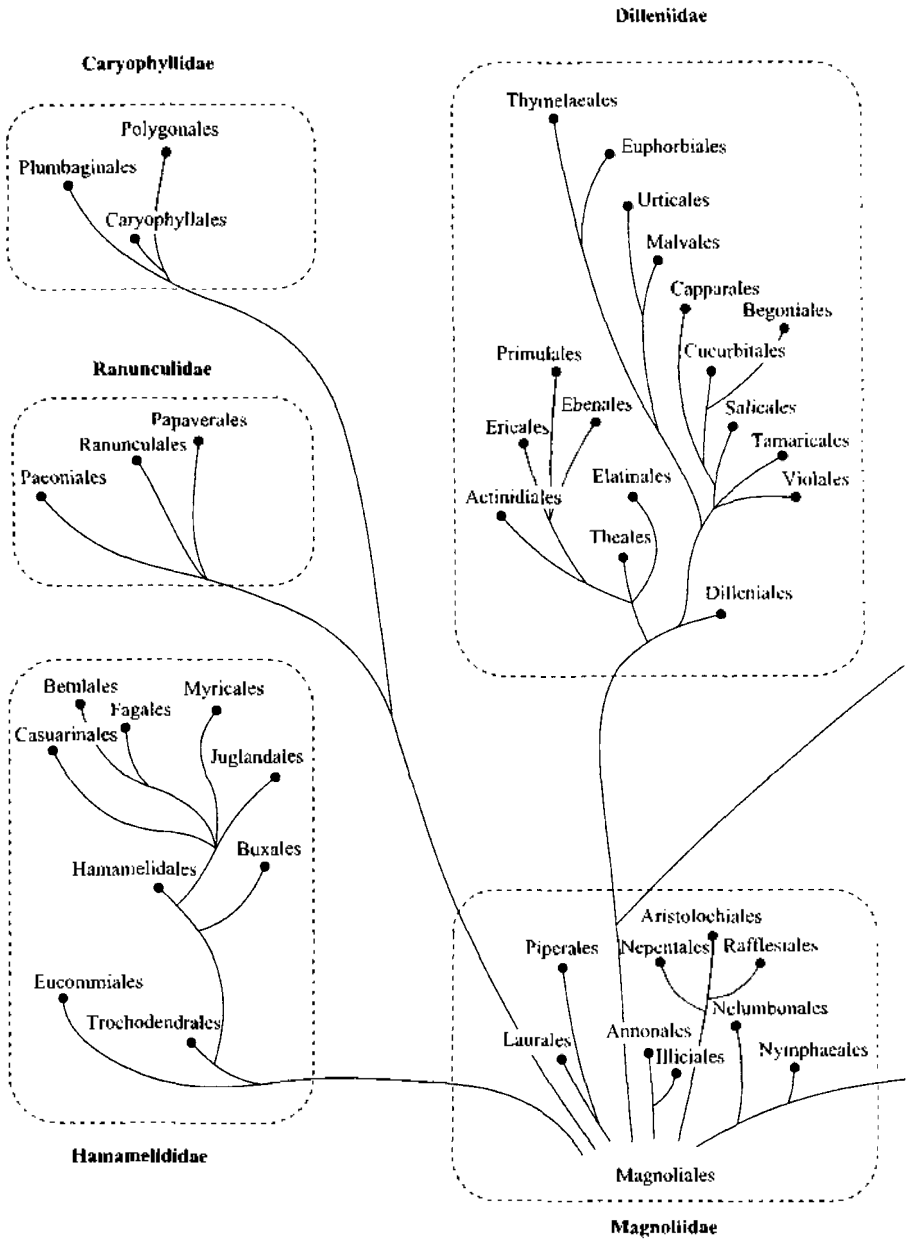
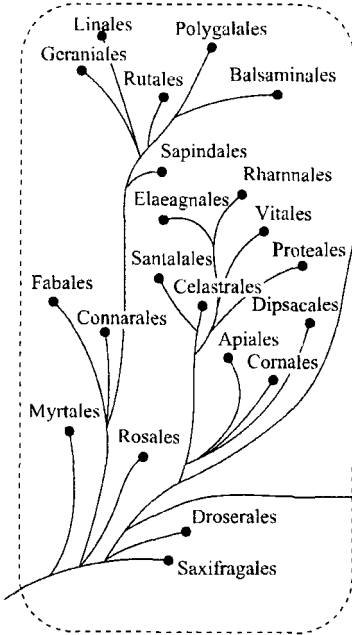


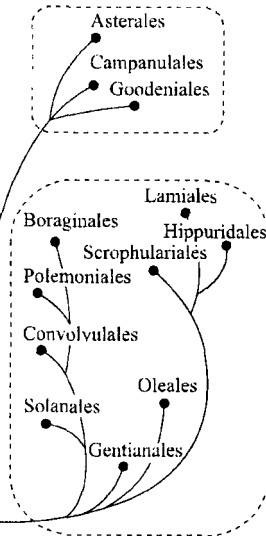
Рис. 220. Система цветковых растений, предложенная А. Л. Тахтаджяном (1987)

LILIOPSIDA

Rosidae

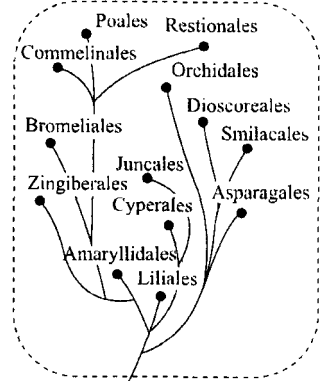


Asteridae

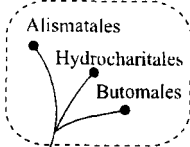


Lamiidae

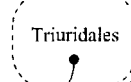
Liliidae



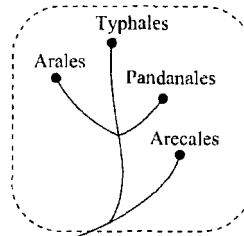
Alismatidae



Triuricidae



Arecidae



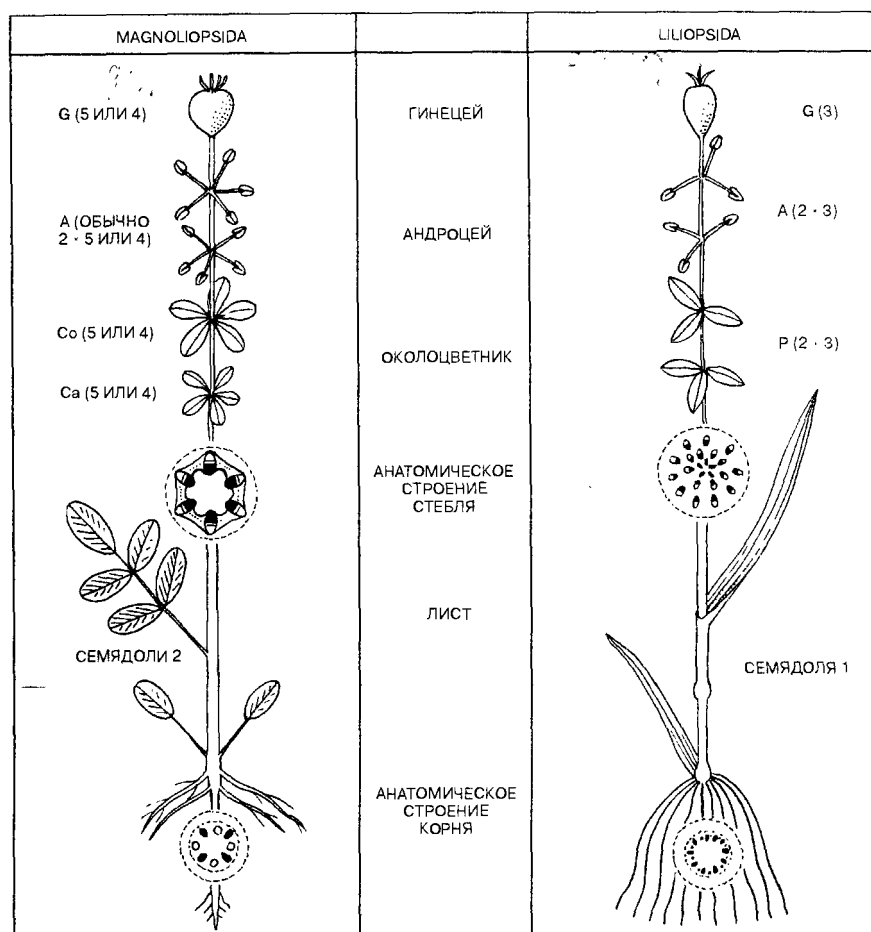


Рис. 221. Морфологические и анатомические различия в строении однодольных и двудольных растений

четко разделить по какому-либо одному признаку (рис. 221). Особенно это касается наиболее примитивных порядков обоих классов, которые проявляют большое сходство между собой и, вероятно, наиболее близки к предполагаемым предкам цветковых. Несмотря на это, представители двудольных и однодольных обычно без особого труда различаются по комплексу признаков. Основные их различия в сравнительной форме перечислены в таблице 5.

Оба класса цветковых растений имеют, по-видимому, общее происхождение, однако их непосредственные общие предки, очевидно, полностью вымерли. Из ныне существующих цветковых черты обоих классов несут представители порядка нимфейных (*Nymphaeales*), однако высокая специализация этих водных растений не позволяет рассматривать их в качестве непосредственного связующего звена между двудольными и однодольными.

**КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ —
MAGNOLIOPSIDA, ИЛИ DICOTYLEDONES**

Класс двудольных по объему заметно крупнее класса однодольных, его подразделяют на 8 подклассов, 128 порядков, 418 семейств, около 1000 родов и приблизительно 190 000 видов.

**ПОДКЛАСС МАГНОЛИИДЫ —
MAGNOLIIDAE**

Подкласс включает 18 порядков, 43 семейства, около 340 родов и примерно 10 000 видов. По-видимому, современные магнолииды — это остатки некогда весьма обширной и процветавшей группы примитивных

Таблица 5

Основные различия представителей двудольных и однодольных

Класс двудольные	Класс однодольные
Зародыш обычно с двумя семядолями, которые при прорастании семени чаще выносятся над землей	Зародыш обычно с одной семядолей, которая при прорастании семени обычно остается под землей
Листья простые или сложные, обычно четко разделены на черешок и пластинку	Листья всегда простые, обычно не разделены четко на черешок и пластинку
Жилкование листьев обычно перистое или пальчатое	Жилкование листьев обычно параллельное или дуговидное
Характерно вторичное утолщение стебля (вторичный рост) в результате деятельности камбия; проводящая система стебля в виде цилиндра; имеется флоэмная паренхима; кора и сердцевина хорошо дифференцированы	Камбий в осевых органах и вторичный рост отсутствуют; проводящая система в виде отдельных закрытых, диффузно расположенных в стебле пучков; флоэмная паренхима отсутствует; ясно выраженной коры и сердцевины нет
Первичный корешок зародыша обычно развивается в главный корень, от которого отходят боковые корни; корневая система однолетников стержневая	Первичный корешок рано отмирает, заменяясь придаточными корнями; корневая система однолетников мочковатая
Древесные или травянистые растения, чаще возникшие из древесных на основе приобретения возможности к половому размножению на ранних этапах индивидуального развития (неотения)	Травы или вторично древесовидные формы, возникшие на основе удлинения срока жизни; первичные древесные растения отсутствуют
Цветки в своей основе чаще всего 5- или 4-членные, редко 3-членные	Цветки в своей основе чаще всего 3-членные, очень редко 4- или 2-членные, 5-членные неизвестны
Оболочка пыльцевых зерен преимущественно 3-бороздная	Оболочка пыльцевых зерен преимущественно 1-бороздная

цветковых растений. Возможно, именно вымершие предки подкласса магнолиид дали начало всем остальным эволюционным ветвям покрытосемянных. Однако существует и иное мнение, согласно которому древнейшие представители подкласса лишь потомки некоего общего для покрытосемянных предка, сохранившие наибольшее число архаичных черт.

ПОРЯДОК МАГНОЛИЕВЫЕ — MAGNOLIALES

Центральное семейство порядка — магнолиевые.

Семейство магнолиевые (Magnoliaceae) включает 12 родов и около 240 видов, распространенных большей частью в горных лесах Юго-Восточной Азии и на юго-западе Северной Америки. Один из видов семейства — магнолия обратнойцевидная (*Magnolia obovata*) в естественном виде встречается в России лишь на острове Кунашир (Курильские острова). Некоторые другие виды этого рода, особенно магнолия крупноцветковая (*M. grandiflora*) родом из Америки с большими душистыми цветками и темно-зелеными блестящими кожистыми листьями, выращивают в садах и парках Черноморского побережья, (рис. 222). Культивируют здесь и тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*), происходящее тоже из Северной Америки. Все магнолиевые — листопадные или вечнозеленые деревья с крупными терминальными или пазушными цветками. Листья простые, очередные с крупными рано опадающими прилистниками. Околоцветник 3–6-членный, а его окрашенные сегменты расположены циклически в одном или двух кругах. Многочисленные лепестковидные



Рис. 222. Магнолиевые. Магнолия крупноцветковая (*Magnolia grandiflora*):

1 — побег с цветком, 2 — плод

тычинки и обычно свободные, иногда незамкнутые близ верхушки плодолистики располагаются на коническом цветоложе спирально. Очень редко число плодолистиков уменьшается до 2–8 или даже до одного (*Michelia*). Количество семязачатков в каждом плодолистике варьирует от 14 до 2 (последнее обычнее).

Пример формулы цветка:

культивируемый гибридный вид — магнолия Суланжа (*M. ×¹ soulangeana*) — * ♂ P₉A_∞G_∞

Цветки магнолий приспособлены к опылению жуками, проникающими в нераскрытые бутоны. При созревании семян плодики могут вскрываться либо оставаться невскрытыми

¹ Значок «×» перед видовым эпитетом указывает на гибридное происхождение вида.

(*Liriodendron*), а в случае срастания плодolistиков образуется цельный ценокарпный плод, представляющий из себя в некоторых случаях примитивную коробочку (*Pachylarnax*). Вскрывающиеся плодики магнолиевых содержат семена обычно окруженные ярко окрашенной мясистой оболочкой — саркотестой и подвешенные на нитевидных семяножках. Они с обильным эндоспермом и маленьким зародышем. Распространяют семена обычно птицы. Крылатые орешки — не вскрывающиеся плодики тюльпанного дерева разносит ветер. Многие магнолиевые культивируют как декоративные растения, нередко обильно цветущие еще до распускания листьев. Другие, преимущественно тропические виды семейства дают красивую плотную древесину. Препараты из листьев магнолии крупноцветковой используются при лечении гипертонии. В гомеопатии используют *М. крупноцветковую* и *М. вирджинскую* (*M. virginiana*).

ПОРЯДОК ЛАВРОВЫЕ — LAURALES

Порядок включает 11 преимущественно небольших семейств, из которых наиболее известны монимиевые и лавровые.

Семейство монимиевые (*Monimiaceae*) насчитывает 32 рода и около 330 видов, распространенных в тропиках и субтропиках Южного полушария.

Многие виды монимиевых дают качественную древесину и ароматные эфирные масла. Некоторые виды семейства, например декоративный красивоцветущий кустарник пеумус болдо (*Peumus boldus*, рис. 223), культивируют на Черноморском побережье Кавказа. Это растение используется как лекарственное.

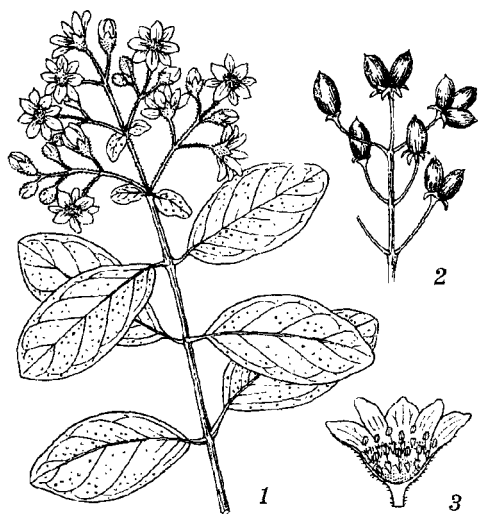


Рис. 223. Монимиевые. Пеумус болдо (*Peumus boldus*):

1 — побег с женскими цветками, 2 — побег с плодами, 3 — женский цветок (разрез)

Семейство лавровые (*Lauraceae*) включает до 45 родов и 2500–3000 видов, распространенных, главным образом, в тропических и субтропических областях Земли. Почти все они являются деревьями и кустарниками, и лишь единственный небольшой тропический род кассита (*Cassytha*) представлен безлистными паразитическими травянистыми (но одревесневающими при основании побегов) лианами. Для очередных, простых, обычно кожистых листьев лавровых очень характерно наличие эфирного масла. Оно локализовано в особыхместилищах, которые нередко заметны в виде просвечивающих точек. Мелкие, обоеполые или раздельнополые цветки лавровых собраны почти всегда в пазушные метельчатые кистевидные или зонтиковидные соцветия. Околоцветник из 4–6 сегментов, в слабо дифференцированных кругах. Ты-

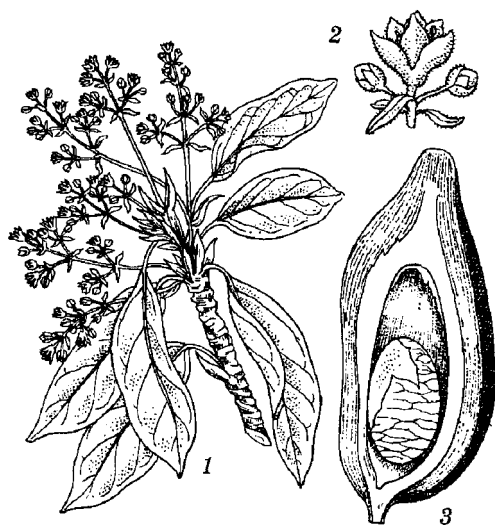


Рис. 224. Лавровые. Авокадо, или персея американская (*Persea americana*):

1 — цветonoсый побег, 2 — часть соцветия, 3 — плод (разрез)

чинки располагаются в 3–4 кругах, причем внутренние часто превращены в стаминодии или нектарники. Пыльники состоят из 4(2) камер, вскрывающихся характерными клапанами. Завязь верхняя. Гинецей чаще представлен одним плодолистиком¹, края которого срастаются довольно поздно и который развивается обычно в односемянный сочный ягодообразный плод, окруженный в основании чашевидным, часто сочным основанием цветоножки, так называемой *купулой*. Плодоножка также нередко бывает сочной и ярко окрашенной. Редко плод сухой. Семена без эндосперма с прямым зародышем. Наиболее известным представителем лавровых является двудомный лавр благородный (*Laurus*

nobilis), широко распространенный в странах Средиземноморья и культивируемый у нас на Черноморском побережье Кавказа. Сухие листья этого растения, или лавровый лист, являются излюбленной пряностью многих европейских народов. Кора коричника цейлонского (*Cinnamomum zeylanicum*), или цейлонская корица, также замечательная пряность мирового значения. Ее заменителем более низкого качества является кора коричника китайского (*C. cassia*) — китайская корица. Коричник камфорный (*C. camphora*) — источник натуральной камфоры, а ароматические масла, получаемые из американского сассафраса беловатого (*Sassafras albidum*), используются в западноевропейской научной медицине и гомеопатии. Лавровые играют большую роль в сложении тропических лесов. Многие из них дают красивую, прочную, часто ароматную древесину, а их маслянистые плоды поедаются многими животными. Наибольшую пищевую ценность для человека представляет авокадо (*Persea americana*, рис. 224) — плодовое дерево, происходящее из тропической Америки и культивируемое во всех теплых районах мира, в том числе и юге Черноморского побережья Кавказа. Плоды этого растения содержат до 32 % легкоусваиваемых жирных масел и являются ценным диетическим продуктом.

ПОРЯДОК ПЕРЦЕВЫЕ — PIPERALES

Включает 2 семейства, из которых важнейшее — семейство перцевые.

Семейство перцевые (*Piperaceae*) объединяет 9 родов и около 3100 видов, распространенных почти исключительно в тропиках. В ос-

¹ Тип гинецея лавровых и, соответственно, тип плода — дискуссионны и активно обсуждаются в научной литературе.

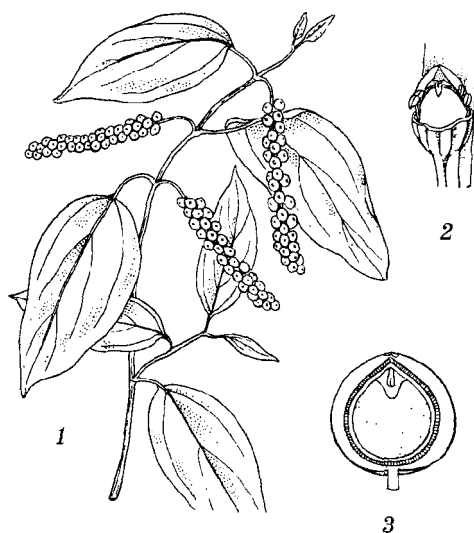


Рис. 225. Перцевые. Перед черный (*Piper nigrum*):

1 — побег с плодами, 2 — обоеподный цветок с двумя тычинками, 3 — плод (разрез)

новном это небольшие кустарники, маленькие одревесневающие лианы или многолетние травы. Мелкие невзрачные обоеполые, реже однополые цветки собраны большей частью в колосовидные соцветия. Число тычинок обычно уменьшено до 2–1. Гинецей псевдомонокарпный, завязь 1-гнездная с одним семязачатком образованная 2–5 полностью сросшимися плодолистиками. Плоды ягодообразные псевдомонокарпии. Высушенные незрелые плоды перца черного (*Piper nigrum*, рис. 225) являются общеизвестной незаменимой пряностью. Этот небольшой лазящий кустарник, происходящий из Индии, широко культивируется в тропических странах. Меньшее значение в качестве острых приправ азиатской кухни имеют листья перца узколистного (*P. angustifolium*) и плоды перца длинного (*P. longum*). Листья перца бетеля (*P. betle*) в сочета-

нии с известью и плодами пальмы ареки в прошлом употреблялись жителями тропической Азии для приготовления наркотической жвачки — бетеля, а из корней и листьев одного полинезийского вида перца (*P. methysticum*) на островах Тихого океана готовился дурманный безалкогольный напиток кава, или ава. Ряд преимущественно пестролистных миниатюрных видов рода пеперомия (*Peperomia*) является декоративными домашними и оранжерейными растениями.

ПОРЯДОК КИРКАЗОНОВЫЕ — ARISTOLOCHIALES

Порядок включает только одно семейство.

Семейство кирказоновые (*Aristolochiaceae*) содержит 7 родов и около 470 преимущественно лесных тропических видов. Лишь отдельные представители семейства достигают умеренных широт, например, копытень европейский (*Asarum europaeum*) и кирказон обыкновенный (*Aristolochia clematitis*, рис. 226) — обычные растения широколиственных лесов европейской России. На русском Дальнем Востоке встречаются другие виды кирказоновых, например, копытень Зиболяда (*A. sieboldii*) и кирказон маньчжурский (*Aristolochia manshuriensis*). Большинство представителей семейства — вьющиеся лианы или многолетние травы.

Обоеполые, актиноморфные или чаще зигоморфные цветки у них одиночные либо собраны в кистевидные соцветия. Околоцветник состоит из трех полностью или частично сросшихся чашелистиков при практически полной редукции лепестков. Тычинок обычно 6, а 4–6 плодолистиков почти всегда полностью срастаются, образуя нижнюю ценокарпную завязь. При этом нити тычинок, а иног-

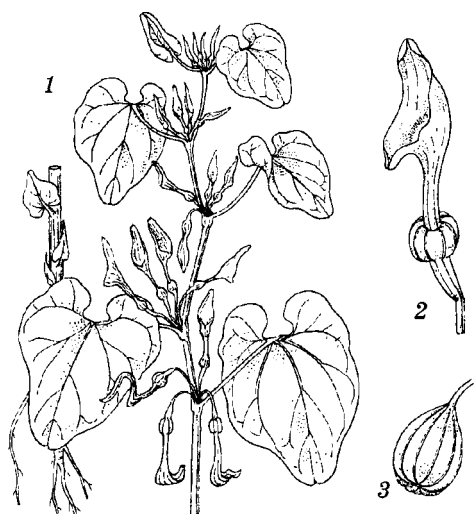


Рис. 226. Кирказоновые. Кирказон обыкновенный (*Aristolochia clematitis*):

1 — цветущее растение, 2 — цветок,
3 — плод

да и пыльники срастаются со столбиком рыльца, образуя колонку или *гиностемий*. Плод всегда вскрывающаяся коробочка. Цветки многих кирказоновых, особенно собственно кирказонов, часто обладают неприятным запахом и приспособлены к опылению падальными насекомыми. При этом сросшиеся чашелистики образуют трубку с более или менее крупным, часто грязно-бурым отгибом. Трубка околоцветника несет на внутренней поверхности жесткие, обратно направленные волоски и играет роль ловушки для опылителей, которые, единожды пробравшись в цветок, могут выбраться наружу лишь после его увядания. «Ловушки» цветков некоторых тропических кирказоновых достигают подчас исключительно сложного строения, чем обеспечивается строго перекрестное опыление.

Семена кирказоновых часто имеют специальные приспособления

для распространения. У копытней они снабжены мясистыми придатками, привлекательными для муравьев, у кирказонов часто имеют зубчатую или крыловидную кайму и распространяются ветром, а у прибрежно-водных видов и водой. Многие виды кирказонов — декоративные лианы с оригинальными цветками, достигающими 30 см в диаметре (*A. grandiflora*). Некоторые виды семейства весьма ядовиты, другие довольно широко используются в народной медицине ряда стран.

ПОРЯДОК РАФФЛЕЗИЕВЫЕ — RAFFLESIALES

К порядку относятся 4 семейства, но наибольший познавательный интерес представляет удивительное семейство раффлезиевых — *Rafflesiaceae*.

Вегетативное тело представителей раффлезиевых (это облигатные паразиты) существует лишь в виде прослойки ткани, располагающейся среди внутренних тканей растения-хозяина. Цветки же появляются непосредственно на поверхности корневой ствола или ветвей хозяина. Цветки у них обычно одиночные, чаще

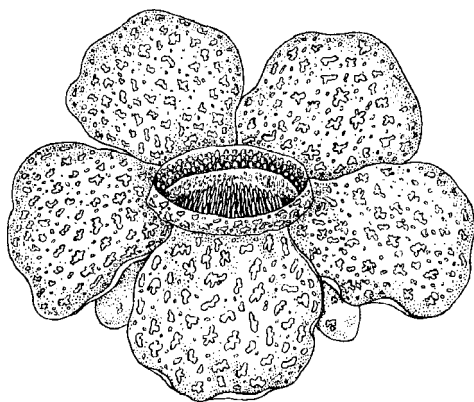


Рис. 227. Раффлезиевые. Раффлезия Арнольда (*Rafflesia arnoldii*): цветок

обоеполюе безлепестные, с мясистой чашечкой из 3–5 долей. Нередко они довольно крупные, а у некоторых видов рода раффлезия (*Rafflesia arnoldii*, рис. 227; *R. tuan-mudae*) достигают 1 м в поперечнике и даже несколько более, что является примером самого крупного цветка.

В большинстве доли чашечки окрашены в красно-бурые тона, а сами цветки имеют гнилостный запах и опыляются падальными насекомыми. Однако, к сожалению, эти гигантские цветки жители северных стран могут видеть лишь в виде музейных муляжей или же на рисунках, так как раффлезиевые — обитатели тропических лесов Старого Света.

ПОРЯДОК НЕПЕНТОВЫЕ — NEPENTHALES

В порядке непентовых только одно семейство.

Семейство непентовые (*Nepenthaceae*) содержит единственный род непентес (*Nepenthes*, рис. 228), включающий около 70 насекомоядных влаголюбивых видов, распространенных в тропической Азии, на Мадагаскаре и Сейшельских островах. В основном это травы или небольшие лазающие кустарники, отдельные листья которых видоизменены в крупные ярко окрашенные ловчие кувшины (рис. 228), достигающие иногда 50 см длины. Насекомые, привлекаемые окраской кувшина, а часто и выделяющимся в его верхней части нектаром, падают на дно, где быстро перевариваются скапливающимися там *протеолитическими ферментами*. Практического значения непентесовые почти не имеют, но в научном отношении они представляют яркий пример замечательного видоизменения листа¹.



Рис. 228. Непентовые:

А — непентес Раффлеса (*Nepenthes rafflesiana*); ловчий кувшин; Б — непентес амфорный (*Nepenthes ampullaria*); 1 — побег с мужскими цветками и кувшинчиком на конце листа, 2 — мужской цветок (тычинки со сросшимися в колодку нитями)

ПОРЯДОК НИМФЕЙНЫЕ — NYMPHAEALES

Порядок объединяет 3 небольших семейства, наиболее крупным и известным из которых является семейство собственно нимфейных.

Семейство нимфейные (*Nymphaeaceae*) включает 5 родов и около 70 почти повсеместно встречающихся видов. Все они пресноводные однолетние или чаще многолетние корневищные бессосудистые травы. Подводные листья обычно вытянутые, с нежной листовой пластинкой, а плавающие листья округлые кожистые. У виктории королевской (*Victoria regia*) они могут достигать 2 м в диаметре и выдерживать значительный груз. Некоторые нимфейные, например кубышка желтая (*Nuphar*

¹ Будучи тропическими растениями, непентовые иногда культивируются в оранжереях. В частности, ряд видов можно встретить в оранжереях Ботанического института АН России (Санкт-Петербург).

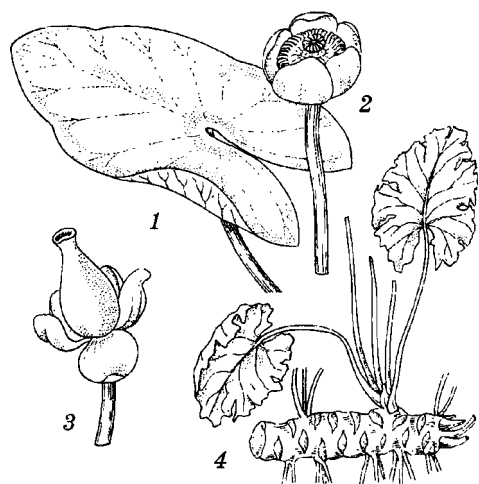


Рис. 229. Нимфейные. Кубышка желтая (*Nuphar lutea*):

1 — лист, 2 — цветок, 3 — плод, 4 — корневище (фрагмент) с подводными листьями

lutea, рис. 229) и кувшинка белая (*Nymphaea alba*), весьма обычны в неглубоких стоячих или медленно текущих водоемах почти на всей территории России.

Крупные обоеполые, актиноморфные цветки нимфейных расположены на длинных цветоножках и открываются на поверхности воды. Околоцветник их двойной. Чашелистиков 4 или 5, а лепестков много, и расположены они по спирали. Иногда чашелистики зеленые, а лепестки редуцированы до небольших чешуек. Многочисленные тычинки располагаются по спирали. Часто они лепестковидные и у большинства кувшинок за счет постепенного расширения нити и редукции пыльников относительно плавно превращаются к периферии цветка в лепестки. Гинецей ценокарпный. Завязь с сидячим щитовидным рыльцем, чаще верхняя (кубышка), полунижняя (кувшинка) или нижняя и состоит из 5–

35 сросшихся плодолистиков. Опыляются цветки насекомыми, преимущественно жуками, но иногда, например, у кубышки, возможно и ветроопыление.

Пример формулы цветка:

кувшинка чисто-белая (*Nymphaea candida*) — * ♂ $\text{Ca}_4\text{Co}_\infty\text{A}_\infty\text{G}_{(\infty)}$ —

Плод ценокарпный: не вскрывающаяся коробочка, или сухая ягода, содержащая многочисленные мелкие семена. Семена с небольшим зародышем, окруженные эндоспермом и периспермом. Они обычно одеты слизью, что способствует их распространению водоплавающими птицами.

В исследованных видах нимфейных найдены алкалоиды. Несомненно, кормовое значение кувшинковых для водоплавающей дичи и ряда охотничье-промысловых животных. Семена и корни эвриалы (*Euryale ferox*), встречающейся у нас в Приморье, вполне съедобны для человека. Многие крупноцветковые виды (часто гибридные) украшают озера ботанических садов. Египетский лотос (*Nymphaea lotus*) играл важную роль в верованиях древних египтян. Корневища кубышки желтой (*N. lutea*) используются для получения медицинских препаратов, применяемых как бактерицидное и противозачаточное средство.

Кроме нимфейных, в порядок входят семейства кабомбовые (*Cabombaceae*) и барклайевые (*Barclayaceae*). Оба семейства довольно близки к нимфейным. Однако кабомбовые еще сохраняют апокарпный гинецей, а плод у них — многолистовка. Некоторые виды кабомбы (*Cabomba*) — общеизвестные аквариумные растения.

Семейство роголистниковые (Ceratophyllaceae). В порядок входит только одно семейство роголистниковых, включающее единственный род — роголистник (*Ceratophyllum*) с 6–10 видами, встречающимися практически повсеместно. Почти на всей территории России очень обычен роголистник погруженный (*C. demersum*, рис. 230). Его поднимающиеся со дна стебли не достигают поверхности воды и несут мутовки листьев вильчато разделенных на линейные доли. Цветки опыляются под водой. Обильно разрастаясь в неглубоких водоемах, роголистники играют важную роль в сложении подводных экосистем. Их побеги охотно поедаются целым рядом животных, а заросли служат убежищем для мелких обитателей пресных водоемов.

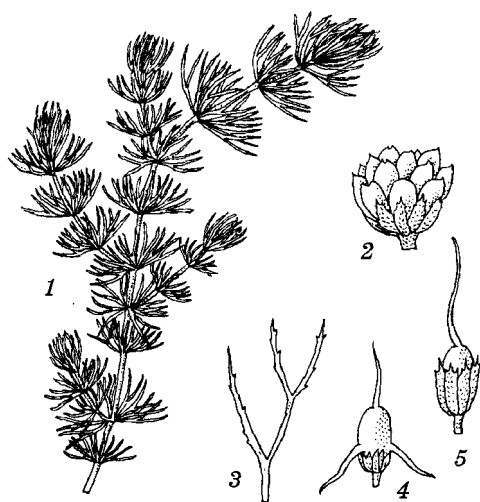


Рис. 230. Роголистниковые. Роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum*):

1 — побег, 2 — мужской цветок, 3 — вильчатораздельный лист, 4 — плод, 5 — женский цветок

Семейство лотосовые (*Nelumbonaceae*). Только 4 вида рода лотос (*Nelumbo*) — лотос орехоносный (*N. nucifera*, рис. 231) и лотосы желтый (*N. lutea*), каспийский и Комарова (*N. caspica* и *N. komarovii*) входят в единственное семейство порядка. Лотос орехоносный распространен в Австралии и Юго-Восточной Азии. В России на Дальнем Востоке встречается л. Комарова, а в Северном Прикаспии л. каспийский. Лотос желтый — абориген теплых областей Америки. Все виды являются земноводными корневищными растениями с характерными округлыми пельтатными (щитовидными) листьями, возвышающимися на длинных черешках. Имеются у лотоса и подводные вытянутые листья. Розовые (*N. nucifera* и др.) или желтые (*N. lutea*) цветки лотосов достигают 30 см в диаметре.

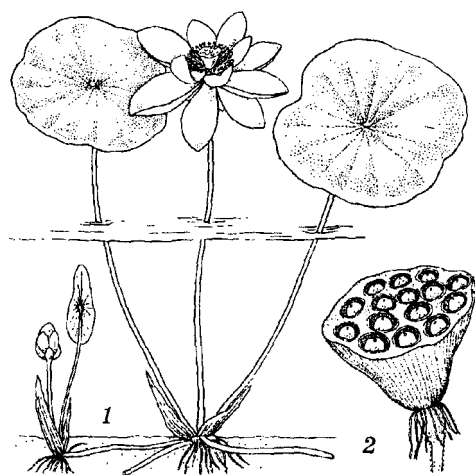


Рис. 231. Лотосовые. Лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera*):

1 — цветущее растение, 2 — плод

Они одиночные и располагаются на длинных цветоножках. Цветки обоеполые, с 2 чашелистиками и многочисленными лепестками и тычинками. Многочисленные свободные плодолистики погружены в расширенное цветоложе. Плод — погруженный многоорешек. Как декоративные и культовые растения лотосы сопутствуют древнейшим культурам человечества. Кроме этого, они довольно часто культивируются из-за съедобных клубней, богатых крахмалом, сахарами и жиром. Засахаренные отваренные ядра орешков лотоса орехоносного — распространенное лакомство в Восточной Азии. Лотос орехоносный — одно из священных растений приверженцев буддизма.

Знаменитая молитва буддистов, обращенная к Будде «Ом мани падме хум» буквально означает — «Пусть будет благословен рожденный в лотосе».

ПОДКЛАСС РАНУНКУЛИДЫ — RANUNCULIDAE

Подкласс объединяет 3 порядка, 13 семейств, около 200 родов и примерно 4000 видов. Представители данного подкласса довольно близки к подклассу магнолиид, особенно к представителям семейства бадьяновых. В отличие от магнолиид здесь доминируют травянистые виды с высокоразвитой проводящей системой. Бессосудистых форм нет. Гинецей во многих случаях еще апокарпный, но в ряде эволюционных линий подкласса наблюдается все более полное срастание плодолистиков, т. е. различные формы ценокарпии.

ПОРЯДОК ЛЮТИКОВЫЕ — RANUNCULALES

Главнейший порядок, к которому относится 8 из 13 семейств подкласса. Семейства барбарисовые и лю-

тиковые наиболее хозяйственно ценные для жителей стран умеренного климата.

Семейство луносемянниковые (*Menispermaceae*) содержит 67 родов и более 700 преимущественно тропических видов. Только один представитель семейства — луносемянник даурский (*Menispermum dauricum*, рис. 232) встречается у нас в стране на юге Восточной Сибири и в русском Приморье. Луносемянниковые — травянистые или древесные лианы, на корнях которых часто образуются клубневидные утолщения. Листья очередные, чаще простые, обычно с пальчатым жилкованием. Во всех частях растения часто содержится окрашенный горький сок или гуттаперча. Многие виды луносемянниковых содержат алкалоиды, в частности желтый алкалоид берберин. Древесный сок ряда тропических луносемянниковых использовался ранее туземным населением для

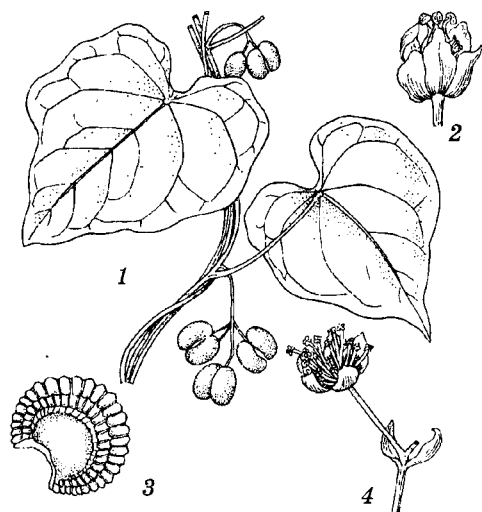


Рис. 232. Луносемянниковые. Луносемянник даурский (*Menispermum dauricum*):

1 — побег с плодами, 2 — женский цветок, 3 — семя, 4 — мужской цветок

получения сильнейших стрельных ядов типа яда кураре. Вместе с тем, сладкие плоды некоторых видов вполне съедобны для человека. Многие представители семейства луносемянниковых широко используются в народной и отчасти в научной медицине.

Семейство барбарисовые — *Berberidaceae*. Семейство объединяет 14 родов и около 650 видов, распространенных в областях умеренного и субтропического климата северного полушария. В России и сопредельных странах СНГ естественно произрастают 35 видов, относящихся к 8 родам.

В светлых лесах юга России растет барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*, рис. 233), нередко культивируемый в качестве декоративного кустарника. Его колючие побеги, обильно цветущие летом, к осени покрываются гроздьями продолговатых съедобных красных плодов. Среди барбарисовых немало и многолетних трав. Листья простые или сложные, часть их видоизменена в острые колючки. Мелкие, актиноморфные, обоеполые цветки собраны большей частью в кисти. Околоцветник двойной, циклический. Чашечка и венчик трех-, реже двучленные. Лепестки в основании обычно имеют нектарники. Тычинки в двух кругах, а гинецей состоит из единственного плодолистика с двумя или многими семязачатками. Завязь верхняя, рыльце расширенное, почти сидячее.

Пример формулы цветка:

барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*) — * ♂ $Ca_{3+3}Co_{3+3}A_{3+3}G_1$

Плод барбарисовых — монокарпий; чаще специализированная ягода. У представителей семейства

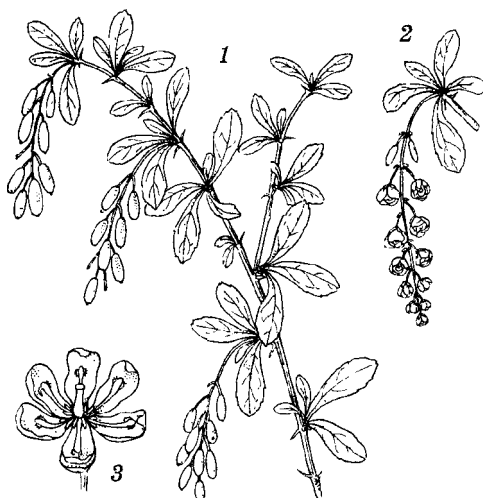


Рис. 233. Барбарисовые. Барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*):

1 — побег с плодами, 2 — побег с цветками, 3 — цветок

обычны алкалоиды. Это прежде всего желтый берберин, используемый в медицинской практике. Препараты из корней и корневищ подофилла щитовидного (*Podophyllum peltatum*) обладают противоопухолевой активностью. Плоды барбарисов вполне съедобны, а некоторые магонии (*Mahonia swaseyi*) даже культивируют в Северной Америке для получения плодов, широко используемых в пищевой промышленности.

Семейство лютиковых (*Ranunculaceae*) насчитывает около 66 родов и свыше 2000 видов. Распространены они преимущественно в областях умеренного климата северного полушария и хорошо известны жителям нашей страны. Достаточно вспомнить лютик едкий, называемый нередко «куриной слепотой» (*Ranunculus acris*), или раннецветущий чистяк весенний (*Ficaria verna*, рис. 234). К лютиковым относятся калужница болотная (*Caltha palustris*), купальни-

ца (*Trollius europaeus*), жарки (*T. asiaticus*), водосбор (*Aquilegia vulgaris*), печеночница (*Hepatica nobilis*), горцицвет (*Adonis vernalis*) и многие другие красивоцветущие растения нашей флоры.

Всего в России и сопредельных странах СНГ встречается свыше 500 видов этого семейства, относящихся к 44 родам. Лютиковые занимают различные местообитания, но чаще это луговые или лесные растения, причем значительное число видов встречается в низкогорьях и среднегорьях. Большинство лютиковых — это многолетние короткостебельные травы. Есть в семействе и настоящие водные растения (*Batrachium*), однолетники (*Myosurus*) и небольшие одревесневающие лианы (*Clematis*). Листья простые, часто пальчато- или перисторассеченные, без прилистников. Цветки чаще собраны в цимбидные, редко ботриодные кистевидные или метельчатые соцветия, реже одиночные.

Почти всегда цветки обоеполые, актиноморфные, изредка зигоморфные, с ярко окрашенным простым или двойным околоцветником. Чашечка образована 2–6 чашелистиками, число которых не всегда постоянно. Лепестков обычно 5, причем иногда они частично редуцируются или превращаются в нектарники. Многочисленные тычинки располагаются спирально. Гинецей апокарпный, хотя иногда наблюдается более или менее полное срастание плодолистиков (*Nigella*). В других случаях гинецей представлен лишь одним плодолистиком и является мономерным (воронец — *Actaea*, клопогон — *Cimicifuga*). Семязачатков обычно много, но их число может уменьшаться и до одного. Опыляются цветки насекомыми, привлекаемыми обильной пылью либо нектаром. Виды василисников (*Thalictrum*) — ветроопыляемые растения. Для цветков лютиковых характерно наличие нектарников различных типов.



Рис. 234. Лютиковые:

1 — чистяк весенний (*Ficaria verna*), цветущее растение, 2 — плод (многоорешек); 3 — живокость высокая (*Delphinium elatum*), побег с цветками, 4 — лист (прикорневой), 5 — плод (многолисточка), 6 — цветок (вид спереди, вид сбоку)

Иногда это просто небольшие ямки в основании листочков околоцветника, в других случаях это более сложные образования, сформированные видоизмененными зачатками тычинок или лепестков.

Примеры формул цветков:

лютик ползучий (*Ranunculus repens*) — * ♂ $\text{Ca}_5\text{Co}_5\text{A}_{\infty}\text{G}_{\infty}$;

чистяк весенний (*Ficaria verna*) — * ♂ $\text{Ca}_3\text{Co}_{8-12}\text{A}_{\infty}\text{G}_{\infty}$;

борец синий (*Aconitum napellus*) — ↑ ♂ $\text{Ca}_5\text{Co}_{6+2 \text{ нектарника}}\text{A}_{\infty}\text{G}_3$;

калужница болотная (*Caltha palustris*) — * ♂ $\text{P}_5\text{A}_{\infty}\text{G}_{20}$

Плод — апокарпий (многолистовка или многоорешек), реже монокарпий — сухая (клопогон) или сочная (воронец) однолистовки. Плоды, точнее отдельные плодики, лютиковых могут переноситься ветром или цепляясь за шкуру и шерсть животных (эпизоохория). Иногда плоды лютиков поедают птицы и распространяют семена вместе с экскрементами (эндозоохория), в которых семена не теряют всхожесть.

Лютиковые богаты продуктами 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 горичвет весенний (адонис) (*Adonis vernalis*). В медицине до

самого последнего времени использовались также клопогон даурский (*Cimicifuga dahurica*) и василисник вонючий (*Thalictrum foetidum*). Среди лютиковых много красивоцветущих растений, культивируемых в открытом грунте — виды аконита, живокости, чернушки. Все они также и лекарственные растения.

ПОРЯДОК МАКОВЫЕ — PAPAVERALES

Порядок маковых включает 3 очень близких семейства — маковых, димяньковых — *Fumariaceae* и гипекойных — *Hypnaceae*. Гипекойные и, прежде всего, род гипекоум (*Hypnorum*) богаты алкалоидами, что делает их перспективными в отношении медицинского использования. Роды димяньковых — хохлатка (*Corydalis*) и дицентра (*Dicentra*) весьма декоративны (*D. spectabilis* — «разбитое сердце»).

Семейство маковые — Papaveraceae (s. str.)¹. В семействе 26 родов и около 250 преимущественно травянистых, содержащих, как правило, латекс (млечный сок) видов. Маковые довольно обычны в Евразии и Сев. Америке, но редки или отсутствуют в Африке, Австралии и Южной Америке. В России и странах СНГ произрастает и культивируется 91 вид, относящийся к 6 родам. Некоторые представители маковых, в частности, обычный на юге европейской части России однолетний сорняк огородов и посевов — мак самосейка (*Papaver rhoeas*) и многолетний с желтым латексом — чистотел большой (*Chelidonium majus*, рис. 235) — хорошо известны и дают достаточно полное представление об облике большинства маковых. Весной в лесах Приморья создает

¹ S. str. и s. l. — sensu stricto и sensu lato — соответственно, в узком и широком понимании. Сокращения используют при различном толковании объема таксонов.

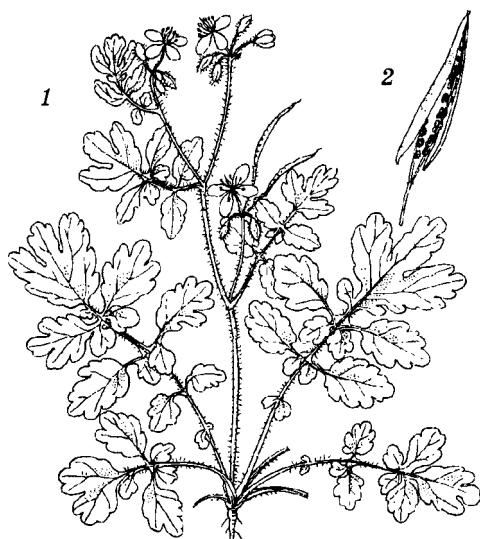


Рис. 235. Маковые. Чистотел большой (*Chelidonium majus*);

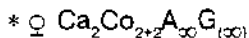
1 — цветущее растение, 2 — плод

сплошные цветущие аспекты так называемый лесной мак (*Hylomecon vernalis*), а в приполярных и горных районах, а также степях Восточной Сибири обычны некоторые желто- и оранжевоцветковые виды маков. Почти все маковые — одно- или многолетние травы, и лишь в тропиках изредка встречаются кустарниковые или даже древовидные виды. 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. Довольно крупные, обоюпоые, актиноморфные, ярко и разнообразно окрашенные цветки маковых располагаются одиночно на длинных безлистных цветоносах либо собраны в верхушечные кистевидные или метельчатые соцветия. Околоцветник двойной. Чашечка из 2–3 часто целиком сросшихся листочков при

раскрывании цветка обычно падает, а венчик состоит из 4, 5(6–12) лепестков. Редко венчик отсутствует, а цветки опыляются ветром (*Macleaya*). Тычинок много, гинецей центокарпный, а верхняя одногнездная (или с вторичными перегородками) завязь составлена 3–20 сросшимися плодолистиками. Рыльце крупное, лопастное, число лопастей соответствует числу плодолистиков.

Пример формулы цветка:

мак самосейка (*Papaver rhoeas*) —



Очень характерно наличие у маковых алкалоидов — производных изохинолина. С доисторических времен человеку известен мак снотворный (*P. somniferum*), семена которого содержат высококачественное жирное масло и используются в кулинарии. Происходит этот вид из западного Средиземноморья. Его опийные формы выращивают преимущественно в горных районах Азии. Сгущенный сок этих растений — опий — содержит смесь алкалоидов, главнейшие из которых — морфин, кодеин, папаверин и др. — в очищенном виде широко используются в медицине. Некоторое количество наркотических алкалоидов содержится также в масличных и декоративных сортах мака снотворного. Из-за распространяющейся наркомании посев этого красивого и полезного растения у нас в стране практически прекращен.

С лекарственными целями используют также чистотел большой (*Chelidonium majus*), маклею мелкоплодную (*Macleaya microcarpa*), маклею сердцевидную (*M. cordata*) и макчок желтый (*Glaucium flavum*).

В качестве декоративных растений часто выращивают маки ложно-

восточный (*P. pseudoorientale*) и альпийский (*P. alpinum*), а также эшшольцию калифорнийскую (*Eschscholzia californica*), не содержащие наркотических веществ. В народной медицине широко используется чистотел, ядовитый оранжевый сок которого, как считается, при наружном употреблении способен выводить бородавки.

ПОРЯДОК ПИОНОВЫЕ — PAEONIALES

Включает единственное семейство пионовых с единственным родом пион (*Paeonia*).

Семейство пионовые — Paeoniaceae. Род пион насчитывает более 40 видов, встречающихся в субтропической и умеренной Евразии и Северной Америке. Некоторые из них, например марьин корень (*P. anomala*), пион тонколистный (*P. tenuifolia*, рис. 236), пион белозветковый (*P. lactiflora*), еще довольно обычны в малообжитых районах России. Хорошо известны травянистые и кустарниковые, так называемые «древовидные» пионы — декоративные растения садов и парков. Цветки у пионов верхушечные, очень крупные, чаще одиночные, обоопольные и актиноморфные. Околоцветник состоит из 5 зеленых жестких чашелистиков и 5 (10–12) крупных ярко окрашенных лепестков. Тычинок много, хотя закладываются они всегда пятью бугорками. Гинецей апокарпный, из двух-пяти плодолистиков. Плод — многолистовка. Семенное и вегетативное возобновление пионов протекает очень медленно, и поэтому их численность в природе непрерывно сокращается. Многие пионы — ценные лекарственные растения, в качестве успокаивающего средства используют настойку корней марьяны корня. Корни некоторых видов раньше употребляли в качестве приправы

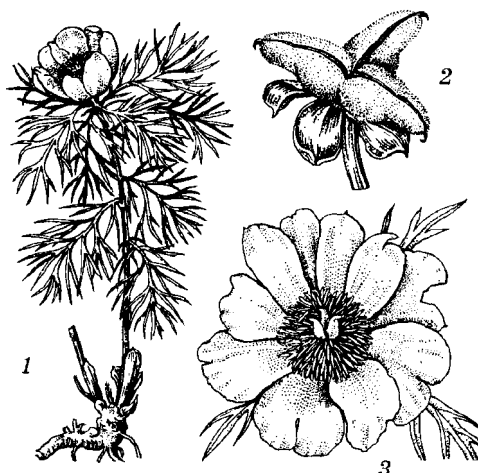


Рис. 236. Пионовые. Пион тонколистный (*Paeonia tenuifolia*):

1 — цветущее растение, 2 — плод,
3 — цветок

к мясным блюдам, а плоды — как заменитель чая. На основе дикорастущих видов в настоящее время создано большое число разнообразнейших сортов. В культуре такие растения могут жить без пересадки и ежегодно обильно цвести более 100 лет.

ПОДКЛАСС КАРИОФИЛЛИДЫ — CARYOPHYLLIDAE

В подкласс входят 3 порядка, 19 семейств, около 650 родов и примерно 11 500 видов. Среди них преобладают травы и полукустарники с хорошо развитой проводящей системой. Гинецей почти всегда образован сросшимися плодолистиками, и лишь у наиболее примитивных форм плодолистики еще остаются свободными. Это сближает их с представителями подкласса ранункулид и даже магнолиид. Во многих эволюционных линиях подкласса встречаются высокоспециализированные формы, приспособленные к обитанию в засушливых условиях пустынь.

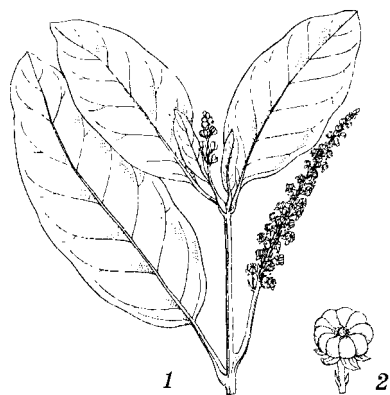


Рис. 237. Лаконосные. Лаконос американский (*Phytolacca americana*):

1 — побег, 2 — плод

ПОРЯДОК ГВОЗДИЧНЫЕ — CARYOPHYLLALES

Порядок включает 17 семейств, из которых наиболее известны гвоздичные, кактусовые, маревые и амарантовые. Для большинства представителей характерно наличие красно- или желтоокрашенных пигментов, получивших общее название беталаинов. Апокарпный гинецей сохраняется здесь лишь у некоторых видов семейства лаконосных.

Семейство лаконосные (*Phytolaccaceae*) объединяет 16 родов и 110 травянистых, кустарниковых и древесных видов, обитающих в тропических и субтропических странах. Это наиболее архаичное семейство порядка, близкое к луносемянниковым из подкласса ранункулид. У его представителей заметно постепенное срастание плодолистиков с образованием ценокарпного гинецея, характерного для всех прочих видов подкласса кариофиллид. Цветки у лаконосных чаще всего обоеполые, актиноморфные, с простым околоцвет-

ником из 4–5 чашелистиков, собранные в кисти. Плоды — апокарпии (многоорешки) или ценокарпии (ягоды или коробочки). На Черноморском побережье Кавказа натурализовался лаконос американский (*Phytolacca americana*, рис. 237). Сочные темно-бордовые плоды этого травянистого растения ранее применялись для подкрашивания светлых вин, а свежие плоды и корни оказывают слабительное и рвотное действие.

У представителей семейства в разных частях довольно обычны лигнаны и тритерпеновые соединения.

Семейство никтагиновые — (*Nyctaginaceae*) небольшое (350 видов) по преимуществу тропическое семейство (основные представители обитают в Новом Свете). Деревья, кустарники и травы, содержащие беталаины, но не вырабатывающие антоцианы. Некоторые из них лекарственные (представители рода *Mirabilis*) и декоративные. Поразительная экзотическая яркость многих домов в тропических поселениях и небольших городках связана с лианой — гибридным видом из рода бугенвиллия (*Bougainvillea* × *buttiana* — гибрид *B. glabra* и *B. peruviana* — оба вида из Южной Америки) буквально драпирующей их стены сплошным разноцветным ковром. Однако «декоративный эффект» здесь связан не с самими относительно невзрачными цветками, а с крупными и разнообразно окрашенными прицветниками. У нас эти растения изредка можно встретить в садах и парках Черноморского побережья Кавказа.

Кроме того, в качестве декоративного однолетника в южных районах СНГ культивируется многолетник из Перу ночная красавица, или мирабилис ялапа¹ (*Mirabilis jalapa*).

¹ Не следует путать это растение с представителем сем. выюнковых ипомеей слабительной (*Ipomoea purga*), дающей лекарственные клубни, известные под названием ялапа.

Семейство портулаковые — *Portulacaceae*. Семейство объединяет около 200 родов, насчитывающих примерно 500 видов, распространенных по всему миру, но преимущественно в теплых странах. В основном это травы. У нас в России встречаются представители родов клейтония и монция. Несколько видов клейтонии (*Claytonia*) достаточно обычны в азиатской арктике и субарктике, альпийских высокогорьях Сибири и Дальнего Востока. Крошечная монция (*Montia fontana*) широко распространена по всей России по речным и озерным отмелям. Наиболее известен портулак огородный (*Portulaca oleracea*, рис. 238), происходящий из тропиков Старого Света. Эту стелющуюся с крупными яркими цветками мясистую траву разводят в теплых и умеренно теплых странах как декоративное и салатное растение (много полисахаридов в виде слизи). В СНГ это растение довольно широко культивируется на Кавказе.

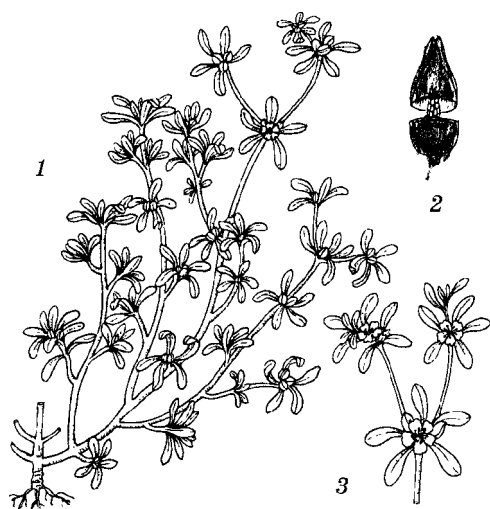


Рис. 238. Портулаковые. Портулак огородный (*Portulaca oleracea*):

1 — общий вид, 2 — плод, 3 — ветка с цветками

Семейство кактусовые (*Cactaceae*) распространено почти исключительно в засушливых областях тропической Америки, и только эпифитный род рипсалис (*Rhipsalis*) заходит в Экваториальную Африку, на Мадагаскар и Сейшельские острова, до Цейлона. Некоторые опунции (*Opuntia*) стали злостными агрессивными сорняками сухих территорий в тропиках и даже в субтропиках (например в Северной Африке и в районе Астрахани). Примерно 105 родов и около 2200 видов относится к этому семейству. Только самые примитивные из них имеют вид обычного облиственного растения (*Peireskia*), а опунции и близкие к ним роды характеризуются вальковатыми мясистыми рано опадающими листьями. Большинство же видов утрачивает листья, а их лепешковидный, цилиндрический или сферический мясистый зеленый стебель несет лишь пучки колючек, являющихся видоизменением почечных чешуй.

Кактусовые характеризуются толстянковым типом метаболизма, накапливают органические кислоты, разнообразные алкалоиды и беталаины. Почти все содержат значительное количество слизи.

В отличие от большинства пустынных растений, имеющих сочные листья, роль водозапасающего и фотосинтезирующего органа принимает на себя стебель. Колючки сосредоточены в так называемых ареолах — пазушных почках, защищенных, как правило, пухом или волосками. Кроме более или менее крупных колючек, в ареолах располагаются пучки острых зазубренных, очень мелких щетинок — глохидий. Травоядные животные гибнут, проглотив их. Форма и размеры кактусов очень разнообразны. Среди них есть толстые слабоветвящиеся деревья до

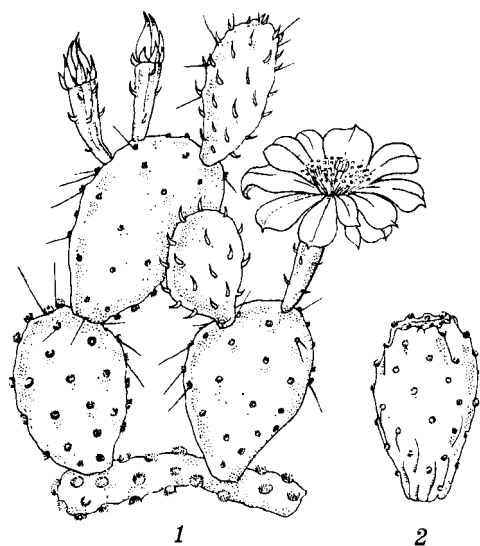


Рис. 239. Кактусовые. Опуния фикус-индика (*Opuntia ficus-indica*):

1 — побег с цветками, 2 — плод

12 м высотой (*Carnegiea*, *Lemaireocereus*), колонновидные (*Cereus*), бочонковидные и сферические формы в диаметре от 1 см (*Frailea*) до 1,5 м (*Echinocactus*, *Ferocactus*).

Для ряда видов характерно образование плотных дерновин и подушек. Другие переходят к эпифитному образу жизни, приобретая в условиях повышенной влажности уплощенный стебель. Сочный стебель пустынных форм обычно несет ребра или конусообразные выросты, причем у более продвинутых видов часть ареолы, несущая сформированные колючки и защитные волоски, вынесена на верхушку такого выроста, так называемого сосочка, а вегетативная и генеративная почки располагаются в углублении между ними. При этом

завязь не имеет цветоножки и бывает погружена в сочные ткани стебля. Это обеспечивает дополнительную защиту развивающемуся плоду, а растение оказывается, образно говоря, дважды покрытосемянным.

У других видов (*Melocactus*) стебель расчленен на зеленую вегетативную часть и верхушечный, целиком покрытый пухом и колючками цилиндрический генеративный побег, или цефалий, на котором ежегодно образуются цветки. Цветки кактусовых актиноморфные, реже зигоморфные, крупные и ярко окрашенные, с большим числом листочков околоцветника, не дифференцированных на чашечку и венчик. Завязь чаще нижняя из многих сросшихся плодолистиков. Очень красивые цветки некоторых кактусов (*Echinopsis*, *Selenicereus*¹) раскрываются лишь ночью, их опыляют ночные бабочки. Плоды — ягоды, иногда крупные и съедобные (*Epiphyllum*, *Opuntia*). Большое число миниатюрных красивоцветущих кактусов из родов астрофитум (*Astrophytum*), гимнокалициум (*Gymnocalycium*), лобивия (*Lobivia*), мамиллярия (*Mamillaria*), пародия (*Parodia*), ребуция (*Rebutia*), эхинопсис (*Echinopsis*), эхиноцереус (*Echinocereus*), эпифиллум (*Epiphyllum*), зигокактус (*Zygocactus*) и др. приносит в дома частичку удивительного мира американских тропических пустынь и пользуется успехом у любителей.

Отдельные виды турбиникарпуса и лофофоры (*Turbinicarpus*, *Lophophora*) содержат в соке галлюциногенные алкалоиды и отчасти используются в медицине. Виды рода нопалея (*Nopalea*), близкого опунциям

¹ Знаменитая «царица ночи» (*Selenicereus grandiflorus*) — лиановидный кактус, естественно произрастающий на Кубе и Ямайке, нередко культивируется любителями, но цветет лишь в оранжереях. Каждый цветок диаметром 20–25 см цветет лишь одну ночь.

используются для разведения кошенили, насекомого, дающего природные краски кошениль и кармин. Сладкие плоды культивируемой опунции (*Opuntia ficus-indica*, рис. 239), а также и одичавших опунций используются в пищу, особенно в странах Средиземноморья. Сок ряда видов кактусов на родине в Центральной и Южной Америке используют для получения местных алкогольных напитков.

Семейство гвоздичные (*Caryophyllaceae*) насчитывает около 80 родов и свыше 2000, большей частью травянистых видов, распространенных практически повсеместно, с преобладанием в Евразии. Они играют большую роль во многих травянистых растительных сообществах и способны расти в пустынях, тундрах и высокогорьях, образуя иногда плотные подушки. Среди степных и полупустынных гвоздичных — ряд видов образуют жизненную форму типа «перекати-поля». Многие из гвоздичных злостные сорняки, образующие огромное количество семян. Например мокрица (*Stellaria media*) приобрела космополитное распространение. Большое число гвоздичных из родов гвоздика (*Dianthus*), звездчатка (*Stellaria*), торица (*Spergula*), ясколка (*Cerastium*), смолевка (*Silene*) и многие другие — непременный элемент флоры любого уголка России. В странах СНГ естественно произрастает около 850 видов, относящихся к 54 родам. Листья у гвоздичных почти всегда супротивные, редко очередные и тогда имеют пленчатые прилистники. Цветки изредка одиночные, но обычно собраны в характерные для семейства ди-хазальные соцветия. Актиноморфные, почти всегда 5-членные цветки имеют чашечку и венчик. Чашелистики свободные или срастаются в тру-

бу. Лепестки же всегда свободны либо очень редко отсутствуют. У некоторых видов узкое основание лепестка, или ноготок, несет широкую отогнутую (иногда многократно рас-сеченную на доли) пластинку лепестка, или отгиб, в месте его перехода в ноготок нередко заметны лепестко-видные или пленчатые выросты — придатки, образующие так называемый привенчик. Тычинок 4–5 или 10 в одном или двух кругах, редко их меньше четырех. Ценокарпный (точнее, синкарпный или иногда переходный к лизикарпному) гинецей состоит из 2–5 плодолистиков с преимущественно свободными столбиками. Завязь верхняя. Опыляют цветки обычно насекомые, часто бабочки, но виды таких родов, как грыжник (*Herniaria*) или дивала (*Scleranthus*, рис. 240), переходят к ветроопылению, утрачивая при этом венчик.

Пример формулы цветка.

гвоздика пышная (*Dianthus superbus*) — * ♂ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_5\text{A}_{5+5}\text{G}_{(2)}$

Плоды — ценокарпии, почти всегда вскрывающиеся зубчиками на верхушке коробочки, редко орешковидные или ягоды. Семена обычно многочисленные довольно мелкие, с зародышем, располагающимся, как правило, по периферии непосредственно под спермодермой и охватывающем обильный крахмалистый перисперм. Эндосперма нет. Семена нередко имеют мясистые придатки и разносятся муравьями, а иногда рассеиваются по типу «перекати-поля», когда окончившее вегетацию растение со зрелыми, вскрывшимися коробочками отламывается от корня и перегоняется по степи ветром. Часто семена имеют пленчатую кайму или небольшие цепляющиеся выросты.



Рис. 240. Гвоздичные:

1 — мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis*), общий вид, 2 — цветок; 3 — дивала однолетняя (*Scleranthus annuus*), общий вид, 4 — плод, 5 — цветок (с развернутым околоцветником)

Во многих гвоздичных накапливается значительное количество три-терпеновых сапонинов (веществ фенольной природы при встряхивании с водой образующих стойкую пену), используемых в медицине и для технических нужд. Наиболее известны в этом плане представители родов мыльнянка (*Saponaria officinalis* — дает, так называемый «красный мыльный корень», рис. 240) зорька (*Lychnis chalcidonica* — одно из народных названий «татарское мыло») и колючелистник (*Acanthophyllum*, включая близкий род *Allochrusa*). Один из видов последнего — колючелистник качимовидный (*Allochrusa gypsophiloides*) дает «белый, или туркестанский мыльный корень» — чемпион по содержанию сапонинов в растениях. Его толстые до 15 см в диаметре корни содержат до 30 % сапо-

нинов, заметных в виде белых прожилок.

Среди гвоздичных довольно много известных декоративных растений. В конце XVIII в. в европейские сады проникла гвоздика китайская¹ (*Dianthus chinensis*). Многочисленные махровые сорта многолетней садовой, так называемой «голландской гвоздики» получены, скорее всего, от *D. caryophyllus*, происходящей из Южной Европы и ее гибридов с другими видами гвоздик. Следует отметить, что многие гвоздичные еще ждут своих исследователей для их введения в научную медицину.

Семейство амарантовые (*Amaranthaceae*) насчитывает около 65 родов и более 850 видов, распространенных преимущественно в тропиках Африки и Америки. Однако многие виды амарантовых распро-

¹ Как ни странно, но обычно культивируется японская культурная разновидность (культivar) этого вида гвоздики.

странились очень широко и стали почти космополитными сорняками. Несколько видов рода амарант, или щирица (*Amaranthus*) нередко встречаются и у нас в стране. Почти все эти злостные сорняки занесены в Европу с Американского континента. Большинство амарантовых — это однолетние или многолетние травы с простыми цельными очередными листьями, характеризующиеся анатомически Кранц-структурой. Соцветия кистевидные или метельчатые тирсы или цимоиды. Цветки мелкие, актиноморфные, обычно обоеполые, нередко с ярко окрашенными прицветниками или прицветничками.

Нередко окрашенные прицветники после цветения сохраняются, и цветки внешне выглядят неувядающими. Это отражено в названии типового рода семейства (*Amaranthus*), которое переводится с древнегреческого как «неувядающий цветок». Лепестков у амарантовых нет, а чашечка, как правило, состоит из 5 сухих пленчатых листочков. Число тычинок равно числу чашелистиков, а цеокарпный гинецей состоит из 2–3 плодолистиков, образующих верхнюю 1-гнездную завязь с 1 столбиком и одним базальным семязачатком. Плод — маленький орех, реже односемянная, вскрывающаяся крышечкой коробочка, очень редко ягода. Семена без эндосперма, но с обильным крахмалистым или белковым периспермом.

Среди амарантовых очень обычные виды продуцирующие беталаины, но отсутствуют антоцианы и танины. Некоторых представителей семейства, например, целозию петушиный гребень (*Celosia argentea* var. *cristata*), амарант хвостатый (*A. caudatus*), гомфрену шаровидную (*Gomphrena globosa*) и виды рода ирезине (*Iresine*) разводят как декоратив-

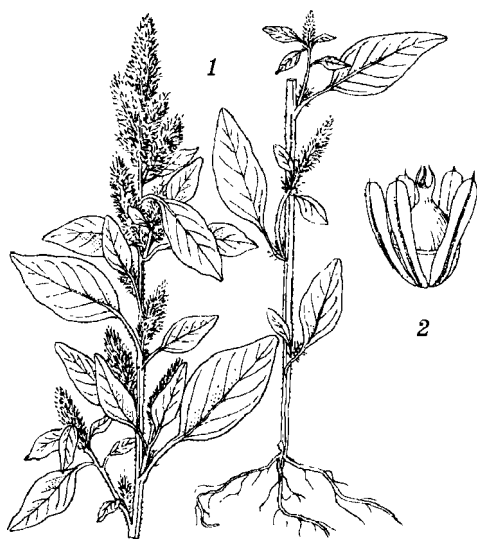


Рис. 241. Амарантовые. Амарант (щирица) запрокинутый (*Amaranthus retroflexus*):

1 — общий вид, 2 — плод

ные растения, особенно для сухих букетов. Листья и молодые побеги некоторых амарантов (*A. lividus*, *A. retroflexus*, рис. 241; *A. tricolor*) употребляют в пищу как овощи, а в Южной Америке отдельные аборигенные виды этого рода (*A. caudatus*, *A. cruentus*, *A. hypochondriacus*) разводят как зерновые культуры из-за очень богатых белками семян (много аминокислоты лизина). Один из видов амарантовых из тропического рода эрва — так называемая пол-пола (*Aerva lanata*) — используется в народной медицине Шри-Ланки при мочекаменной болезни и ныне введен в научную медицину России.

Семейство маревые (*Chenopodiaceae*) объединяет около 105 родов и более 1600 травянистых и кустарниковых видов, встречающихся на всех материках, но особенно характерны маревые для засоленных

безводных пустынь, где другие растения почти не встречаются.

В странах СНГ около 410 видов маревых, относящихся к 58 родам. Среди маревых довольно много злостных и трудно искоренимых сорняков-космополитов (виды родов марь — *Chenopodium* и лебеда — *Atriplex*). Всем известная свекла (*Beta vulgaris*) также относится к маревым.

Типичные представители семейства — травы, редко кустарники (некоторые виды солянок — *Salsola*) или даже небольшие своеобразного вида деревья среднеазиатских пустынь (саксаул — *Haloxylon*). Листья у маревых простые, очередные или супротивные, 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.

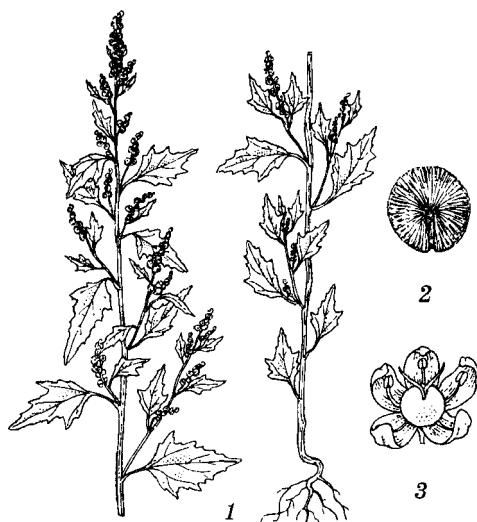


Рис. 242. Маревые. Марь белая (*Chenopodium album*):

1 — общий вид растения, 2 — плод,
3 — цветок

В частности, почти полностью лишены листьев мясистые членистые зеленые побеги пустынных видов и видов засоленных территорий — саксаулов (*Haloxylon*), солеросов (*Salicornia*), солянсколошников (*Halo-stachys*), некоторых солянок (*Salsola*). Эти представители семейства являют собой пример уникальной приспособленности к исключительно жестким условиям обитания.

Среди маревых весьма обычны растения с C_4 -типом фотосинтеза и толстянковым метаболизмом, ведущим к накоплению органических кислот. Соответственно этому в листьях нередко наблюдается крапц-структура.

Цветки, как правило, ветроопыляемые, собраны группами в кистевидные или метельчатые соцветия (тирсы?). Они мелкие, актиноморфные, обоеполые или редко раздельнополые, нередко имеют прицветники. Лепестки отсутствуют, чашелистиков чаще 5, невзрачных зеленоватых, иногда сросшихся при основании. Редко околоцветник редуцирован полностью. Тычинок чаще 5, реже 1–4. Ценокарпный гинецей обычно состоит из 2(3–4) плодолистиков, образующих верхнюю или полунижнюю (*Beta*) одногнездную завязь со свободными или слегка сросшимися столбиками. Семязачаток один, базальный.

Плоды — мелкие орехи, односемянные невскрывающиеся, опадающие вместе с чашечкой, доли которой часто разрастаются в крыловидные (виды солянок — *Salsola*) или крючковидные выросты. Плоды пустынных солянок, снабженные крыловидными выростами легко распространяются ветром по поверхности песка (анемохория). Изредка чашечка становится мясистой, а плод выглядит как сочная ягода (*Chenopodium foliosum*). Цепляющиеся и сочные

плоды распространяются животными и птицами (различные формы зоохории).

В образовании плода участвуют и срастающиеся между собой крыловидные прицветники (*Atriplex*). А иногда при срастании чашелистиков или прицветников многих цветков, как, например, у свеклы или шпината (*Spinacia*), образуется соплодие. Семена мелкие, с обычно спирально свернутым или лишь изогнутым зародышем, окружающим крахмалистый перисперм, эндосперм чаще отсутствует. Некоторым, преимущественно сорным, маревым свойствен *гетероморфизм* цветков, плодов и семян в пределах даже одного соцветия. Для многих маревых характерно распространение семян по принципу «перекати-поля». В исследованных видах маревых найдены алкалоиды, флавоноиды и летучие эфирные масла. Весьма обычны антоциановые пигменты.

В семействе много полезных растений. Столовые, кормовые и сахаросные сорта свеклы играют очень большую роль в жизни человека. Наиболее значительны плантации свеклы в европейских странах СНГ, Иране, США, где некоторые сорта накапливают в корнеплодах до 25 % сахарозы. Шпинат огородный (*S. oleracea*) — одно из лучших салатных растений, листья которого содержат большое количество витаминов, минеральных солей и белка. Как заменитель шпината можно использовать молодые побеги дикорастущих видов мари и лебеды. Виды мари (*Ch. murale*, *Ch. quinoa* — квиноа) до настоящего времени культивируют местные племена Гималаев и Анд в качестве хлебных растений, способ-

ных расти высоко в горах и дающих семена, исключительно богатые белками, крахмалом и жирами. В голодные годы и у нас употребляли в пищу марь белую (*Ch. album*, рис. 242) и виды лебеды (*Atriplex*). Очень велика роль маревых также в качестве кормовых пастбищных растений на засоленных засушливых землях.

Марь амброзиевидная (*Ch. ambrosioides*), происходящая из тропической Америки, культивируется в ряде стран для получения глистогонных препаратов. Длительное время официальными считались лекарственные препараты, содержащие алкалоиды, получаемые из плодов солянки Рихтера (*Salsola richteri*). Инсектицидные препараты, используемые в сельском хозяйстве (содержат алкалоид анабазин) получают из анабазиса безлистного (*Anabasis aphylla*), произрастающего в полупустынях Казахстана и Центральной Азии.

ПОРЯДОК ГРЕЧИШНЫЕ — POLYONALES

Порядок включает только одно **семейство гречишные (*Polygonaceae*)** с 30–35 родами и приблизительно 1000 видами, распространенными по всему миру, но преимущественно в умеренных областях северного полушария.

В странах СНГ встречается около 310 видов гречишных, относящихся к 11 родам¹. Представление об облике основной массы отечественных гречишных дают хорошо известные травянистые многолетники — щавель обыкновенный, или кислый (*Rumex acetosa*) и щавель конский (*R. confertus*).

Многие виды рода щавель (*Rumex*) и горец (*Polygonum*) обычны

¹ Существует мнение, что несколько родов, в частности полиморфный род горец (*Polygonum*), следует расчленить на ряд более мелких родов. В этом случае число родов в странах СНГ будет большим.

для флоры любого уголка России. Гречишные наших широт — это однолетние или многолетние травы, но в тропиках встречаются лиановидные, кустарниковые и даже древесные представители семейства.

Экологически гречишные очень лабильны. Они встречаются на лугах, в степях, лесах, в арктических тундрах и высокогорьях, могут жить в воде (*Polygonum amphibium*, рис. 243) и в безводных песчаных пустынях. Обычно листья очередные, простые, цельные, иногда частично или даже полностью редуцируются (*Calligonum*). Характерный признак гречишных — так называемый *раструб*, образованный прилистниками, срастающимися в пленчатую трубку различной формы и охватывающий стебель над узлом.

Цветки гречишных актиноморфные, обычно обоеполые, реже однополые (у двудомных видов щавелей), в ботриоидных либо цимоидных кистевидных или метельчатых соцветиях, реже одиночные в пазухах листьев. У весьма обычного на российском севере горца живородящего (*Polygonum viviparum*) и нескольких родственных ему видов ось соцветия несет выводковые почки, служащие для вегетативного размножения. Околоцветник не разделен на чашечку и венчик, обычно невзрачный с зелеными или окрашенными долями, слегка срастающимися при основании. Число листочков околоцветника варьирует от 2 до 6, но чаще равно 3. По созревании плодов листочки околоцветника нередко видоизменяются и сохраняются, способствуя распространению плодов. Тычинок от 3 до 9, причем между их основаниями нередко располагается нектарный диск или отдельные нектарники. Гинецей псевдомонокарпный (лизикарпия); единственное гнездо верх-

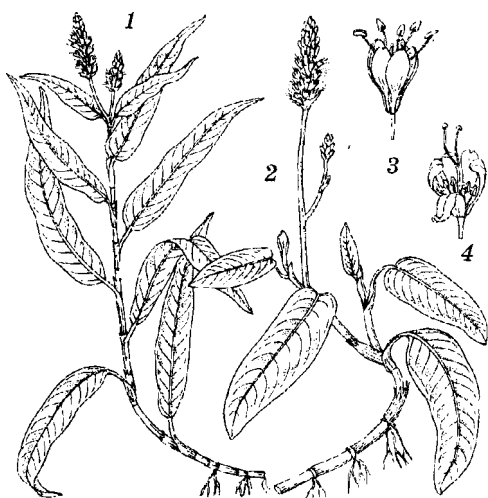


Рис. 243. Гречишные. Горец земноводный (*Polygonum amphibium*):

- 1 — наземный побег, 2 — водный побег,
3 — функционально мужской цветок,
4 — функционально женский цветок

ней завязи несет 1 семязачаток и образовано 3 либо 2 или 4 плодолистиками. Столбики свободные или сросшиеся. Опыление осуществляется ветром (ревени, горцы) или насекомыми (гречиха), привлекаемыми нектаром, который выделяется нектарниками, расположенными между основаниями тычинок. Плод — псевдомонокарпий — гранистый орех, либо в зависимости от особенностей перикарпия, гранистая семянка. Число граней равно количеству плодолистиков.

Семена с прямым или изогнутым, асимметричным зародышем, погруженным в крахмалистый и богатый маслом эндосперм. Перисперм отсутствует.

В отличие от представителей порядка гвоздичных беталаины у гречишных неизвестны. Однако весьма обычны антоциановые пигменты, флавоноиды и хиноны.

Ряд гречишных имеет важное хозяйственное значение. К гречишным относится ценнейшая крупяная и медоносная культура родом из Гималаев — гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum*). Она широко культивируется в странах СНГ и ряде других европейских стран (Румыния). Широко употребляют в пищу листья щавелей (*Rumex*) и мясистые листовые черешки ревеней (*Rheum*), содержащие органические кислоты и большое количество витаминов. Тропическое дерево — кокколону ягодоносную (*Coccoloba uvifera*) культивируют из-за съедобных сочных плодов. Многие гречишные — ценные красильные, дубильные и лекарственные растения, а некоторые из них, например, гречиха сахалинская (*Polygonum sachalinense*), выращивают как крупные парковые декоративные растения.

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 мира¹.

Гречиха, наряду с бобовым — софрой японской (*Styphnolobium japonicum*) — источник коммерческого получения флавоноида рутина, обладающего Р-витаминной активностью.

ПОДКЛАСС ГАМАМЕЛИДИДЫ — HAMAMELIDACEAE

Гамамелидиды, включающие 16 порядков — древняя группа цветковых растений, восходящая, как полагают, к древнейшим магнолиевым. Они насчитывают 22 семейства, 71

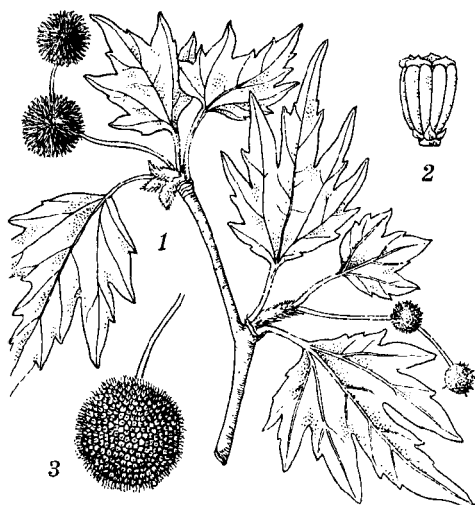


Рис. 244. Платановые. Платан восточный (*Platanus orientalis*):

1 — побег с женскими и мужскими соцветиями, 2 — мужской цветок, 3 — соплодие (многоорешек)

род и около 1500 видов. Здесь еще сохранились бессосудистые формы, а плодолистки в ряде случаев еще остаются свободными. Почти все представители подкласса — древесные растения, в эволюции которых наблюдается упрощение цветка и переход к ветроопылению.

ПОРЯДОК ГАМАМЕЛИСОВЫЕ — HAMAMELIDALES

К порядку относится 4–5 семейств.

К семейству платановых (*Platanaceae*) относится только 1 род платан (*Platanus*) с 10 видами, распространенными в теплых районах Евразии и Северной Америки. Величественные экземпляры платана восточного, или чинара (*P. orientalis*, рис. 244), часто украшают сады, парки и улицы южных городов России.

¹ В Россию этот ревень был впервые завезен Н. М. Пржевальским (1839–1888).

Все платаны — крупные деревья. Их прилистники сростаются, «воротничком» охватывая побег выше прикрепления черешка, основание которого в виде колпачка скрывает пазушную почку. Однополые цветки с сильно редуцированным околоцветником собраны в тычиночные или пестичные головчатые соцветия на поникающих цветоносах. Мужские цветки имеют 3–4 тычинки с крупными щитовидными связниками, составляющими как бы внешнюю оболочку мужской головки. Женские цветки состоят из 5–9 совершенно свободных плодолистиков очень примитивного вида. Плоды — многоорешки. Все виды платанов — растения реликтовые, в прошлом они были распространены значительно шире.

Представители семейства **гамамелисовых (Hamamelidaceae)** — кустарники или деревья с колосовидно или головчато собранными цветками, часто сохраняющими двойной околоцветник. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков. Плоды — коробочки, иногда сростающиеся в головчатые соплодия (*Liquidambar*¹). Среди представителей семейства много декоративных парковых растений. Из них у нас более известны: американский вид — ликвидамбар смолоносный (*Liquidambar styraciflua*) — красивое крупное дерево парков юга России и невысокое довольно холодостойкое деревце — гамамелис вирджинский (*Hamamelis virginiana*), также происходящий из Северной Америки и обильно цветущий поздней осенью после опадания листьев. Большинство гамамелисовых дает качественную древесину. Среди них выделяется парротия персидская, или железное дерево (*Parrotia persica*), встречающееся только на южном побере-

жье Каспийского моря. Гамамелис вирджинский используется как лекарственное растение в научной медицине ряда стран и в гомеопатии.

ПОРЯДОК ЭВКОММИЕВЫЕ — EUCOMMIALES

Включает единственное одноименное семейство с единственным родом и одним видом эвкоммия вязолистная (*Eucommia ulmoides*).

Эвкоммия вязолистная — двухдомное дерево до 15–20 м выс. родом из Китая, довольно широко культивируемое в виде поросле-кустового растения в южных районах европейской части России и на Кавказе. Листья цельные, простые, очередные. Цветки на коротких осях, одиночные, без околоцветников. Гинецей одногнездный, псевдомонокарпий. Плод крылатый псевдомонокарпный. В коре имеются членистые млечники, содержащие гуттаперчу, которая растягивается в виде бесцветных нитей на изломе. В медицине Китая, России и ряда стран Западной Европы используются препараты из коры этого дерева как довольно эффективное гипотензивное средство.

ПОРЯДОК ОРЕХОВЫЕ — JUGLANDALES

Порядок включает лишь одно семейство — ореховые.

К семейству ореховых (**Juglandaceae**) относится 7 родов и около 60 видов, встречающихся в тропических, субтропических и умеренно теплых районах Евразии и Америки. К ореховым относится всем известный грецкий орех (*Juglans regia*, рис. 245), его нередко выращивают на юге Европейской России ради ценных плодов. На Дальнем Востоке встречается орех маньчжурский (*J. mandshurica*). Ореховые — листо-

¹ Род *Liquidambar* иногда включают в семейство *Altingiaceae*.

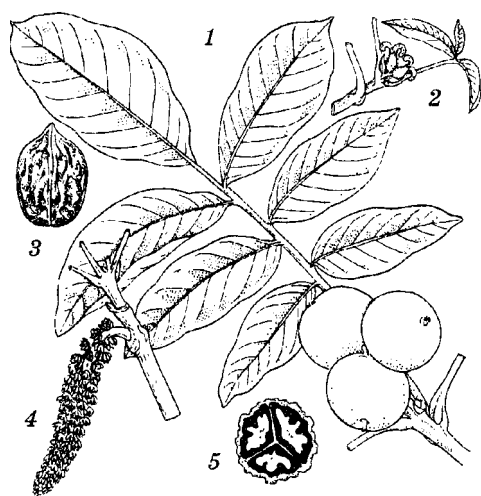


Рис. 245. Ореховые. Грецкий орех (*Juglans regia*):

1 — ветка с плодами, 2 — женское соцветие, 3 — плод (без экзо- и мезокарпиев), 4 — мужское соцветие, 5 — плод в разрезе

падные деревья с крупными непарно-перистосложными, часто ароматическими листьями. Их однодомные, раздельнополые, мелкие, невзрачные цветки собраны в однополых соцветиях: мужские в сережковидных тирсах, а женские — небольшими группами или поодиночке. В основе соцветий — дихазии, редуцированные до 1 цветка. Околоцветник отсутствует или сильно редуцирован. Тычинок от 2 до 100. Псевдомонокарпный гинецей состоит из 2 плодолистиков. Односемянный плод — псевдомонокарпная костянка, с кожистым экзокарпием, иногда крылатый, например, у встречающейся на Кавказе птерокарии ясенелистной, или лапины (*Pterocarya fraxinifolia*). Кроме ценных плодов, многие ореховые, особенно виды рода орех, дают ценную поделочную древесину, другие виды нередко выращивают как декоративные деревья садов и парков.

ПОРЯДОК БУКОВЫЕ — FAGALES

Порядок насчитывает два семейства — буковые и березовые, которые иногда выделяются в 2 самостоятельных монотипных порядка.

Семейство буковые (Fagaceae) включает около 950 видов, относящихся к 8 родам. В странах СНГ известны 27 естественно произрастающих и культивируемых видов из 3 родов. Представление о внешнем облике буковых дает дуб обыкновенный (*Quercus robur*), образующий широколиственные леса Европы. Распространены буковые, главным образом, в умеренной зоне северного полушария и лишь немногие виды южных буков обитают южнее экватора. В ряде типов леса буковые являются доминантами. В частности, они очень обычны в Предкавказье и Приморье.

Почти все буковые — крупные листопадные или вечнозеленые деревья с плотной ценной древесиной, много реже кустарники или даже кустарнички. Листья у них очередные, простые, кожистые, с рано опадающими прилистниками. Цветки раздельнополые, обычно в сережковидных и головчатых тирсах, где парциальным соцветием являются дихазии, редуцированные иногда до 1 цветка. Отдельные женские дихазии окружены обычно чешуйчатой, бугорчатой или шиповатой чашевидной оберткой, или плюской, образованной видоизмененными конечными стерильными ветвями соцветия. Околоцветник простой, невзрачный, из 4–7 долей. Тычинки свободные, а их число обычно в 2 раза превышает число листочков околоцветника. Ценокарпный гинецей состоит почти всегда из 3 плодолистиков, образующих 3-гнездную завязь, несущую в каждом гнезде 2 семязачатка, однако из всех семязачатков завязи раз-

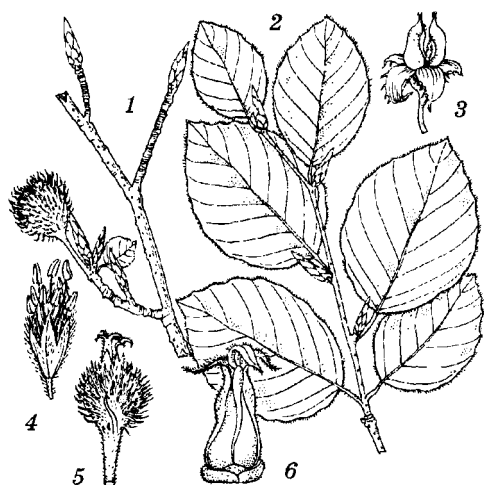


Рис. 246. Буковые. Бук лесной (*Fagus sylvatica*):

1 — побег с плодами, 2 — побег с листьями, 3 — зрелые плоды, 4 — мужской цветок, 5 — женское соцветие, 6 — женский цветок

живается только один. Опыляются цветки почти всегда ветром.

Примеры формул цветков:

бук лесной (*Fagus sylvatica*, рис. 246):

мужской цветок — $\ast \text{ } \overset{\circ}{\text{P}}_{(4-6)} \text{A}_{8-12} \text{G}_{0^1}$

женский — $\ast \text{ } \text{P}_{6^0} \text{A}_0 \text{G}_{(3), \text{ или } (1)}$

Плод буковых — псевдомонокарпий, односемянный орех, полностью или частично окруженный одревесневающей плоской, называемый желудем. Распространяют желуды, главным образом, животные, для которых они нередко служат основой пищевого рациона. Многие виды буковых доживают до 500 лет и более.

Буковые богаты таннидами, найдены тритерпены и флавоноиды. Плоды некоторых из них съедобны.

Жареные и печеные плоды каштана настоящего (*Castanea sativa*) — общеизвестный деликатес. Кора и листья многих дубов богаты дубильными веществами, а галлы, образующиеся на листьях дуба красильного (*Q. infectoria*) при повреждении их личинками насекомых, служат источником медицинского танина. Дуб пробковый (*Q. suber*), распространенный в Западном Средиземноморье, дает высококачественную пробку. В медицине, помимо галлов, довольно широко, как вяжущее средство используется кора дуба черешчатого.

Семейство березовые — Betulaceae. Семейство включает 6 родов и около 200 видов, распространенных почти исключительно в умеренных широтах северного полушария. В странах СНГ произрастает 122 вида, относящихся к 6 родам. Виды березы (*Betula*) и ольхи (*Alnus*), особенно березы повислая (*B. pendula*) и пушистая (*B. pubescens*), ольхи серая (*A. incana*, рис. 247) и клейкая (*A. glutinosa*), — самые обычные древесные породы севера России. Эти листопадные деревья и кустарники образуют на территории России обширные, так называемые мелколиственные леса. Отдельные виды берез, например, береза карликовая (*Betula nana*), доминируют в кустарниковой тундре. Лишь немногие представители семейства заходят в высокогорья тропических широт Азии и Америки. Не менее известен также орешник, или лещина обыкновенная (*Corylus avellana*), культурные сорта которого дают орехи фундук. Листья березовых цельные, с рано опадающими прилистниками, обычно железисто опушенные. Для многих берез характерна поперечно отслаивающаяся кожистая кора, или береста, цвет которой обусловлен

белым порошкообразным веществом — бетулином, содержащимся в клетках коры. Цветение часто очень раннее, нередко до распускания листьев, что способствует анемофилии (ветроопылению). Пыльца очень обильная и разносится ветром. Цветки мелкие, невзрачные, раздельнополые, но однодомные. Околоцветник простой, из 4 долей или отсутствует вовсе. Мужские цветки с 2–4 тычинками собраны в висячие сережковидные, а женские — в небольшие шишковидные тирсы. И женские, и мужские соцветия состоят из дихазиев, редуцированных иногда до 1–2 цветков. Прицветники женских цветков часто срастаются, образуя кроющую чешую дихазия. Иногда эта чешуя массивная и деревянистая, как у ольхи. В других случаях срастающиеся чешуи разрастаются в кожистую плюску, охватывающую плод, как это происходит у лещины. Гинецей псевдомонокарпный, состоит из 2 плодолистиков, образующих одногнездную завязь с длинными рыльцами. Опыляются цветки ветром, чему способствует раннее цветение, наступающее часто еще до распускания листьев. В завязи развивается только 1 семязачаток.

Примеры формул цветков:

береза повислая (*Betula pendula*):

мужской — $\ast \text{ } \text{P}_{(2)} \text{A}_2 \text{G}_0$

женский — $\ast \text{ } \text{P}_0 \text{A}_0 \text{G}_{(2)} \text{, или } (1)$

Плод — псевдомонокарпий (орех), нередко с пленчатыми крыловидными выростами по бокам. Распространяются плоды ветром (анемохория), а у лещины их растаскивают различные животные, запасующие орехи впрок (один из видов зоохории).

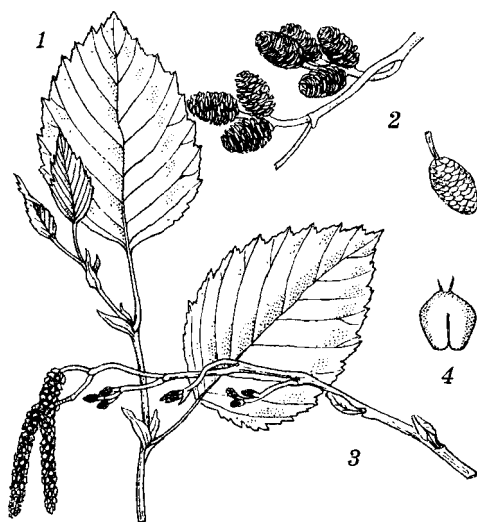


Рис. 247. Березовые. Ольха серая (*Alnus incana*):

1 — побег с листьями, 2 — зрелые и незрелая «шишки», 3 — побег с женскими и мужскими соцветиями, 4 — плод

У представителей березовых найдено много фенольных соединений различных групп (мирицитин, дельфинидин, элаговая кислота и т. д.), а также терпеноиды, такие как лупеол и бетулин. Последний, несомненно, обладает противоопухолевой активностью и нуждается в дальнейшем изучении. Большинство березовых дает качественную древесину, используемую в столярно-мебельном производстве, для различной переработки и как топливо. Древесина медвежьего ореха (*Corylus columa*), растущего в Предкавказье, а также берез карельской (*B. pendula forma carelica*), Максимовича (*B. maximowicziana*), даурской (*B. davurica*), Эрмана, или каменной (*B. ermanii*), и многих других незаменима в работе краснодеревщиков. Почки и листья берез используют в медицине как бактерицидное и желчегонное сред-

ство, а бересту — для различных кустарных поделок. Популярны многие березовые в озеленении городов и садово-парковом хозяйстве. Соплодия ольхи используются в медицине, в качестве вяжущего средства.

ПОДКЛАСС ДИЛЛЕНИИДЫ — DILLENIIDAE

В филогенетическом отношении дилленииды, включающие 31 порядок, 97 семейств, около 1910 родов и примерно 36 000 видов, представляют одну из центральных групп цветковых растений. У наиболее примитивных диллениид сохранились еще общие черты с представителями подкласса магнолиид. Однако большинство представителей подкласса ушло по пути специализации далеко вперед, образуя сильно разветвленную филогенетическую ветвь. Для многих из них характерен ценокарпный гинецей со сросшимися столбиками, высокая степень специализации цветка. Среди них немало травянистых форм.

ПОРЯДОК ДИЛЛЕНИЕВЫЕ — DILLENIALES

Единственное семейство диллениевые (*Dilleniaceae*) представлено 12 родами и 350 большей частью древесными видами, обитающими почти исключительно в тропиках. Их довольно крупные, обоеполые, актиноморфные цветки обладают почти всегда 5-членным двойным околоцветником, многочисленными тычинками, сросшимися в 5 пучков, и наиболее интересны своим очень примитивным апокарпным гинецеем, плодолистики которого иногда еще не вполне замкнуты. Плоды у диллениевых — многолистовки. У некоторых видов рода дилления (*Dillenia*) они окружены разрастающимися чашелистиками и образуют сочный

плод, иногда достигающий 15 см в диаметре, как у диллени индийской (*D. indica*). Этот плод, «слоновое яблоко», съедобен. Некоторые крупностовольные дилленииды дают высококачественную поделочную древесину, окрашенную в темно-красный, розовый или светло-коричневый цвет.

ПОРЯДОК ЧАЙНЫЕ — THEALES

Порядок объединяет 12 семейств, ряд из которых весьма важен в практическом отношении.

Семейство чайные (*Theaceae*) включает 24 рода и около 560 видов, довольно близких к диллениевым и сохраняющих еще многие примитивные черты, особенно в строении древесины. В СНГ нет ни одного естественно произрастающего представителя чайных, но чайное дерево (*Camellia sinensis*, или *Thea sinensis*, рис. 248) широко культивируется в Закавказье, Краснодарском крае и некоторых странах Центральной Азии в виде кустарниковой культуры.



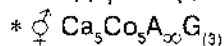
Рис. 248. Чайные. Чайное дерево (*Camellia sinensis*);

1 — побег с цветками, 2 — побег с плодами

Все чайные — деревья или кустарники, широко распространенные в тропиках с относительно немногими представителями в субтропических районах. Листья их цельные, простые, часто кожистые, без прилистников. Цветки у них, как правило, одиночные, довольно крупные, актиноморфные, обоеполые. Околоцветник нередко ярко окрашенный, обычно двойной, но чашечка и венчик иногда нечетко отграничены друг от друга. Число долей околоцветника варьирует от 5 до 16. Обычно имеются прицветники, зачастую сходные с чашелистиками, так называемая перула. Тычинки многочисленные, свободные или объединенные различным образом. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 3–5 плодolistиков, завязь верхняя, трех-, пятигнездная. Столбики свободные или сросшиеся.

Пример формулы цветка:

чайное дерево (*Camellia sinensis*) —



Чайные — перекрестноопыляемые растения. Опылители — пчелы, осы, мухи, иногда муравьи и жуки.

Плод ценокарпный: коробочка или ягода, нередко с сохраняющимися при основании долями околоцветника и видоизмененными прицветными листьями. Семена, как правило, без эндосперма, с прямым или согнутым зародышем. Изученные виды содержат алкалоиды и дубильные вещества. Найдены также сапонины тритерпеновой природы и эфирные масла. 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, выращиваются в Индии, Республике Шри-Ланка и в Китае. Среди европейских стран к традиционным его потребителям относятся Англия и Россия.

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 любителями. Многие чайные нередко играют заметную роль в тропических и субтропических лесах, а крупноствольные их представители дают плотную и красивую древесину.

Следующие два семейства зарубежными, а иногда и российскими ботаниками, нередко объединяются на основании многих общих признаков в одно — известное под названием капельконосных — *Guttiferae*. Однако в соответствии со сложившейся традицией, принятой в ряде отечественных учебников и определителей, мы даем их как два самостоятельных таксона.

Семейство клюзиевые — *Clusiaceae*. К нему относятся в основном древесные растения. Тычинки в их цветках различным образом срастаются, а завязь обычно имеет цельное или лопастное, часто сидячее рыльце. Для большинства клюзиевых наряду с супротивными листьями очень характерно наличие в тканях белого, желтого или зеленоватого смолистого сока. В семействе много крупных деревьев, дающих качественную древесину, имеются кустарники и лианы-удушители. Плоды у клюзиевых часто сочные. К ним относится один из замечательных тропи-

ческих фруктов — мангустан (*Garcinia mangostana*), семена которого окружены сочной душистой белой мякотью очень приятного вкуса. Съедобны для человека также плоды клюзиевых из родов маммeya (*Mammea*), ридия (*Rheedia*), платония (*Platonia*) и некоторых других. Из семян многих представителей семейства получают технические и пищевые масла; смолы и камеди широко используют в народной медицине, а также как высококачественные красители.

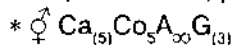
Семейство зверобойные — Hypericaceae. Семейство включает 9 родов и свыше 400 видов и довольно близко (особенно его тропические роды) к чайным. Древесные представители семейства обитают в тропиках и отчасти в субтропиках. В зоне умеренного климата наибольшее значение приобретают травянистые

формы и, прежде всего, представители рода зверобой (*Hypericum*). На территории стран СНГ известно около 50 представителей семейства, распространенных очень широко, включая пустыни и полупустыни.

Листья зверобойных супротивные простые, цельные, нередко с просвечивающими точками — вместилищами секрета, который имеет различный химический состав. Прилистники отсутствуют. Цветки обоеполые (у отечественных представителей), правильные, в щитковидных или пирамидальных тирсах. Околоцветник двойной, 5-членный, доли его свободные либо венчик или же чашечка при основании срастаются. В андроcee у зверобойных наружный круг тычинок отсутствует. Довольно часто тычинки внутреннего круга на очень ранних стадиях онтогенеза расщепляются, и в цветке мы наблюдаем полимерный андроцей, где тычинки срастаются при основании в 3–5 пучков. 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*, рис. 249) —



Цветки опыляются насекомыми.

Плод — ценокарпий: чаще всего вскрывающаяся коробочка или ягода, число семян различно. Эндосперм в семенах отсутствует, зародыш прямой, с тонкими семядолями. Семена высыпаются из вскрывающихся коробочек или разносятся ветром. У представителей семейства

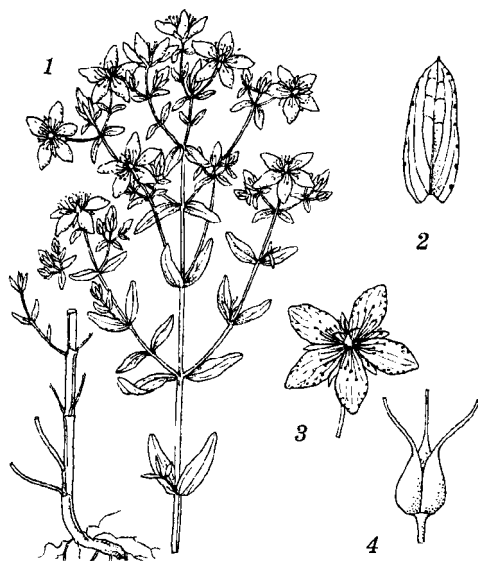


Рис. 249. Зверобойные. Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*);

1 — цветущее растение, 2 — лист, 3 — цветок, 4 — плод

найжены смолы, антраценпроизводные, флавоноиды и ксантоны.

Значительную медицинскую ценность представляют некоторые виды зверобоя: зверобой продырявленный и з. крапчатый (*H. maculatum*). Травя, заготовливаемая от этих видов, — противовоспалительное средство. Животные эти растения обычно не поедают.

ПОРЯДОК АКТИНИДИЕВЫЕ — ACTINIDIALES

Единственное семейство этого порядка **актинидиевые (Actinidiaceae)** включает 3 рода и около 300 видов, распространенных преимущественно в Юго-Восточной Азии. Наиболее известны виды актинидий, некоторые из которых, например, актинидии коломикта (*Actinidia kolomikta*, рис. 250), острая (*A. arguta*) и многодомная (*A. polygama*), встречаются в Приморье, на Сахалине и Курильских островах. Здесь эти древесные лианы образуют подчас непроходимые заросли. Многие актинидии имеют душистые и сочные съедобные плоды с исключительно высоким содержанием витамина С. Наиболее известна в этом отношении актинидия китайская (*A. chinensis*), некоторые сорта которой под названием киви почти повсеместно культивируют в субтропиках из-за их превосходных вкусовых качеств. Исключительно перспективна для селекции в качестве фруктового растения умеренной зоны России очень холодостойкая дальневосточная актинидия коломикта с кисло-сладкими ароматными продолговатыми ягодами. Кроме лиан, в семействе встречаются кустарники и небольшие деревья. Цветки пазушные, обычно 5-членные, двудомные, тычинок много или 10, гинецей ценокарпный, образованный многими

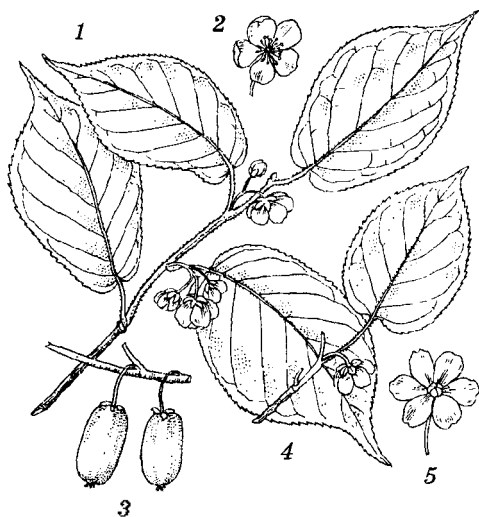


Рис. 250. Актинидиевые. Актинидия коломикта (*Actinidia kolomikta*):

1 — побег с мужскими цветками, 2 — мужской цветок, 3 — побег с плодами, 4 — побег с женским цветком, 5 — женский цветок

плодолистиками. Плод — ягода, реже коробочка. В филогенетическом отношении актинидиевые связывают порядок чайных с порядком диллениевых.

ПОРЯДОК ВЕРЕСКОВЫЕ — ERICALES

Порядок объединяет целый ряд семейств, самым крупным и наиболее известным из которых являются собственно вересковые.

Семейство вересковые (Ericaceae) насчитывает около 140 родов и более 3500 видов, распространенных по всей Земле, за исключением пустынных и степных районов. К ним относятся многие красивоцветущие кустарники и кустарнички нашей флоры, например рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum*), называемый иногда багульником, или маральником и покрывающийся еще до распускания листьев многочис-

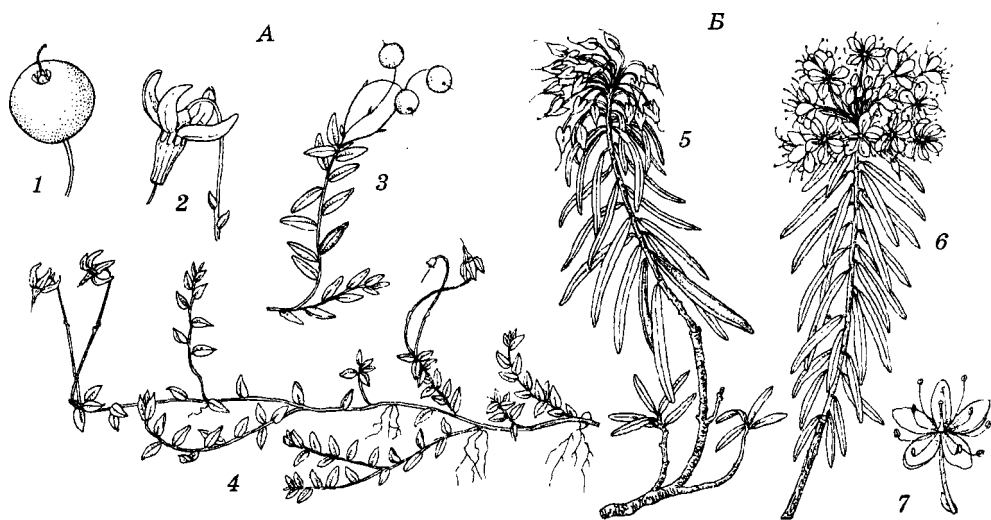


Рис. 251. Вересковые:

А — клюква болотная (*Oxycoccus palustris*): 1 — плод, 2 — цветок, 3 — часть побега с плодами, 4 — общий вид растения; Б — багульник болотный (*Ledum palustre*): 5 — фрагмент побега с плодами, 6 — фрагмент побега с цветками, 7 — цветок

ленными лиловыми цветками, создающими неповторимый колорит весенних лесов юга Сибири и Дальнего Востока. Ряд исключительно декоративных видов рододендронов, происходящих из относительно теплых горных районов Азии, садоводы называют азалиями и культивируют. Близок к рододендронам багульник болотный (*Ledum palustre*, рис. 251), имеющий приторно ароматические листья, запах которых может вызывать головную боль. Вместе с такими растениями, как болотный мирт (*Chamaedaphne calyculata*) и подбел (*Andromeda polifolia*), багульник болотный является неперенным элементом верховых сфагновых болот севера Голарктики. К вересковым относятся и многие ценные ягодные и лекарственные растения: брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*V. myrtillus*), голубика (*V. uliginosum*), клюква (*Oxycoccus palustris*, рис. 251), то-

локнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*). Менее известны — сахалинская красника, или клоповка (*Vaccinium praestans*), и кустарниковые черники, встречающиеся на Кавказе (*V. arctostaphylos*) и Курильских островах (*V. hirtum*, *V. ovalifolium*). Всего в странах СНГ естественно произрастают 66 видов, относящихся к 23 родам. Вересковые принято делить на 3 подсемейства: вересковые (*Ericoideae*), рододендроновые (*Rhododendroideae*) и брусничные (*Vaccinioideae*). Иногда брусничные выделяют в самостоятельное семейство.

Большинство вересковых предпочитают кислые почвы и имеют на корнях особый тип микоризы. Гриб образует вокруг корня мощное скопление гиф, причем тонкие боковые гифы проникают в клетки коры корня. Такой тип микоризы, возможно, способствует поселению вересковых на кислых почвах.

Вересковые — вечнозеленые или листопадные кустарники и кустарнички, редко — лазающие растения. Иногда это деревья, достигающие в теплоумеренных районах Атлантических штатов США — до 22 м высоты. Листья всегда простые очередные без прилистников, часто кожистые. У некоторых родов — эрика (*Erica*), вереск (*Calluna*) — они игловидные продольно сложенные или с завернутыми внутрь краями, что рассматривается как приспособление к существованию в засушливых местообитаниях. Подобные листья получили название *эрикоидных*. Соцветия обычно ботриоидные: кисти или зонтики, редко цветки одиночные. Цветки вересковых обоеполые, более или менее правильные, с двойным околоцветником. Имеют чаще всего 5 чашелистиков, 5 лепестков, 10 тычинок и ценокарпный гинецей, образованный 5 плодолистиками. Реже встречается 4-, 3- и 2-членный план строения цветка. Лепестки свободные или срастающиеся, образующие актиноморфный или слабо зигоморфный венчик. Для вересковых характерен нектарный диск, образованный основаниями лепестков. Тычинки очень разнообразны и часто имеют 2 характерных рожковидных выроста и пыльники, открывающиеся клапанами. Тычинки располагаются в два круга и их число в два раза превышает число лепестков. 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 многочисленны; столбик один, за-

вершающийся небольшим головчатым рыльцем.

Пример формулы цветка:

черника (*Vaccinium myrtillus*) —
 $* \overset{\circ}{\underset{\sim}{\text{Ca}}}_{(5)} \text{Co}_{(5)} \text{A}_{5+5} \text{G}_{(5)}$

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. У целого ряда древесных вересковых, обитающих в тропиках, очень красивая плотная поделочная древесина. Многие декоративные виды рододендронов (их садовое название — азалии) и эрик взяты в культуру. Многие представители родов вакциниум (*Vaccinium*) и клюква (*Oxycoccus*) дают съедобные плоды. В странах СНГ наиболее известны брусника, черника, голубика и клюква. В Северной Америке широко культивируется брусника крупноплодная (*V. macrocarpon*), известная в России нередко под названием культивируемой клюквы.

В научной медицине как мочегонное и дезинфицирующее средства используют листья и побеги толокнянки (*Arctostaphylos uva-ursi*) и брусники; трава багульника (*Ledum palustre*) считается хорошим противокашлевым средством. Обычный на западе России и в Северной Европе кустарничек — вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*) нередко образует так называемые вересковые пустоши, являющиеся прекрасными уго-

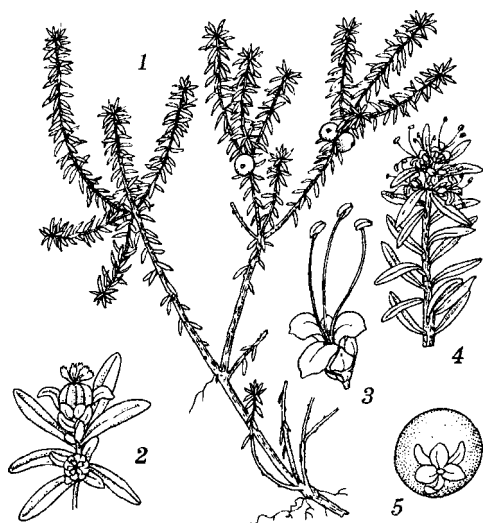


Рис. 252. Водяниковые. Водяника черная (*Empetrum nigrum*):

1 — общий вид женского экземпляра, 2 — фрагмент женского побега, 3 — мужской цветок, 4 — фрагмент мужского побега, 5 — плод

дьями для медосбора. Вереск — национальный цветок Шотландии.

Семейство водяниковые (*Empetraceae*) включает 3 рода и 5–6 видов. К ним относится обыкновенный полегающий кустарничек тундр и верховых болот России — водяника (*Empetrum nigrum*, рис. 252), известная также как вороника, или шикша. Черные водянистые сладковатые ягоды этого растения используются в народной медицине, их едят также многие северные животные. Водяника (*Empetrum*) — классический биполярный род. Виды водяники живут в холодных и умеренно холодных приполярных областях Земли.

ПОРЯДОК ПЕРВОЦВЕТНЫЕ — PRIMULALES

Порядок включает 4 семейства, наиболее известное из которых семейство первоцветные.

Семейство первоцветные — *Primulaceae*. Распространены первоцветные, главным образом, в горных и умеренных районах северного полушария и объединяют 30 родов и около 1000 видов. В странах СНГ встречается 166 видов, относящихся к 18 родам. Обычно это корневищные или розеткообразующие травы, наряду с которыми встречаются однолетники, клубнеобразующие эфемероиды, погруженноводные и даже кустарничковые подушковидные формы. Свое название первоцветные получили из-за раннего цветения большинства представителей крупнейшего и наиболее известного рода примула, или первоцвет (*Primula*), популярного декоративного растения открытого грунта. Желтые цветки первоцвета весеннего, или баранчиков (*Primula veris*) украшают весенние луга средней России. Позднее на сыроватых луговинах зацветает другой обычный представитель первоцветных нашей флоры — вербейник монетолистный, или луговой чай (*Lysimachia nummularia*, рис. 253). В еловых лесах таежной зоны обычен седмичник европейский (*Trientalis europaea*) с белыми звездчатыми цветками.

Листья первоцветных простые, без прилистников, очередные, супротивные, реже мутовчатые или в прикорневой розетке, нередко, как и стебель, покрытые железистыми волосками. Актиноморфные обоеполые цветки собраны в разнообразного вида тирсы, иногда видоизмененные в зонтиковидные соцветия, изредка одиночные. Околоцветник двойной, обычно пятичленный; чашечка сростнолистная, венчик сростнолепестный. К трубке венчика напротив лепестков прирастают нитями 5 тычинок. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 5 плодolistиков, об-

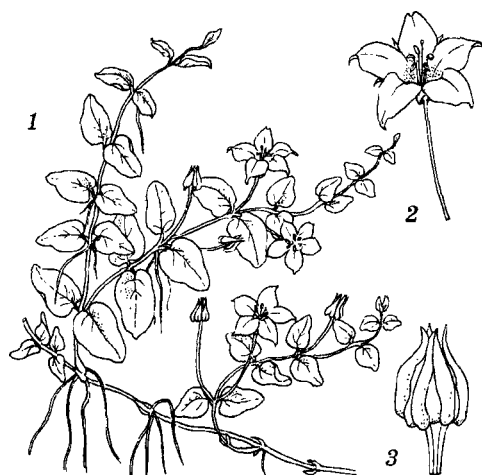


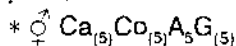
Рис. 253. Первоцветные. Вербейник монетолистный (*Lysimachia nummularia*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок, 3 — плод

разующих 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 весенний (*Primula veris*) —



Плод — ценокарпий: коробочка открывается на верхушке зубчиками или крышечкой, представляя в этом случае так называемую крыночку. Семена некоторых первоцветов и цикламенов имеют мясистые придатки, привлекательные для муравьев. Многие первоцветные, особенно

первоцвет весенний и вербейник монетолистный, содержат витамин С и используется в научной и народной медицине. Наряду с примулами в комнатном цветоводстве очень популярен цикламен персидский¹ (*Cyclamen persicum*), многочисленные сорта которого обладают крупными, очень красивыми, разнообразно окрашенными цветками.

ПОРЯДОК ЭБЕНОВЫЕ, ИЛИ ХУРМОВЫЕ — EBENALES

К этому порядку, родственному первоцветным и объединяющему около 75 родов и до 1700 видов, относятся семейства — собственно эбеновые (*Ebenaceae*), стираксовые (*Styracaceae*), симплоковые (*Symplocaceae*), и сапотовые (*Sapotaceae*). Многие представители порядка обладают плотной древесиной, жесткими листьями, мелкими невзрачными актиноморфными цветками и сочными ягодовидными, редко сухими плодами. В основном это вечнозеленые деревья, играющие большую роль в сложении тропических лесов. Среди них ряд тропических видов рода эбен, или хурма (*Diospyros*), из семейства эбеновых дает ценнейшую поделочную древесину, так называемый черный эбен. Один из видов этого рода — хурма обыкновенная (*Diospyros lotus*, рис. 254) — довольно обычен на Кавказе, заходя по Черноморскому побережью на территорию России. Другой вид хурмы — хурма восточная (*D. kaki*, рис. 254) — издавна известен своими плодами, обладающими превосходными вкусовыми качествами. В настоящее время известно значительное число сортов этого фруктового дерева, многие из которых культивируют на Черноморском побережье

¹ Отметим интересный факт: у представителей рода цикламен 1 семядоля.

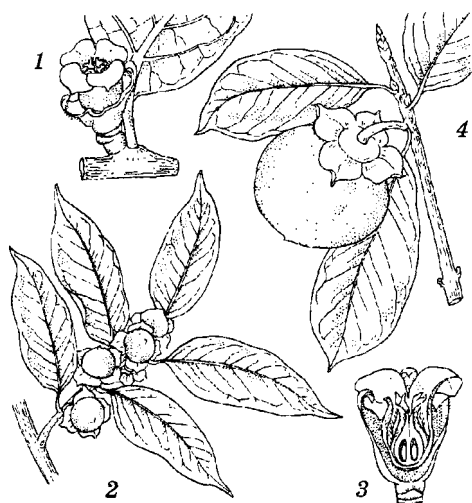


Рис. 254. Эбеновые:

1 — хурма обыкновенная (*Diospyros lotus*), фрагмент побега с цветком, 2 — фрагмент побега с плодами, 3 — цветок (поперечный разрез); 4 — хурма восточная (*D. kaki*), фрагмент побега с плодом

России. Очень прочную ценную древесину дают также и многие представители сапотовых, а из их сока получают натуральную гуттаперчу. Плоды сапотовых играют большую роль в питании ряда обитателей тропического леса. Многие виды этого семейства, например саподилла (*Manilkara zapota*), поутерия (*Pouteria sapota*) и др., дают замечательные тропические фрукты. Плоды симплоковых охотно поедают дикие животные, а из древесного сока стираксовых получают ароматические смолы. Некоторых декоративных представителей стираксовых, например стиракс обассию (*Styrax obassia*) и халезию каролинскую (*Halesia carolina*), культивируют на Черноморском побережье Кавказа.

ПОРЯДОК ФИАЛКОВЫЕ — VIOLALES

Порядок объединяет 15 семейств, из которых во флоре России

и сопредельных стран наибольшее значение имеют представители семейства фиалковых.

Семейство фиалковых — Viola-ceae. Семейство включает 29 родов объединяющих около 900 видов. В странах СНГ обитает 115 видов рода фиалка (*Viola*). Представители семейства распространены по всему миру. Это деревья (в тропиках), кустарники, лианы и травы. 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 по 5, свободных. У фиалок один из лепестков 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 (*Viola riviniana*) —



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 нескрывшихся цветков (бутонов). Семена раз-



Рис. 255. Фиалковые. Фиалка трехцветная (*Viola tricolor*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок (вид сбоку), 3 — плод (зрелый)

брасываются в момент раскрытия коробочки и часто затем разносятся муравьями (мирмекохория). 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*, рис. 255) находят применение в отечественной научной медицине.

Семейство страстоцветные (*Passifloraceae*). Включает 16 родов и до 600 видов, встречающихся большей частью в тропической Америке и Африке. У нас же оно извест-

но в основном по страстоцвету голубому (*Passiflora caerulea*, рис. 256), или пассифлоре, — комнатному или оранжерейному декоративному лазающему растению. Выращивают в декоративных целях и некоторые другие виды этого рода. Цветки страстоцветов удивительны и неповторимы из-за своеобразного строения тычинок, долей рыльца, вынесенной на гинофоре завязи и часто двойной, сильно рассеченной по краю, крупной колонки при наличии двух кругов крупных сегментов околоцветника. Их несколько странное название «цветки страстей Господних» было дано ранними миссионерами, в религиозном сознании которых отдельные органы необычного цветка были образно отождествлены с орудиями пыток Иисуса Христа. На самом же деле крупный, ярко окрашенный и очень нарядный цветок страстоцветов отнюдь не производит зловещего впечатления, а напоминает скорее пышный державный орден. Недаром его называли еще



Рис. 256. Страстоцветные. Страстоцвет голубой (*Passiflora caerulea*):

1 — общий вид, 2 — плод в разрезе

кавалерской звездой. Плоды страстоцветов съедобного (*P. edulis*) и язычкового (*P. ligularis*) съедобны.

Очень близко к страстоцветным семейство **харииковые**, или **папайевые** (*Caricaceae*), включающее 4 рода и 30 видов, распространенных от Мексики до Чили. К этому семейству относится широко распространенное в культуре пищевое растение тропиков — дынное дерево (*Carica papaya*). Ствол этого, обычно двудомного, быстрорастущего, но очень недолговечного растения не ветвится (или ветвится очень слабо) и фактически не одревесневает, а цветки и листья располагаются прямо на стволе у его верхушки. Продолговатые плоды иногда достигают 2–3 кг и по вкусу отдаленно напоминают дыню. Они содержат большое количество протеолитического фермента — папаина и являются ценнейшим продуктом диетического питания. В настоящее время насчитывают более 1000 сортов этой культуры.

ПОРЯДОК ИВОВЫЕ — SALICALES

Порядок включает единственное семейство ивовые.

Семейство ивовые — Salicaceae. Семейство объединяет 400–420 древесных и кустарниковых видов, относящихся к трем родам: ива (*Salix*, 350–370 видов), тополь (*Populus*, 50–60 видов) и чозения (*Chosenia*, 1 вид). В странах СНГ встречается 210 видов ивовых, относящихся ко всем трем родам. Подавляющее большинство ивовых встречаются, главным образом, в умеренных и холодных областях северного полушария. Многие ивы (*Salix*) — обыкновенные кустарники, реже небольшие деревья умеренной Евразии, проникающая далеко в Арктику и высоко в горы, они принимают облик кустарничков. На юге России в поймах рек

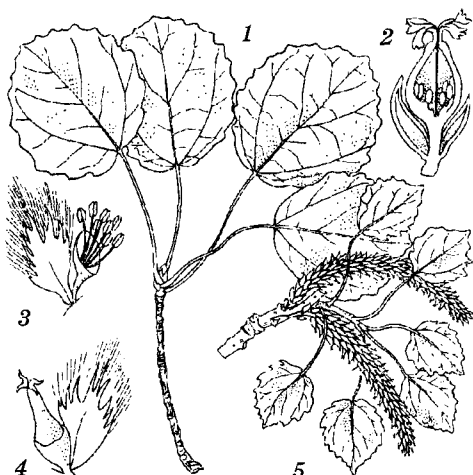


Рис. 257. Ивовые. Осина обыкновенная (*Populus tremula*):

1 — побег с листьями, 2 — женский цветок в разрезе, 3 — мужской цветок, 4 — женский цветок, 5 — побег с женскими сережками

обычны леса из ивы белой, или ветлы (*S. alba*). Ближайшие родственники ив — тополя (*Populus*); их часто используют для озеленения городов. Один из тополей — осина обыкновенная (*P. tremula*, рис. 257) — важнейшая лесообразующая порода на севере России. Чаще других в городских посадках встречаются тополя лавролистый (*P. laurifolia*), душистый (*P. suaveolens*), бальзамический (*P. balsamifera*) и некоторые другие, большей частью сложного гибридного происхождения. На юге России в культуре распространены пирамидальные формы тополей афганского (*P. afganica*) и черного, или осокоря (*P. nigra*). На северо-востоке Азии, в том числе в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, по речным галечникам встречается и единственный представитель третьего рода ивовых — чозения арбутолистная (*Chosenia arbutifolia*).

Ивовые — листопадные растения. Их листья простые, цельные, очередные, с прилистниками. Все ивовые двудомны, их сильно редуцированные цветки собраны в колосовидные или кистевидные опадающие ботриоидные соцветия, называемые обычно сережками. Предельно упрощенный бокальчатый околоцветник есть лишь у тополей. У ив околоцветника нет совсем и сохраняются лишь 1–3 маленьких нектарника.

Андроцей у ив состоит из 1–6 свободных тычинок, у тополей — из 6–40. Гинецей ценокарпный, сросшийся у ив из 2, а у тополей из 2–4 плодолистиков. Завязь одногнездная со многими семязачатками. Столбик очень короткий, завершающийся двумя рыльцами, которые у тополей часто окрашены.

Примеры формул цветков:

ива козья (*Salix caprea*, рис. 258):

мужской — $\ast \sigma^{\circ} P_0 A_2 G_0$;

женский — $\ast \text{♀} P_0 A_0 G_{(2)}$

Плод — ценокарпий: вскрывающаяся по швам коробочка. Семена многочисленные, относительно мелкие, без эндосперма, с прямым маленьким зародышем, снабженные хохолком из тонких волосков.

Известный тополиный пух — семена, вылетевшие из вскрывшихся коробочек.

Тополя — ветроопыляемые растения, у ив опыление часто осуществляется насекомыми, которых привлекает нектар, выделяемый мелкими 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 флаво-

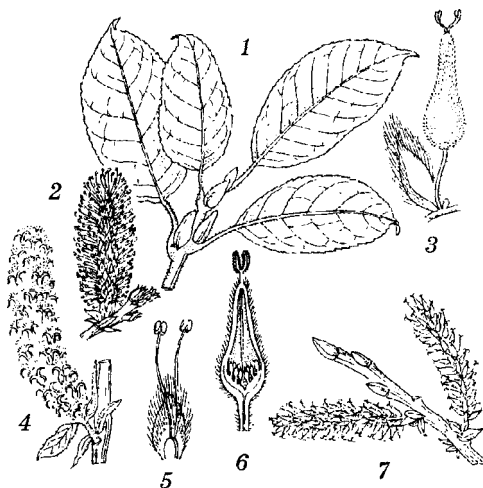


Рис. 258. Ивовые. Ива козья (*Salix caprea*):

1 — фрагмент побега с листьями, 2 — мужская сережка, 3 — женский цветок, 4 — женская сережка (зрелые плоды), 5 — мужской цветок, 6 — женский цветок (в разрезе), 7 — фрагмент побега с женскими сережками

ноиды. 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 качества.

Ивы успешно используют для закрепления подвижных грунтов и берегов водоемов, а их побеги и листья служат кормом для диких и домашних травоядных животных.

Почки тополя черного (*P. nigra*) применяют в научной медицине как противоревматическое средство.

ПОРЯДОК ТАМАРИСКОВЫЕ — TAMARICALES

Порядок включает два небольших, примерно равных по объему и очень близких между собой **семейства** — **тамарисковых**, или **гребен-**

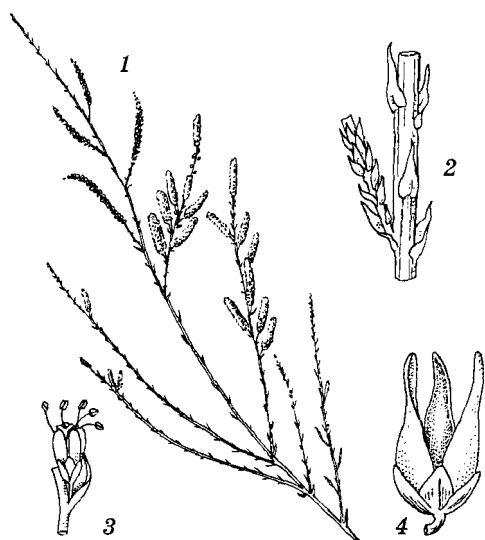


Рис. 259. Тamarисковые. Тamarиск (гребенщик) многоветвистый (*Tamarix ramosissima*):

1 — побег с соцветиями, 2 — фрагмент побега с листьями (увел.), 3 — цветок, 4 — зрелый плод

щиковых (*Tamaricaceae*) и франкениевых (*Frankeniaceae*), объединяющих 7 родов и около 200 видов. Почти все они приспособились к обитанию в сильно засоленных аридных областях и обладают хорошо развитой корневой системой. Франкениевые в основном многолетние травы или кустарнички с супротивными листьями, а тамарисковые — кустарники и деревья до 15–25 м высотой, для которых характерно очередное листорасположение. Листья почти всегда мелкие, чешуевидные, а у некоторых пустынных видов тамариска, или гребенщика (*Tamarix*), отсутствуют вовсе. Обычно ярко окрашенные мелкие цветки расположены одиночно или собраны в кисти. Околоцветник двойной, почти всегда по 4–5 свободных или сросшихся листочков в каждом кругу. Тычинок чаще 4–10,

они свободные или срастаются основаниями. Гинецей из 2–5 плодолистиков, образующих верхнюю завязь со свободными или наполовину сросшимися столбиками. Плод — коробочка. Многие представители тамарисковых и франкениевых исключительно устойчивы к высокой засоленности почвы. Некоторые виды из родов франкения (*Frankenia*), мирикария (*Myricaria*), тамариска, или гребенщика (*Tamarix*), вполне обычны на юге Европейской России и Сибири, где встречаются на солончаках, речных галечниках, по берегам морей и соленых озер. Все они имеют определенное пастбищное значение, а ветви и стволы тамариска в безлесных районах находят разнообразное хозяйственное применение. Представители порядка используются в народной медицине, а галлы, образующиеся на ветвях тамариска многоветвистого (*T. ramosissima*, рис. 259), могут служить для получения таннина. В пустынных районах виды тамариска успешно используют для закрепления подвижных грунтов, а нередко выращивают и в качестве неприхотливых декоративных растений с ажурной голубоватой полупрозрачной кроной.

ПОРЯДОК ТЫКВЕННЫЕ — CUCURBITALES

Включает единственное семейство тыквенные (*Cucurbitaceae*).

Семейство тыквенные — Cucurbitaceae. Семейство объединяет около 700 видов и примерно 90 родов. В странах СНГ только 29 естественно растущих (4 вида главным образом во флоре Российского Дальнего Востока) и культивируемых видов, относящихся к 5 родам.

Тыквенные обычны во влажных и умеренно сухих тропиках Азии, Африки и Америки. Лишь единичные

виды тыквенных в своем естественном распространении достигают умеренных широт, но тем не менее семейство хорошо всем знакомо благодаря своим культурным представителям. К ним относятся многочисленные сорта арбуза, тыквы, дыни, огурца, кабачка, патиссона и т. д. Культура их уходит в глубину веков, и в настоящее время родину многих из них установить можно лишь предположительно. Предки культурного огурца посевного (*Cucumis sativus*, рис. 260) происходят, по видимому, из засушливых районов Индостана. Сейчас это один из наиболее распространенных овощей во всем мире, незрелые плоды которого в свежем или консервированном виде традиционно пользуются заслуженной популярностью. К роду огурец относится также дыня (*Cucumis melo*), происходящая из засушливых областей Азии, где и сейчас выращивают лучшие ее сорта. Прекрасные урожаи на юге России, особенно в Астраханской области, дают десертные сорта арбуза съедобного (*Citrullus lanatus*). Этот вид, у которого в диком виде чаще развиваются плоды с горькой мякотью, происходит из пустынных областей Юго-Западной Африки.

Многочисленные сорта выращиваемых у нас тыкв, к которым, кстати, относятся и кабачки с патиссонами, выведены главным образом на основе американского вида — тыквы обыкновенной (*Cucurbita pepo*). Большое число менее известных представителей семейства, в том числе из родов момордика (*Momordica*), трихозантес (*Trichosanthes*), чайот (*Sechium*) и др., культивируют в тропиках и субтропиках, причем не всегда только из-за съедобных плодов, но и ради клубней, также употребляемых в пищу, как, например, у

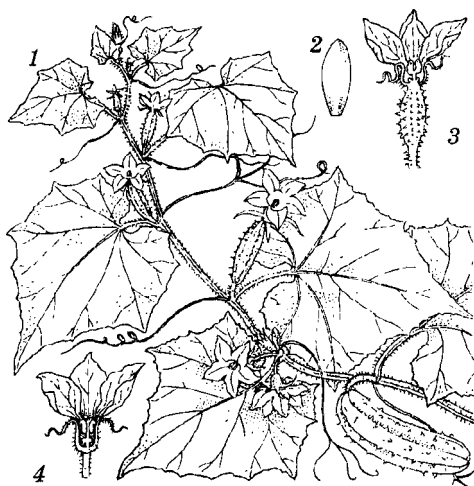


Рис. 260. Тыквенные. Огурец посевной (*Cucumis sativus*):

1 — фрагмент побега с цветками и плодами, 2 — семя, 3 — поперечный разрез женского цветка, 4 — поперечный разрез мужского цветка

чайота (*S. edule*). Зрелые плоды лагенарии, горлянки, или иначе посудной тыквы (*Lagenaria siceraria*), по настоящее время используют для изготовления разнообразной дешевой посуды, а из волокнистых плодов люффы цилиндрической (*Luffa cylindrica*) и люффы гранистой (*L. acutangula*) делают мочалки, стебли и волокна плодов применяют для плетения и иных хозяйственных нужд.

Почти все тыквенные — лиановидные травы. Очень редко это ксерофитные колючие пустынные кустарники, как, например, южноафриканский акантосициос ошетиновый (*Acanthosicyos horridus*), или даже небольшие толстостебельные деревья вроде дендросициоса сокотранского, или огуречного дерева (*Dendrosicyos socotranus*), с острова Сокотра.

Листья очередные, обычно простые, с пальчатым жилкованием.

Супротивно каждому листу от того же узла отходит ветвистый или неветвистый усик побегового происхождения, слегка закручивающийся вокруг какой-либо опоры.

Цветки пазушные, одиночные или в сильно редуцированных цимоидах, актиноморфные или зигоморфные, раздельнополые; растения обычно однодомные, реже двудомные. Околоцветник двойной, чаще пятичленный, чашечка более или менее сростнолистная, венчик сростнолепестный. Андроей в мужских цветках обычно состоит из 5 тычинок, прикрепленных к гипантию, 4 из них срастаются попарно нитями. В женских цветках тычинки редуцированы. Гинецей ценокарпный, образован, как правило, сросшимися плодолистиками. Завязь нижняя, одногнездная, с тремя постенными плацентами. Семязачатки обычно многочисленны. Столбики срастаются, но число рылец соответствует числу плодолистиков.

Примеры формул цветков:

тыква обыкновенная (*Cucurbita pepo*):

мужской — $\ast \sigma \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{(5)} \text{A}_{(2)+(2)+1} \text{G}_{(0)}$

женский — $\ast \varphi \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{(5)} \text{A}_{(3)} \text{G}_{(3)}$

Тыквенные насекомоопыляемые растения. Насекомых привлекает нектар и обильная пыльца мужских цветков. Плод — ценокарпий; у наших тыквенных — это особая разновидность толстостенной ягоды, редко плод — настоящая ягода или корбочка.

Плоды большинства тыквенных охотно поедают разные животные, способствуя их распространению. В плодах бешеного огурца (*Ecballium elaterium*), сорняка юга Европейской России, к моменту созревания воз-

никает сильное избыточное давление. Совершенно зрелые плоды, внешне сходные с огурцами, при легком прикосновении внезапно отрываются от плодоножки и с треском «выплывают» через образовавшееся отверстие слизистое содержимое и семена иногда более чем на 10 м вокруг себя. Столь эффектное зрелище полностью оправдывает название растения. Кроме бешеного огурца, к тыквенным у нас относятся сорняки — бривия белая (*Bryonia alba*) и эхиноцистис лопастный (*Echinocystis lobata*), сравнительно недавно занесенный из Северной Америки.

Многие тыквенные содержат курбитацены — вещества тритерпеноидного характера, обладающие разнообразным физиологическим действием. Семейство, как говорилось выше, 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 1,5 млн га, из которых больше половины приходится на страны СНГ. Из бахчевых на первом месте стоит арбуз. Второе важное бахчевое растение — дыня.

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*) по-

ставляет человечеству своеобразный продукт — растительную губку, являющуюся волокнистым остовом сухого зрелого плода. Главный мировой производитель и экспортер люффы — Япония.

Семена тыквы применяют в научной медицине как глистогонное средство.

ПОРЯДОК БЕГОНИЕВЫЕ — *BEGONIALES*

В этот порядок входят два семейства, наиболее известное из них семейство бегониевые.

Семейство бегониевые (*Begoniaceae*) включает 5 родов и более 1000 видов, встречающихся очень широко, но ограниченных в своем распространении тропиками и субтропиками. Наиболее известен род бегония (*Begonia*, рис. 261), представители которого исключительно разнообразны. Эти многолетние травы, а изредка и кустарники часто ведут наскальный или эпифитный образ жизни, иногда приобретают облик лианы, а в условиях сезонного климата образуют клубни и становятся эфемероидами. Замечательно декоративные пестрые листья бегоний обычно асимметричны, ярко окрашены антоцианами и несут разнообразное опушение. Многие виды, например, бегонии королевская (*Begonia rex*) и металлическая (*B. metallica*), — излюбленные теневыносливые комнатные растения. Клубневые гибридные бегонии с очень привлекательными пурпурными глянцевыми листьями и яркими цветками часто высаживают в открытом грунте для создания садово-парковых и газонных композиций. Цветки бегониевых, собранные в пазушные кистевидные соцветия, обычно зигморфные, однополые, околоцветник состоит из 2–4 ярко окрашенных свободных листочков, не дифферен-

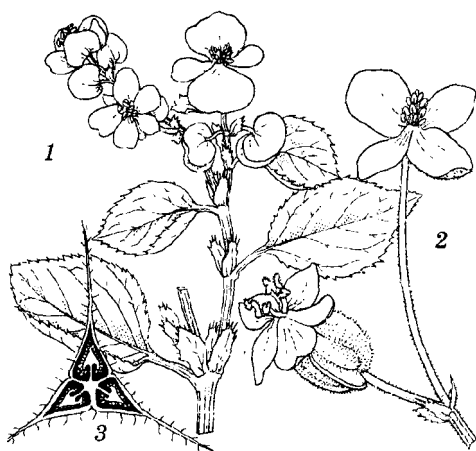


Рис. 261. Бегониевые. Бегония гибридная (*Begonia* × *hortensis*):

1 — часть побега с цветками и листьями, 2 — фрагмент побега с женскими и мужскими цветками, 3 — поперечный разрез завязи

цированных на чашечку и венчик, но часто расположенных парами, внутренняя из которых всегда мельче наружной. Тычинок много, и иногда они срастаются в колонку. Ценокарпный гинецей почти всегда состоит из 3 плодолистиков, образующих нижнюю, часто крылатую 3-гранную завязь. Плод у бегониевых — крылатая коробочка, реже ягода с исключительно мелкими пылевидными семенами. Бегонии способны к вегетативному размножению не только черенками, но и частями листьев. Сочные кисловатые черешки листьев некоторых бегоний съедобны, жители тропиков употребляют их в пищу.

ПОРЯДОК КАПЕРСОВЫЕ — *CAPPARALES*

Порядок объединяет 4 семейства, из которых жителям стран умеренного климата северного полушария наиболее известны крестоцветные. Менее известны каперсовые и

резедовые. Последнее семейство более всего известно по ароматичному травянистому декоративному растению — резеде душистой (*Reseda odorata*), широко культивируемому на юге России, Украине и в Молдове.

Семейство каперсовые — *Capparaceae*. В семействе около 850 видов, относящихся к 45 родам. В странах СНГ естественно произрастает и культивируется только 19 видов. Лишь немногие каперсовые способны расти в умеренных широтах, например, каперсы травянистые (*Capparis herbacea*), которые изредка можно встретить и в России на открытых глинистых склонах Предкавказья. Это растение с полегающими побегами и крупными красивыми цветками, цветущими ночью, как и ближайший к нему вид — каперсы колючие (*C. spinosa*, рис. 262), известны по употреблению в пищу бутонов в маринованном виде.

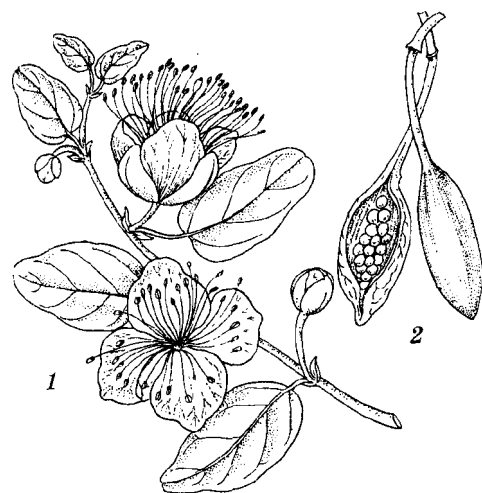


Рис. 262. Каперсовые. Каперсы колючие (*Capparis spinosa*):

1 — часть побега с цветками, 2 — зрелый и незрелый плоды

Семейство крестоцветные — *Cruciferae*, или *Brassicaceae*. Большое семейство, насчитывающее 380 родов и более 3000 видов. В странах СНГ 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 Средиземноморье, а также в Юго-Западной и Центральной Азии. Представление о довольно своеобразном облике крестоцветных можно составить, вспоминая обычный сорняк огородов и залежей — дикую редьку (*Raphanus raphanistrum*, рис. 263) — 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. Иногда встречаются подушковидные, плавающие и даже погруженные в воду (*Subularia aquatica*) формы. Листья обычно очередные, без прилистников, простые, часто сильно рассеченные. Нижние листья многих видов образуют прикорневую розетку. Они, как и стебель, нередко покрыты характерными звездчатыми, двуконечными или щитковидными волосками, что широко используется для диагностики 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 плацентов, образующих перегородку. Иногда завязь оказывается разделенной еще и поперечно на несколько изолированных друг от друга полостей. Столбик нередко отграничен от завязи и заканчивается головчатым или двулопастным рыльцем.

Пример формулы цветка:

редька дикая (*Raphanus raphanistrum*) — * ♂ $\text{Ca}_{2+2} \text{Co}_4 \text{A}_{2+4} \text{G}_{(2)}$

Плод крестоцветных — ценокарпий; стручок или стручочек. Стручками принято называть удлинненные плоды, где длина в 2,5 и более превышает ширину, а укороченные, когда длина их соизмерима с толщиной — стручочками. Общий план строения плодов крестоцветных однообразен, но внешний вид существенно варьирует благодаря разного рода выростам и крыльям, которые способствуют их распространению. Полость плода обычно разделена перепончатой перегородкой, а вскрывание осуществляется по швам двумя створками, снизу вверх, реже — сверху вниз. Иногда стручки членистые. Семена многочисленные, располагаются в плоде в один или два ряда; в них нет эндосперма. Зародыш согнут, а спермодерма, т. е. семенная кожа, нередко содержит

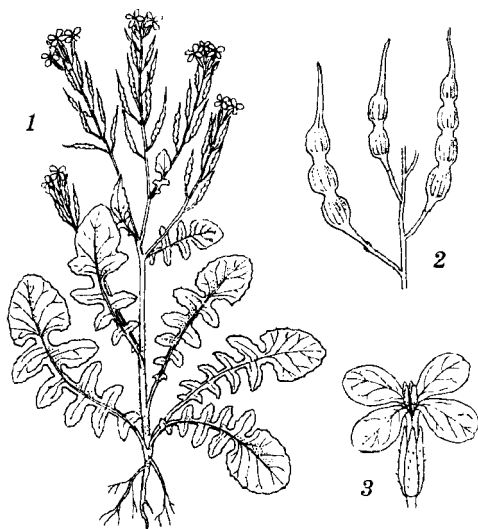


Рис. 263. Крестоцветные. Редька дикая (*Raphanus raphanistrum*):

1 — общий вид, 2 — плоды (стручки),
3 — цветок

особые слизистые клетки. Семена или членики стручков крестоцветных часто имеют очень разнообразные крючковидные или крыловидные выросты, способствующие распространению их ветром или животными. У некоторых видов, например сердечника недотроги (*Cardamine impatiens*), створки созревших плодов раскрываются с такой силой, что семена разлетаются на значительное расстояние. Очень характерна для многих крестоцветных гетерокарпия, когда плоды или семена одного растения сильно разнятся между собой по форме и размеру, что существенно увеличивает адаптивные (приспособительные) возможности вида.

Многие члены семейства содержат серосодержащее соединение аллилизотиоцианат, а в особых, так называемых мирозиновых клетках — фермент, необходимый для его гидролиза. Содержание даже неболь-

шого 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.

Основные группы сортов — кочанная, цветная, брюссельская капуста, кольраби и многие другие. На юге и востоке Азии окультурены капуста китайская (*B. chinensis*) и пекинская (*B. pekinensis*). Хорошо известны в качестве овощей, относящиеся к одному виду — *Raphanus sativus*, редька и редис; репа (*Brassica rapa*) и брюква (*B. napobrassica*). Острые приправы готовят из хрена (*Armoracia rusticana*) и горчиц — сарептской (*Brassica juncea*) и черной (*Sinapis nigra*). Салатную зелень дает кресс-салат (*Lepidium sativum*). Съедобны молодые побеги и многих дикорастущих крестоцветных. Большое хозяйственное значение имеют и масличные культуры крестоцветных, такие, как рапс (*Brassica napus*), горчицы сарептская и белая (*Sinapis alba*) и др., семена которых дают ценные, большей частью технические масла. Широко используются крестоцветные, особенно турнепс (*Brassica rapa*), и для получения высококачественных зеленых кормов. Кроме того, в семействе много декоративных красивоцветущих видов: левкой (*Matthiola incana*), ночная фиалка (*Hesperis matronalis*), виды алиссума (*Alyssum*), издавна культи-

вируют в садах и парках. Много среди крестоцветных и злостных сорняков. Это всем известные пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), сурепка обыкновенная (*Barbarea vulgaris*), клоповники (*Lepidium*), ярутка полевая (*Thlaspi arvense*), редька дикая, икотник серый (*Berteroa incana*) и многие другие.

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 и горчицы черной. Желтушник седоватый (*Erysimum canescens*), и некоторые виды *Cardamine* содержит сердечные гликозиды и используется для приготовления препаратов, оказывающих кардиотоническое действие.

ПОРЯДОК МАЛЬВОВЫЕ — MALVALES

Порядок объединяет 11 семейств, 2 из которых (мальвовые и липовые) естественно произрастают в странах СНГ. Прочие семейства — исключительно тропические и субтропические, но их отдельные представители культивируются в южных районах России.

Семейство липовые — Tiliaceae. Семейство насчитывает 46 родов и около 450 видов, широко распространенных в тропическом поясе и умеренных широтах северного полушария. В странах СНГ естественно произрастает 16 видов, относящихся к роду липа (*Tilia*). Большая часть липовых кустарники, но есть также древесные и травянистые виды. Неодревесневшие части растений часто покрыты звездчатыми волосками и щитковидными чешуйками. Листья простые, очередные, прилистники нередко рано опадающие. Актино-

морфные, обычно 5-членные, обо-
еполюе цветки чаще собраны в мно-
гоцветковые цимбидные соцветия,
реже они парные или одиночные. Ча-
шелистики и лепестки, если они
есть, почти всегда свободные. Тычи-
нок в цветке много, редко меньше
10, они свободные или в пучках. Це-
нокарпный гинецей состоит из 2, 5
или многих плодолистиков, образу-
ющих верхнюю, одно-, пяти- или мно-
гогнездную завязь с простым голов-
чатым или лопастным рыльцем. Для
большинства представителей харак-
терно насекомопыление.

Пример формулы цветка:

липа сердцелистная (*Tilia cordata*,
рис. 264) — * ♂ $\text{Ca}_5\text{Co}_5\text{A}_{20}\text{G}_{(5)}$

Плод — сухая или мясистая мно-
госемянная коробочка. Но иногда,
как, например, у липы (*Tilia*), из-за
недоразвития семязачатков он пре-
вращается в односемянный орех.
Сухие плоды липовых имеют иногда
цепкие крючковидные выросты, как у
видов тропического рода триумфет-
та (*Triumfetta*). В других случаях, на-
пример у представителей рода гре-
вия (*Grevia*), сочные плоды распрос-
траняются эндозоохорно. Ножка
соцветия лип снабжена крупным
желтоватым прицветным листом, ко-
торый не только привлекает насеко-
мых, но и служит в дальнейшем лет-
учкой, способствующей распрост-
ранению созревших плодов ветром.
Плоды триумфетты распростертой
(*T. procumbens*) и других липовых,
встречающихся на морских побере-
жьях, свободно распространяются
водой. Среди липовых много исполь-
зуемых человеком растений. Прежде
всего, это виды рода липа (*Tilia*),
важные лесообразующие породы
умеренной зоны северного полуша-

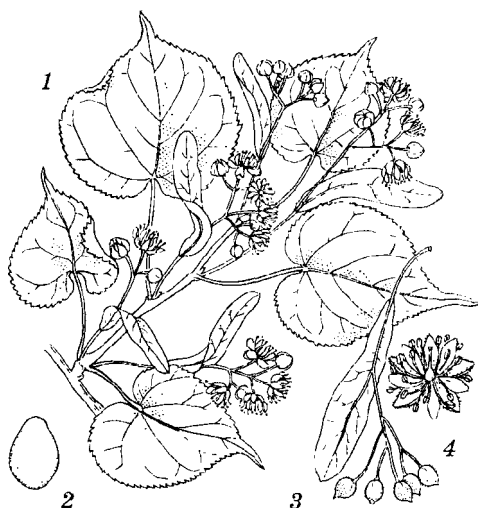


Рис. 264. Липовые. Липа сердцелистная
(*Tilia cordata*):

1 — побег с цветками, 2 — семя, 3 — плоды,
4 — цветок

рия, — сердцелистная, сибирская
(*T. sibirica*) и амурская (*T. amurensis*).
Для озеленения городов часто ис-
пользуют более газоустойчивые
виды липы: широколистную (*T. platy-
phyllos*) и бегониелистную (*T. begonii-
folia*). Все липы — прекрасные медо-
носы, дают мягкую поделочную дре-
весину, из их коры и луба в прошлом
получали лыко, широко используе-
мое для плетения рогож, коробов,
лаптей и другой нехитрой крестьян-
ской утвари. Плоды лип содержат
жирное масло, их охотно поедают
многие обитатели леса. Отвар высу-
шенных соцветий липы, так называе-
мый «липовый цвет», применяют
как потогонное и смягчительное сред-
ство при простудных заболеваниях.
Представители рода джут (*Corcho-
rus*), также относящегося к липовым,
дают исключительно прочное водо-
стойкое волокно. Наибольшее рас-
пространение в культуре тропиков
получили джуты короткоплодный,

или белый (*C. capsularis*), и длинно-плодный, или тосса (*C. olitorius*). Оба эти травянистых вида в диком состоянии неизвестны.

Семейство мальвовые — Malvaceae. Довольно большое семейство, включающее 1500–1600 видов и около 80 родов. В странах СНГ естественно произрастает или широко культивируется свыше 80 видов, относящихся к 12 родам. Представление об облике мальвовых можно составить, вспомнив культивируемые в ряде южных районов бывшего СССР виды хлопчатника (*Gossypium*), комнатное декоративное растение «китайскую розу» (*Hibiscus rosa-sinensis*) и декоративное растение открытого грунта шток-розу розовую (*Alcea rosea*), называемую обычно «мальвой», или «рожей».

Представители семейства распространены весьма широко, но

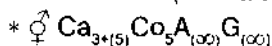
особенно обильны в Южной Америке. Многие тропические мальвовые — злостные сорняки.

Мальвовые — травы, кустарники, редко небольшие деревья (только в тропиках). Листья у них простые, нередко лопастные, очередные, с прилистниками, иногда густо опушенные звездчатыми волосками. В паренхиме обильны слизистые клетки, полости или каналы.

Правильные обоеполые цветки собраны в цимбидные соцветия, 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. В силу этого венчик опадает целиком. Гинецей ценокарпный, сформированный различным числом плодolistиков (от 5 до многих). Завязь верхняя, пяти- или многогнездная, с осевой плацентацией. Столбиков по числу плодolistиков, обычно срастающихся в своей нижней части.

Пример формулы цветка:

мальва лесная (*Malva sylvestris*) —



Мальвовые — главным образом, насекомоопыляемые растения, но в тропиках их крупные и яркие цветки опыляются мелкими птицами и даже летучими мышами.

Плод — ценокарпий: коробочка (роды хлопчатник и гибискус — *Hibiscus*) или схизокарпий, распадающийся при созревании продольно на отдельные вскрывающиеся или не вскрывающиеся доли (роды мальва,

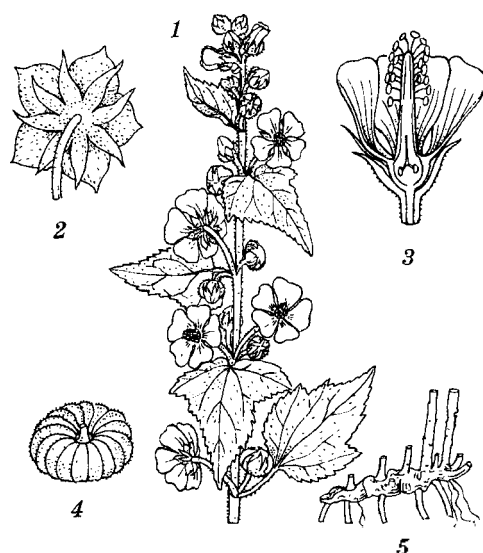


Рис. 265. Мальвовые. Алтей лекарственный (*Althaea officinalis*):

1 — часть цветущего побега, 2 — чашечка с подчашием, 3 — цветок (продольный разрез), 4 — плод, 5 — корневище

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 эндосперма. Нераскрывающиеся коробочки обычного дерева океанических побережий тропиков теспезии обыкновенной (*Thespesia populnea*) способны месяцами плавать в морской воде, не теряя жизнеспособности.

Химически семейство изучено недостаточно. Ряд представителей мальвовых богат полисахаридами в виде слизи. Встречаются также сапонины, таннины, фенолокислоты и лейкоантоцианидины (флавоноиды). Алкалоиды не найдены.

Из мальвовых наибольшее значение для человека имеет хлопчатник (*Gossypium*), дающий более 50 % мирового производства волокна, получаемого из волосков, заполняющих коробочку и достигающих 6–7 см длины. Идут в переработку и семена этой ценной теплолюбивой культуры, содержащие высококачественные, преимущественно технические масла. Хлопчатник был введен в культуру независимыми разными народами в Южной Азии, Африке и Центральной Америке еще за 2–3 тыс. лет до н. э. Культивируют чаще всего 4 вида, 2 из которых — хлопчатники травянистый (*G. herbaceum*) и древовидный (*G. arboreum*) афро-азиатского происхождения, а обыкновенный (*G. hirsutum*) и барбадосский (*G. barbadense*) — американского. Из стеблей ряда тропических мальвовых — кенафа (*Hibiscus cannabinus*), канатника Теофраста (*Abutilon theophrastii*), урены лопастной (*Urena lobata*) и сиды ромболистной (*Sida rhombifolia*) — получают прочное техническое

волокно. Ряд видов рода гибискус: «китайская роза» (*Hibiscus rosa-sinensis*), г. сирийский (*H. syriacus*), а также многочисленные их гибридные сорта — обыкновенные декоративные растения тропиков и субтропиков. Ради плодов, съедобных в незрелом состоянии, в субтропиках нередко разводят ближайшего родственника гибискусов — бамию (*Abelmoschus esculentus*). В качестве эффективного мягчительного, отхаркивающего и противовоспалительного средства используют виды алтея и, прежде всего, алтей лекарственный (*Althaea officinalis*, рис. 265), довольно обычный в Европе и на юге Западной Сибири.

Семейство стеркулиевые — Sterculiaceae. К липовым и мальвовым очень тесно примыкает крупное, преимущественно тропическое семейство стеркулиевых, включающее около 67 родов и более 1000 видов. Большинство стеркулиевых — деревья или кустарники с обоеполыми или однополыми цветками, лепестки которых частично или даже полностью редуцированы, а гинецей обычно из 5 плодолистиков, ценокарпный или вторично апокарпный, когда плодолистики сохраняют срастание только у верхушки или имеют всего лишь общий столбик. Плоды очень разнообразные, сухие или сочные, иногда состоящие из раскрывающихся или нераскрывающихся деревянистых, кожистых или даже пленчатых листовок, распространяемых ветром. Семена иногда окружены ярким ариллусом или погружены в сочную мякоть. Для семян целого ряда родов характерны крыловидные придатки. К стеркулиевым относится ценнейшее растение тропиков Америки — какао, или шоколадное дерево (*Theobroma cacao*, рис. 266). В сочных довольно крупных плодах

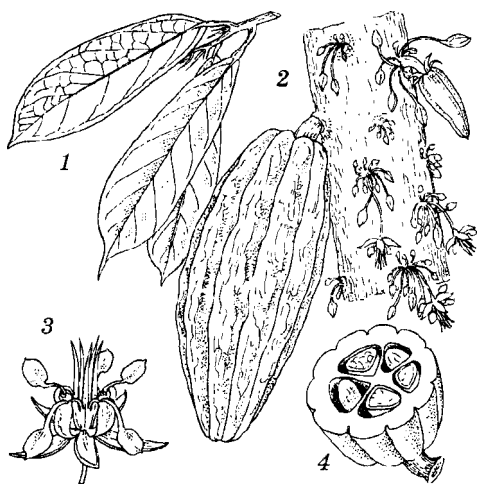


Рис. 266. Стеркулиевые. Шоколадное дерево (*Theobroma cacao*):

1 — часть побега с листьями, 2 — часть побега с цветками, молодым и зрелым плодами, 3 — цветок, 4 — поперечный разрез плода

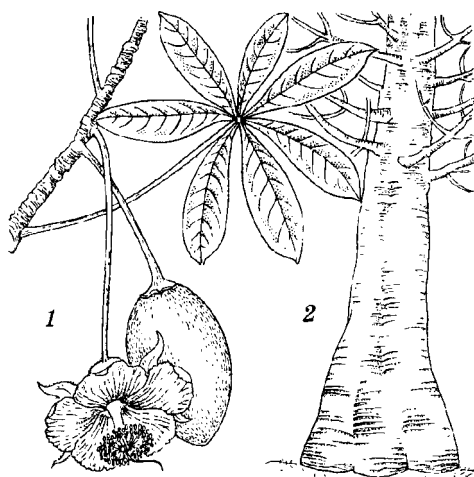


Рис. 267. Бомбаксовые. Баобаб (*Adansonia digitata*):

1 — фрагмент ветви с листом, цветком и плодом, 2 — ствол дерева

этого растения, развивающихся непосредственно на стволах (явление каулифлории), находятся большие семена, в спермодерме которых содержится алкалоид теобромин, который, подобно кофеину, оказывает возбуждающее действие на нервную систему человека. После ферментации, высушивания и размалывания семян, так называемых бобов какао, получают жирное масло и муку, используемые для изготовления какао и шоколада. Семена африканского родственника какао — ореха колы, или колы блестящей (*Cola nitida*), содержат, кроме теобромина, еще и кофеин, а их порошок оказывает сильнейшее тонизирующее действие и добавляется в специальные сорта шоколада и некоторые напитки, такие как кока-кола или пепси-кола. Один из наиболее холодостойких видов семейства — декоративное дерево фирмиану простую (*Firmiana simplex*) иногда культивируют

на Черноморском побережье Кавказа. Листья этого растения используют как лекарственное сырье.

Семейство бомбаксовые, или баобабовые — Bombacaceae. Эта своеобразная тропическая группа включает около 30 родов и примерно 200 видов преимущественно листопадных деревьев, характерных для засушливых саванн. Часть таких деревьев имеет толстые или даже бочонковидные стволы, рыхлая древесина которых служит для запасаания влаги. Характерный представитель семейства — африканский баобаб (*Adansonia digitata*, рис. 267), ствол которого при относительно небольшой высоте достигает подчас 9 м толщины. Цветки бомбаксовых сходны с цветками мальвовых, плоды их (раскрывающиеся или нераскрывающиеся коробочки) содержат многочисленные хрупкие волоски, отходящие от стенок околоплодника. Крупные и яркие цветки сохраняются

обычно лишь одну ночь, их опыляют преимущественно летучие мыши. Кроме баобаба, к бомбаксовым относится южноамериканская охрома пирамидальная (*Ochroma pyramidalis*), дающая исключительно легкую древесину, так называемую бальсу. Сейбу пятичичинковую (*Ceiba pentandra*), шерстяное, шелковое или хлопковое дерево американских пампасов, культивируют в тропиках по всему миру, а ворсистое содержимое плодов этого растения, или капок, используют в качестве набивочного материала. Дают капок и некоторые другие представители семейства. Нераскрывающиеся плоды баобабов заполнены сочной мякотью, привлекающей обезьян, отчего само растение иногда называют обезьяньим деревом. Сочное содержимое имеет и плод дуриана цибетинского (*Durio zibethinus*), происходящего из лесов Юго-Восточной Азии. Мякоть этого знаменитого тропического плода, точнее мясистые присемянники, очень хороша на вкус, но имеет резкий неприятный запах, и поэтому плоды этого растения в Европу не завозятся.

ПОРЯДОК МОЛОЧАЙНЫЕ — EUPHORBIALES

К порядку относятся 4 семейства, важнейшее из которых — семейство собственно молочайных.

Семейство молочайные — Euphorbiaceae. Молочайные — огромное семейство, включающее не менее 300 родов и, по меньшей мере, 7500 видов. В странах СНГ естественно произрастает около 220 видов, принадлежащих к 9 родам. Распространены молочайные почти повсеместно, за исключением приполярных тундр.

Наиболее многочисленны и разнообразны они в тропиках. Здесь

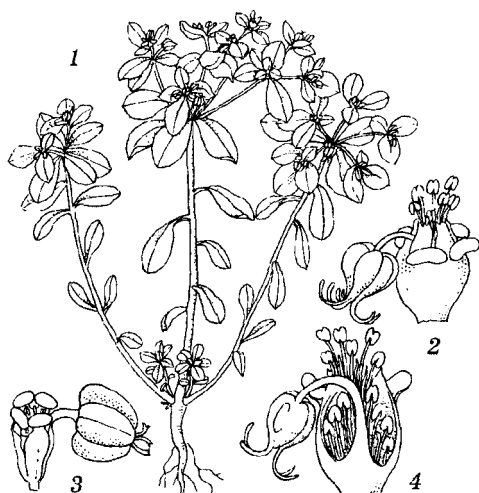


Рис. 268. Молочайные. Молочай солнцегляд (*Euphorbia helioscopia*):

1 — общий вид, 2 — пестик, 3 — плод,
4 — пестик в разрезе

молочайные представлены крупными деревьями, кустарниками, лианами, многолетними и однолетними травами, стеблевыми кактусовидными суккулентами и даже водными формами, например, южноамериканское свободно плавающее растение — филлантус плавающий (*Phyllanthus fluitans*). Во флоре России молочайные — это большей частью представители рода молочай (*Euphorbia*). Все они у нас многолетние, реже однолетние травы. Почти повсеместно от Балтийского моря до Тихоокеанского побережья встречается, например, молочай лозный (*E. virgata*). Молочай острый (*E. esula*) и солнцегляд (*E. helioscopia*, рис. 268) — обыкновенные сорняки полей. В тенистых лесах на западе России довольно распространен пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), а в Предкавказье и на Дальнем Востоке встречаются кустарничковые и кустарниковые представители семейства — андрахна

круглолистная (*Andrachne rotundifolia*) и секуринога полукустарниковая (*Securinega suffruticosa*).

По крайней мере для трети молочайных характерен латекс (млечный сок), нередко биологически очень активный и даже ядовитый. Он накапливается в нечленистых или членистых млечниках, отдельных клетках или мешкообразных вместилищах, 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 железы.

Цветки всегда раздельнополые, актиноморфные, обычно собранные в тирсы. Околоцветник может быть двойным, пятичленным или простым, либо, как у видов рода молочай, полностью редуцированным. У рода молочай общее соцветие, в конечном счете, также является тирсом, но очень специализированным. Парциальные же соцветия получили название *циатиев* (от греч. киатос — чаша). Циатии состоят обычно из одного женского цветка, окруженного 4–5 сильно редуцированными мужскими соцветиями, каждое из которых состоит из 1–10 цветков (рис. 268). Околоцветник у всех цветков молочаев сильно или даже полностью редуцирован, а срастающиеся прицветники мужских цветков образуют колокольчатый, часто ярко окрашенный бокальчик, привлекающий насекомых-опылителей. В целом же циатий выполняет функцию отдельного обоеполого цветка. Следует, однако, заметить, что среди молочайных много и ветроопыляемых представителей, цветки и соцветия которых не-

взрачны. Число тычинок в мужских цветках молочайных варьирует от одной до неопределенного количества. Нити их свободные или сросшиеся различным образом. Гинецей женского цветка ценокарпный, сросшийся обычно из 3 плодолистиков. Завязь трехгнездная, 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.

Примеры формул цветков:

молочай-солнцегляд (*Euphorbia helioscopia*):

мужской — * ♂ $P_0 A_1 G_0$;

женский — * ♀ $P_0 A_0 G_{(3)}$

Плод молочайных — дробная коробочка, или регма, при созревании распадающаяся на одногнездные части с остающейся в центре колонкой. Иногда такой плод, высыхая, растрескивается, энергично разбрасывая семена. В других случаях плод становится сочным, напоминая ягоду. Такие ягдовидные плоды могут быть съедобны, как, например, у южноазиатского филлантуса кислого (*Phyllanthus acidus*). 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, антрахиноны, сапонины, алкалоиды разных типов. В семенах нередко содержится значительное количество жирного масла.

В соке гевеи бразильской (*Hevea brasiliensis*) до 50 % каучука, а из красного сока некоторых тропических представителей рода кротон (*Croton*) получают смолу, так называ-

ему драконову кровь, используемую при изготовлении натуральных лаков. Из семян тунга, или масляного дерева (*Aleurites fordii*), получают ценнейшие технические масла. Для получения подобных масел в странах с умеренным климатом выращивают в виде однолетней культуры клещевину (*Ricinus communis*) — невысокое дерево, происходящее из тропиков Африки. Из семян некоторых сортов этого растения извлекают касторовое масло, используемое в медицине. Пестролистные формы кодиеума (*Codiaeum variegatum*), превосходные декоративные растения тропиков, выращивают у нас в закрытом грунте. С этой же целью выращивают пуансетию, или молочай красивейший (*Euphorbia pulcherri-ma*), с ярко-красными верхушечными листьями, окружающими соцветие, а также многие безлистные кактусовидные молочаи. Важное пищевое растение тропиков — маниок, или кассава (*Manihot esculenta*), съедобные корневые клубни которого, по вкусу отдаленно напоминающие картофель, содержат до 30 % крахмала, достигая при этом 15 кг веса. Большинство же молочайных сильно ядовиты, а сок этих растений может вызывать не только тяжелые отравления, но и сильные ожоги кожи.

ПОРЯДОК КРАПИВНЫЕ — URTICALES

Порядок объединяет 5 семейств, часть из которых будет рассмотрена ниже.

Семейство ильмовые — Ulmaceae. Семейство включает 18 родов и около 200 исключительно древесных видов, имеющих почти космополитное распространение и отсутствующих лишь в холодных приполярных областях. В странах СНГ естественно произрастает и культивируется 11 видов, относящихся к 2 ро-

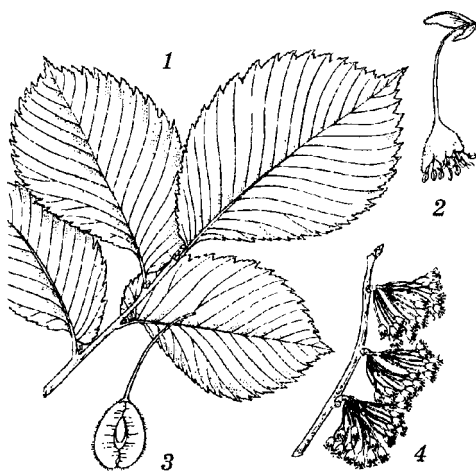


Рис. 269. Ильмовые. Вяз гладкий (*Ulmus laevis*):

1 — фрагмент ветви с листьями, 2 — цветок, 3 — плод, 4 — фрагмент ветви с цветками

дам. Мелкие ветроопыляемые, обоеполые или однополые цветки ильмовых собраны пучками в пазушные соцветия. Околоцветник простой чашечковидный, расщепленный на 4–5 сегментов; им противостоят 4–5 тычинок. Псевдомонокарпный гинецей образован двумя сросшимися плодолистиками, один из которых остается стерильным. Завязь плоская, верхняя, одногнездная. При этом верхушки плодолистиков не срастаются и несут прямо на своей внутренней брюшной стороне рыльцевые поверхности. Плоды — орехи или крылатые семянки, легко разносимые ветром. Представители ильмовых нашей флоры — виды ильма, или вяза (*Ulmus*): гладкий (*U. laevis*, рис. 269) и шершавый (*U. glabra*) — обычные древесные породы европейской части России и Кавказа. В лесостепной зоне к ним добавляется еще и вяз граболистный, или берест (*U. carpinifolia*), привлекающий внимание крыловидными пробковыми

наростами на ветвях. Свои виды вязов встречаются на юге Сибири и на Дальнем Востоке. Огромные белоко-рые стволы вяза японского (*U. japonica*) образуют в Приморье на сырых грунтах досковидные корни до 2 м высоты. Вязы могут достигать 30 м высоты и обладают плотной каче-ственной древесиной. Еще более плотную древесину дает каменное дерево, или каркас (*Celtis*); каркасы кавказский (*C. caucasica*) и гладкова-тый (*C. glabrata*) встречаются в Рос-сии в Предкавказье. Из-за неприхот-ливости, засухоустойчивости и бы-строго роста вязы широко использу-ют в озеленении городов и создании лесозащитных полос.

Семейство тутовые — *Mora-ceae*. Семейство объединяет 53 рода и более 1400 видов, встречающихся почти исключительно в тропиках. Лишь немногие из них заходят в уме-ренно теплые области Земли, напри-мер культивируемые на юге Евро-пейской России шелковицы белая (*Morus alba*, рис. 270) и черная (*M. nigra*), а также инжир (*Ficus carica*). Инжир относится к огромному роду фикус (*Ficus*), виды которого необычайно широко распростране-ны в тропиках. Среди его представи-телей много гигантских деревьев, имеющих нередко множество вто-ричных стволов, развивающихся из придаточных воздушных корней, много кустарников, эпифитов, лиан и так называемых лиан-удушителей. В последнем случае фикус сначала по-селяется как эпифит, потом густо оплетает придаточными воздушны-ми корнями ствол хозяина, а затем, достигнув своими корнями земли и окрепнув, окончательно губит при-ютившее его дерево. Для тутовых очень характерно наличие в тканях млечников и млечного сока. Листья чаще очередные, реже супротивные,

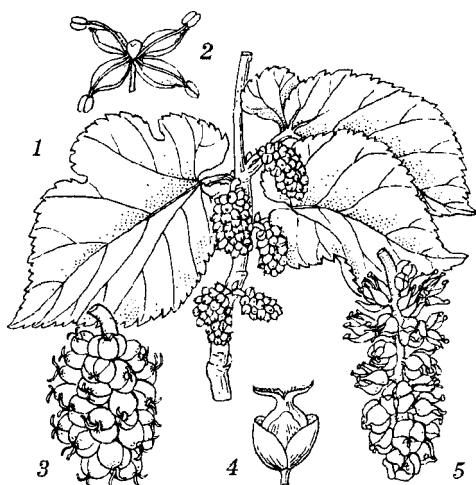


Рис. 270. Тутовые. Шелковица белая (*Morus alba*):

1 — фрагмент побега с плодами, 2 — муж-ской цветок, 3 — женское соцветие, 4 — жен-ский цветок, 5 — мужское соцветие

с прилистниками. Весьма обычны цистолиты и клеточные стенки про-питанные кремнеземом, или карбо-натом кальция. Цветки их всегда од-нополые, без венчика, с 4–5(8)-член-ной чашечкой. Число тычинок непо-стоянно, а гинецей состоит из един-ственного плодолистика (псевдомо-номерный). У примитивных тутовых цветки собраны в кистевидные или колосовидные соцветия. Характе-рная черта эволюции соцветия — по-следовательное образование почат-ковидного, уплощенного, воронко-видного и, наконец, сферического соцветия, когда цветки обращены внутрь полости, связанной с окружа-ющим миром лишь посредством ма-ленькой верхушечной поры. Именно такие соцветия характерны для фи-кусов, в том числе инжира. Соцветия инжира, образованные мужскими и недоразвитыми женскими цветками, называются *каприфигами*. В них

проходит личиночная стадия развития опылителя — крошечных ос-агаонид. Самка осы, выбираясь наружу из каприфиги, вымазывается в цветочной пыльце и в поисках новых каприфиг для откладки яиц посещает и женские соцветия с нормально развитыми цветками, при этом их опыляя. Позднее из этих соцветий развиваются столь же своеобразные мясистые соплодия, внутри которых находятся многочисленные мелкие плоды. Соплодия некоторых фикусов, называемые фигами, винными ягодами или сикониями, съедобны и даже считаются деликатесом. Съедобны и сочные соплодия шелковицы. Листья этого растения используют для выкармливания гусениц тутового шелкопряда, из коконов которого получают натуральный шелк. Древесные представители тутовых дают древесину хорошего качества; млечный сок некоторых из них содержит каучук, а иногда, как, например, у анчара (*Antiaris toxicaria*), очень ядовитые алкалоиды. К тутовым принадлежат хлебное дерево (*Artocarpus altilis*) и джекфрут (*A. heterophyllus*), дающие крупные соплодия, употребляемые в пищу преимущественно в печеном виде. На самом юге России для создания живых изгородей иногда культивируют маклюру оранжевую (*Maclura pomifera*). Это колючее дерево имеет золотисто-зеленые сферические несъедобные соплодия, внешне напоминающие апельсин. В комнатной же культуре часто можно встретить различные декоративные фикусы, чаще всего фикус эластичный (*Ficus elastica*).

Семейство крапивные — Urticaceae. Около 45 родов и свыше 850 видов, широко распространенных по всему земному шару, главным образом в тропиках и субтропиках.

В странах СНГ обитает 29 видов, относящихся к 7 родам. Представление об отечественных крапивных можно составить, вспомнив облик и характерные особенности двух обычных сорняков, широко расселившихся по всей стране — крапиве двудомной (*Urtica dioica*, рис. 271) и крапиве жгучей (*U. urens*). В степной зоне Сибири к ним добавляется еще и особо жгучая крапива коноплевая (*U. cannabina*) с сильно рассеченными листьями.

Обжигающий эффект многих представителей семейства обусловлен жгучими эмергенцами, имеющими вид капиллярной трубочки. При соприкосновении с кожей они проникают в кожный покров и легко обламываются. При этом содержимое трубочки, включающее органические кислоты и целый ряд других едких органических соединений, попадая в ранку, вызывает всем знакомое раздражение. Ожоги некоторых тропи-

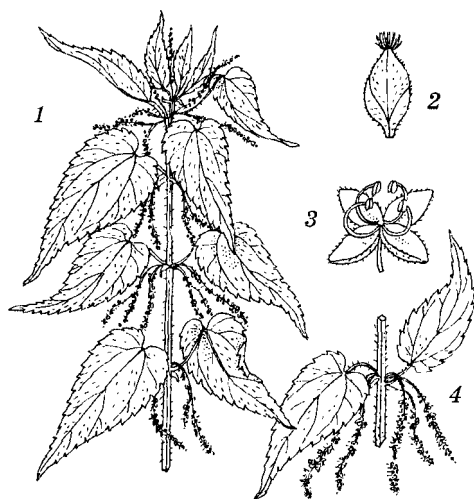


Рис. 271. Крапивные. Крапива двудомная (*Urtica dioica*):

1 — побег мужского растения, 2 — женский цветок, 3 — мужской цветок, 4 — фрагмент побега женского растения

ческих крапивных, например, видов рода лапортея (*Laportea*) или жирадиния (*Girardinia*), исключительно болезненны и оставляют болевые ощущения в течение многих месяцев.

Крапивные — преимущественно травы и кустарники, но в тропиках встречаются и небольшие деревья. Листья представителей семейства простые, часто накрест супротивные, реже очередные, с прилистниками.

Цветки крапивных актиноморфные, обычно раздельнополые: мужские и женские, образующиеся, как правило, на разных особях. Они собраны в сережковидные, головчатые или метельчатые соцветия чаще всего являющиеся тирсами. Околоцветник невзрачный, простой, четырех- или 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 плодolistиков, образующих одногнездную верхнюю завязь, содержащую единственный прямой семязачаток. Столбик один, заканчивающийся различным числом рылец.

Примеры формул цветков:

крапива двудомная (*Urtica dioica*):

мужской — $\ast \sigma P_{(4)} A_4 G_{(1)}$

женский — $\ast \varphi P_{(4)} A_0 G_{(2), \text{ или } (1)}$

Плод — псевдомонокарпий: семянка или мелкий орех. 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 ви-

дов распространяются животными (зоохория). Однако даже большее значение в расселении крапивных имеет вегетативное размножение. Некоторые крапивные богаты витаминами и флавоноидами.

Ряд представителей семейства хорошо известен, некоторые из них образуют нитрофильные рудеральные (растительность мусорных мест) сообщества. Крапивные относительно мало используются в хозяйственной деятельности человека. Однако, крапива двудомная — популярное лекарственное растение, содержащее комплекс витаминов. Ее молодые побеги съедобны — их используют для приготовления супов и салатов. 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 шелковистое волокно этого растения дает высококачественные, очень прочные ткани.

Семейство коноплевые — *Cannabaceae*. К этому крошечному семейству относится единственный, хотя и очень полиморфный, вид рода конопля — конопля посевная (*Cannabis sativa*) и 2–3 вида хмеля (*Humulus*). Эти прямостоячие или выющиеся (хмель) травы с пальчато-рассеченными или лопастными листьями, происходящие из Евразии, культивируются сейчас практически повсеместно и довольно легко дичают. Их раздельнополые, невзрачные, очень мелкие цветки опыляются ветром. Мужские цветки обычно собраны в метельчатые многоцветковые соцветия, а женские — в небольшие головки или колоски. Тычинок обычно 5. Гинецей состоит из 2 плодolistиков

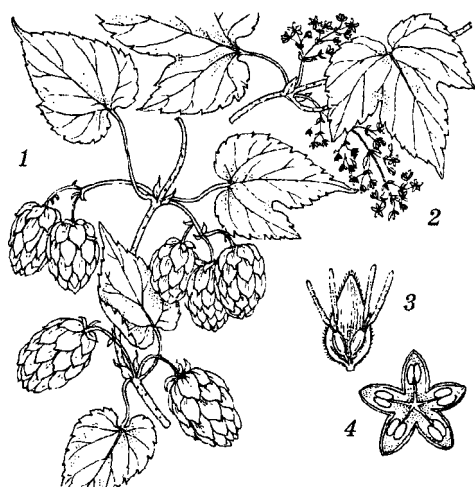


Рис. 272. Коноплевые. Хмель обыкновенный (*Humulus lupulus*):

1 — фрагмент побега женского растения, 2 — фрагмент побега мужского растения, 3 — женский цветок, 4 — мужской цветок

с двумя, иногда срастающимися столбиками. Растения обычно двудомные, причем половой диморфизм выражен очень сильно, особенно у конопли. Плод — орех, окруженный неоппадающим околоцветником. Из стеблей конопли получают пеньку и паклю для изготовления канатов, веревок и грубых тканей. Южные расы этого растения, называемые иногда коноплей индийской (*C. indica*) и выращиваемые в странах с сухим субтропическим климатом, используются для получения наркотиков. Наркотические продукты, получаемые из конопли (гашиш, анаша, марихуана, травка и т. д.), вызывают красочные галлюцинации. Все они довольно опасны, поскольку часто приводят к стойкому привыканию. Вещества, содержащиеся в конопле и обладающие наркотическим действием, относятся к группе ароматических соединений называемых каннабиноидами.

Женские соцветия другого представителя коноплевых, хмеля обыкновенного (*H. lupulus*, рис. 272), так называемые шишки хмеля, используют в производстве пива. Кроме того, это растение нередко выращивают и как декоративную лиану.

ПОРЯДОК ВОЛЧНИКОВЫЕ — THYMELAEALES

К порядку относятся 2 семейства.

Семейство волчниковые (*Thymelaeaceae*) насчитывает 50 родов и около 500 видов, имеющих почти космополитное распространение с наибольшим разнообразием в Африке и Австралии. В умеренных областях они становятся редки, а в приполярные холодные районы практически не заходят. Типичный представитель семейства — низкорослый кустарник волчье лыко, или волчник обыкновенный (*Daphne mezereum*, рис. 273), распускающий свои душистые розовые цветки ранней весной до появления листьев. Другие виды волчников можно встретить в Предкавказье, на Дальнем Востоке, а на юге Западной Сибири встречается высоко декоративный узкоэндемичный кустарник — волчник алтайский (*D. altaica*), во время цветения буквально усыпанный желтовато-белыми чудесно пахнущими цветками. Меньшее внимание среди представителей флоры России привлекают травянистые виды волчниковых, например стеллера карликовая (*Stellera chamaejasme*), обычная в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, или тимелея однолетняя (*Thymelaea passerina*), встречающаяся в Предкавказье и на юге Сибири. Цветки волчниковых обоеполые и актиноморфные. Они собраны в верхушечные или пазушные кисти или головки, имеющие иногда обертку из при-

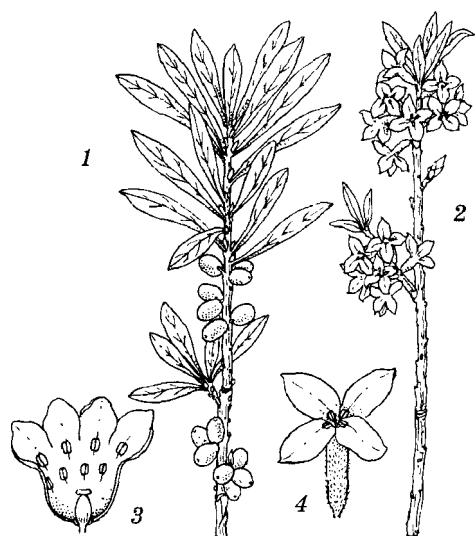


Рис. 273. Волчниковые. Волчник обыкновенный (*Daphne mezereum*):

1 — побег с плодами, 2 — побег с цветками, 3 — цветок с развернутым околоцветником, 4 — цветок

цветников. Нередко наблюдается каулифлория (у видов волчника). Околоцветник 4–5-членный, трубчатый, образованный срастающимися чашелистиками. В месте отгиба чашелистиков расположены маленькие, сильно редуцированные лепестки, которые, впрочем, иногда рассматривают как чешуевидные выросты чашечки. Тычинок обычно столько же, сколько и чашелистиков, или вдвое больше, причем они всегда прирастают к трубке чашечки. Гинецей ценокарпный, из 2–12 плодолистиков, завязь верхняя с 1–12 гнездами и одним столбиком, хотя рыльце может быть почти сидячим. Плод — коробочка или ягода. Плоды наших волчников сильно ядовиты. Считается, что 10 ягод — смертельная доза. В прошлом были попытки использовать их в медицине для лечения тромбозов.

Розиды наиболее крупный подкласс цветковых, включающий 40 порядков, 160 семейств, почти 2 800 родов и более 55 000 видов. Подобно дилленидам, они представляют один из центральных стволов развития двудольных. Считается, что оба подкласса произошли от древних магнолиевых, причем наиболее примитивные представители розид с их актиноморфными цветками, апокарпным гинецем и неопределенным числом тычинок, имеют явное сходство с примитивными группами диллениид. Подавляющее же большинство розид ушло по пути специализации столь далеко, что уже совершенно не обнаруживает сходства с дилленидами. Эволюция большинства розид выразилась в постепенном уменьшении числа частей цветка, срастании листочков околоцветника, становлении его зигоморфии, срастании плодолистиков и образовании нижней завязи с единым столбиком. Встречаются здесь и примеры упрощения цветка и других органов растения в связи с высокой специализацией жизненной формы, переходом к ветроопылению или двудомности.

ПОРЯДОК КАМНЕЛОМКОВЫЕ — SAXIFRAGALES

В порядок входит 9 семейств.

Семейство толстянковые (*Crassulaceae*) объединяет около 35 родов и более 1500 видов. В странах СНГ насчитывается около 145 видов, относящихся к 13 родам. Толстянковые травянистые, нередко частично одревесневающие листовые суккуленты с мясистыми, иногда цилиндрическими или даже почти сферическими сизоватыми листьями. Они широко распространены по всему миру, но наибольшего разнообра-

зия достигают в пустынях Южной Африки. Некоторые представители толстянковых поднимаются высоко в горы, другие заходят далеко на север, а отдельные виды рода очиток (*Sedum*) и родиола (*Rhodiola*) встречаются даже в арктических тундрах. Типичный представитель толстянковых — очиток обыкновенный (*S. telephium*) на территории нашей страны встречается почти повсеместно. В Европейской России обычен и очиток едкий (*S. acre*), образующий на песчаных открытых местах компактные куртинки, покрывающиеся в середине лета многочисленными ярко-желтыми цветками. Декоративные представители этого рода встречаются также в Предкавказье, Сибири и на Дальнем Востоке. В сухих сосновых борах на западе нашей страны можно встретить заросли молодила побегоносного (*Sempervivum soboliferum*, рис. 274), плотные розетки которого образуют в пазухах листьев бесчисленное множество почти сферических «деток», легко отрывающихся и откатывающихся в сторону. В горах Сибири, на Дальнем Востоке и в Заполярье распространена родиола розовая, или золотой корень (*Rhodiola rosea*), отвар или спиртовая настойка которого обладают общеукрепляющим и тонизирующим действием. Почти всегда обоеполые, актиноморфные цветки толстянковых собраны в верхушечные цимбоидные соцветия и обычно ярко окрашены. Околоцветник двойной, как правило, из 4–5 свободных или в разной степени срастающихся долей. Тычинок столько же, сколько лепестков, или вдвое больше, а их нити свободны или прикреплены к цветочной трубке. Апокарпный гинецей состоит из нескольких свободных или же сросшихся при самом основании плодolistиков. Плод — многоли-

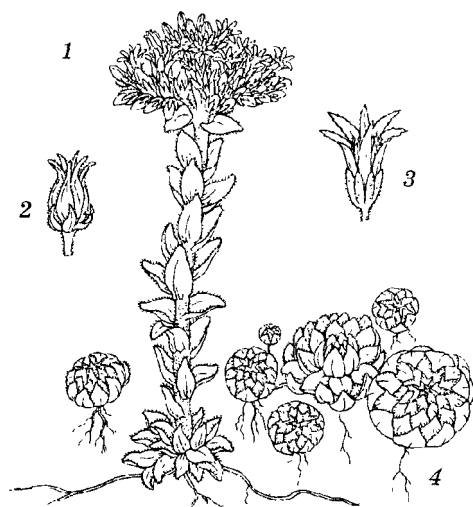


Рис. 274. Толстянковые. Молодиль побегоносное (*Sempervivum soboliferum*):

1 — общий вид, 2 — плод (многолистовка),
3 — цветок, 4 — «детки»

товка, очень редко коробочковидный, образуемый наполовину сросшимися листовками. Многие толстянковые — монокарпики, т. е. плодоносят один раз в жизни. Все они легко размножаются вегетативно за счет образования придаточных почек на побеге, в пазухах, у основания и по краю листа, а иногда и в пазухах прицветников прямо на соцветии. При благоприятных обстоятельствах из этих почек развиваются крошечные молодые растения, со временем отпадающие и легко укореняющиеся. Такие выводковые почки всегда имеются по краю старых листьев каланхоэ Дегремона (*Kalanchoë daigremontiana*), часто выращиваемого в домашних условиях как декоративное и лекарственное растение. Многие виды толстянковых из родов эхеверия (*Echeveria*), толстянка (*Crassula*), очиток (*Sedum*), каланхоэ (*Kalanchoë*), молодиль (*Semper-*

vivum), зониум (*Aeonium*), пахифитум (*Pachyphytum*) и др. выращивают в качестве оригинальных декоративных растений преимущественно закрытого грунта. У ряда представителей толстянковых найдены цианогенные и кардиотонические гликозиды, обычны таниды, алкалоиды редки.

Семейство камнеломковые (*Saxifragaceae*) насчитывает 30 родов и около 600 видов, распространенных в холодных и умеренных областях северного и южного полушарий, а также в высокогорьях тропической и субтропической зон. В странах СНГ встречается 184 вида, относящихся к 5 родам. Все камнеломковые — травы, в особо жестких климатических условиях образующие плотные подушковидные куртинки. Типичные представители камнеломковых в нашей флоре, встречающиеся почти на всей территории России, — невысокие влаголюбивые травы — камнеломка болотная (*Saxi-*

fraga hirculus) и селезеночник обыкновенный (*Chrysosplenium alternifolium*, рис. 275). Ряд декоративных камнеломок встречается в России также в Предкавказье и в горах Сибири. На юге Сибири широко распространен бадан толстолостный (*Bergenia crassifolia*), иногда выращиваемый в Европейской России в качестве декоративного растения. Его листья и корневища содержат до 27 % танидов, их широко используют в медицине. Перезимовавшие потемневшие листья могут служить заменителем чая.

Обоеполые или очень редко однополоые цветки камнеломковых одиночные или собраны в различного рода цимбидные соцветия. Чаще они актиноморфны, реже зигоморфны, когда 2 нижних соседних лепестка оказываются значительно крупнее остальных. Околоцветник обычно двойной, пятичленный, однако у селезеночника лепестки полностью редуцированы. Тычинок 5–10, а апокарпный или ценокарпный гинецей состоит из 2–5 плодолистиков. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя.

Пример формулы цветка:

бадан толстолостный (*Bergenia crassifolia*) — * ♀ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_5\text{A}_5\text{G}_{(5)}$

Плод — раскрывающаяся по перегородкам коробочка.

Камнеломковые играют заметную роль в растительном покрове высокогорий. Нередко они поселяются на осыпях, галечниках или в трещинах скал. Подобно толстянковым, камнеломковые активно размножаются вегетативно за счет выводковых почек, столонов и корневых отпрысков. Многие виды камнеломковых культивируют, они совершенно незаменимы при создании ка-

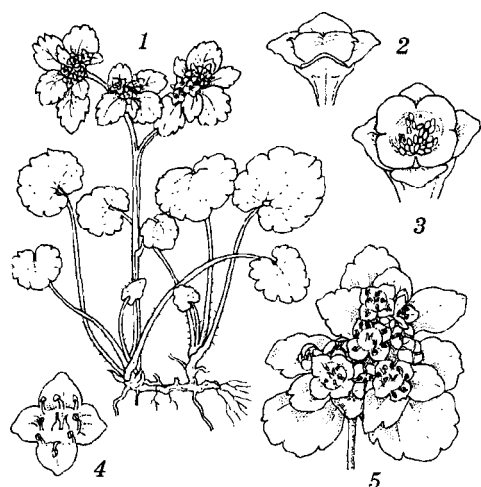


Рис. 275. Камнеломковые. Селезеночник обыкновенный (*Chrysosplenium alternifolium*):

1 — общий вид растения, 2 — плод, 3 — зрелый плод (открывшийся), 4 — цветок, 5 — соцветие

менистых садов и альпийских горок. Камнеломка столононосная (*S. stoloniifera*) с округлыми сильно опушенными красноватыми листьями и многочисленными поникающими усамми — обычное ампельное комнатное растение. У ряда представителей камнеломковых найдены таниды и сапонины.

Семейство крыжовниковые — Grossulariaceae, которое нередко включают в семейство камнеломковых, представлено одним очень полиморфным родом смородина (*Ribes*), часть видов которого иногда выделяют в самостоятельный род крыжовник (*Grossularia*). В семействе насчитывают около 150 видов, встречающихся в умеренной Евразии, горах Северо-Западной Африки и по всей Америке. Все они кустарники, по строению цветка очень сходные с камнеломковыми. Цветки обычно собраны в пазушные кисти; чашелистики срастаются основаниями в трубку, а лепестки сильно редуцированы. Тычинки чередуются с лепестками, а ценокарпный гинецей, состоящий из 2 плодолистиков, образует нижнюю завязь, развивающуюся позднее в сочную ягоду. Многие представители семейства широко культивируются как ягодные культуры.

Известные у нас сорта черной смородины выведены преимущественно на основе дикорастущей смородины черной (*R. nigrum*, рис. 276), а смородины красная (*R. rubrum*), колосистая (*R. spicatum*) и кислая (*R. acidum*) являются родоначальниками многочисленных сортов смородины с красными и золотистыми ягодами. Смородины черная, кислая и колосистая — естественные элементы нашей флоры и нередко обильно плодоносят в природе. Душистые листья черной смородины — незаменимая специя при засолке

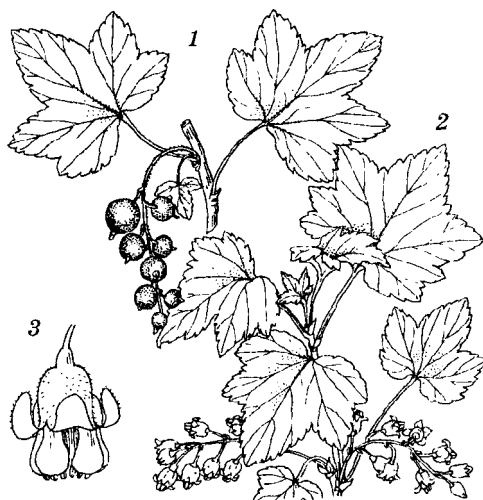


Рис. 276. Крыжовниковые. Смородина черная (*Ribes nigrum*):

1 — часть побега с плодами, 2 — верхушка цветущего побега, 3 — цветок

грибов и огурцов. Крыжовник обыкновенный (*Grossularia reclinata*), отличающийся от настоящих смородин колючими побегами и опушенными ягодами, естественно распространен в Европе. На основе этого растения получено большинство сортов культивируемого у нас культурного крыжовника. Плоды смородины черной содержат значительное количество аскорбиновой кислоты и используются в медицине в различных поливитаминных сборах.

ПОРЯДОК РОСЯНКОВЫЕ — DROSERALES

Семейство росянковые — Droseraceae включает 4 рода и около 100 видов. Преимущественно это небольшие, наземные, розеткообразующие болотные травы, распространенные почти по всему миру с наибольшим разнообразием в Австралии и Новой Зеландии. Встречаются среди росянковых и небольшие по-

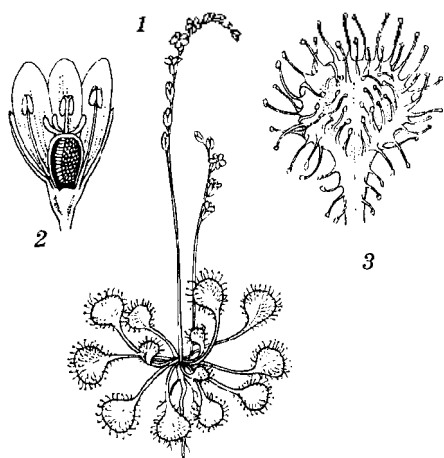


Рис. 277. Росянковые. Росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок в разрезе, 3 — лист с железистыми волосками

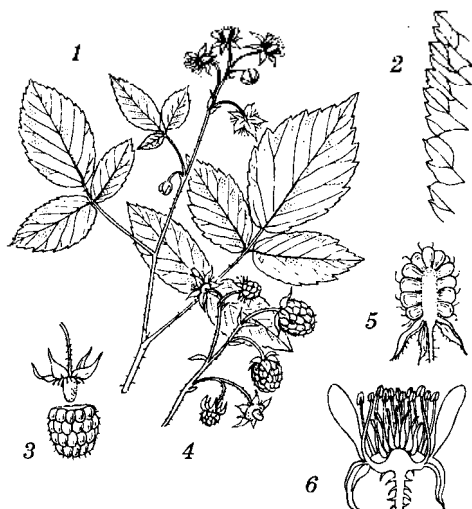


Рис. 278. Розоцветные, подсем. розоцветные. Малина (*Rubus idaeus*):

1 — часть побега с цветками, 2 — край листа, 3 — плод, 4 — часть побега с плодами, 5 — плод в разрезе, 6 — цветок в разрезе

лукустарники, например обитающий в Испании, Португалии и Марокко росолист лузитанский (*Drosophyllum lusitanicum*), а один из представителей семейства — альдрованда пузырчатая (*Aldrovanda vesiculosa*) — свободноплавающее погруженно-водное растение. Этот редчайший вид, обитающий обычно в крупных стоячих или медленно текущих хорошо прогреваемых водоемах, можно встретить и у нас в европейской части России и на Дальнем Востоке. Несравненно более обычны росянки круглолистная (*Drosera rotundifolia*, рис. 277) и английская (*D. anglica*), являющиеся неперменным элементом верховых сфагновых болот севера Евразии. Характерной чертой росянок является переход их к насекомоядности. У росянок и росолиста листья несут клейкие железистые волоски, к которым и прилипают мелкие насекомые. Затем лист

обычно изгибается так, что многочисленные соседние волоски окружают жертву и переваривают ее своими выделениями. Их мелкие, актиноморфные, обоеполые цветки с двойным пятичленным околоцветником обычно собраны в конечные колосовидные соцветия. Ценокарпный гинецей образован 3 или 5 плодolistиками. Завязь верхняя со свободными столбиками. Плод — коробочка, а очень мелкие семена распространяются обычно водой.

ПОРЯДОК РОЗОЦВЕТНЫЕ — ROSALES

К порядку относится 3 близких семейства, из которых будет рассмотрено лишь важнейшее — розоцветные.

Семейство розоцветные — Rosaceae. Розоцветные включают около 100 родов и свыше 3000 видов. В странах СНГ естественно обитает не менее 1200 видов, относящихся к 57

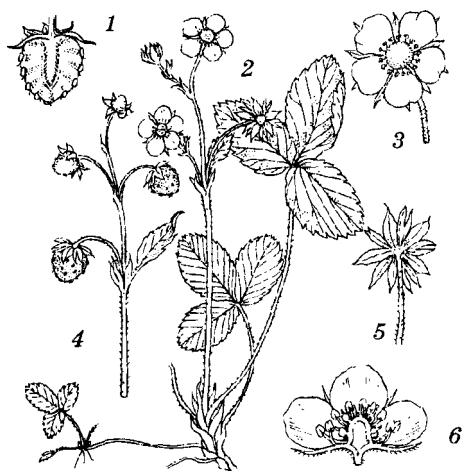


Рис. 279. Розоцветные, подсем. розо-
вые. Земляника (*Fragaria vesca*):

1 — плод в разрезе, 2 — общий вид расте-
ния с цветками, 3 — цветок, 4 — часть побе-
га с плодами, 5 — чашечка с подчашием,
6 — цветок в разрезе

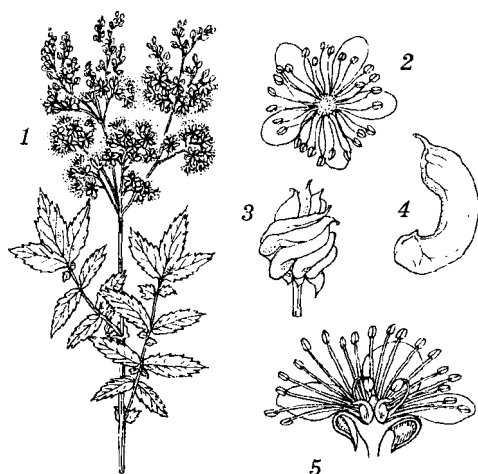


Рис. 280. Розоцветные, подсем. спирей-
ные. Таволга вязолистная (*Filipendula*
ulmaria):

1 — верхняя часть побега с соцветием,
2 — цветок, 3 — плод (многолистовка),
4 — отдельная листовка, 5 — цветок в разрезе

родам. Кроме того, довольно много видов интродуцировано из флор зарубежных стран. Представители розоцветных распространены очень широко, но заметно преобладают в субтропических и умеренных областях северного полушария. Такие всем знакомые деревья, как рябина (*Sorbus*), черемуха (*Padus*), яблоня (*Malus*), груша (*Pyrus*), вишня (*Cerasus*), слива (*Prunus*), относящиеся к розоцветным, — неотъемлемый элемент российских естественных и культурных ландшафтов. Едва ли можно представить леса и луга Центральной России без зарослей шиповника (*Rosa*), малины (*Rubus idaeus*, рис. 278), ежевики (*Rubus caesius*), терновника (*Prunus spinosa*), таких всем известных ягод, как земляника (виды *Fragaria*, рис. 279), костяника (*Rubus saxatilis*), княженика (*Rubus arcticus*) и др. Множество и других менее известных древесных, кустарниковых и

травянистых розоцветных встречается на просторах всей страны от арктических пустынь на севере до степей и полупустынь на юге. Среди розоцветных известны вечнозеленые и листопадные деревья и кустарники, полукустарники и травы. Листья их очередные, редко супротивные, простые или сложные, с прилистниками.

Соцветия цимовидные или ботриовидные, в последнем случае чаще всего в виде кисти.

Цветки розоцветных легко узнаваемы, но характеризуются большим морфологическим разнообразием. В целом цветки правильные, обоеполые, нередко довольно крупные. 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,



Рис. 281. Розоцветные, подсем. розовые. Шиповник собачий (*Rosa canina*):

1 — цветок в разрезе (показан гипантий), 2 — часть побега с цветками, 3 — чашечка, 4 — плод (шикародий в разрезе), 5 — часть побега с плодами

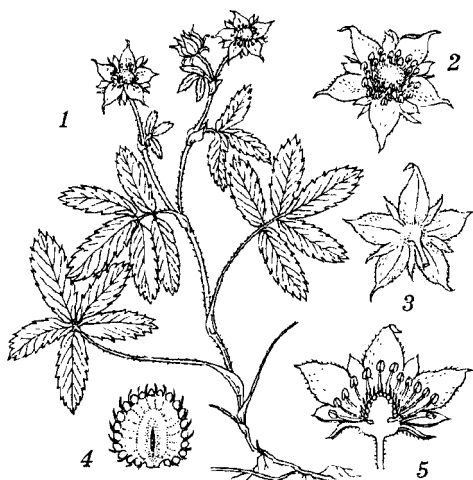


Рис. 282. Розоцветные, подсем. розовые. Сабельник болотный (*Comarum palustre*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок, 3 — чашечка с подчашием, 4 — плод (многоорешек в разрезе), 5 — цветок в разрезе

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 ней, а при созревании плода становится сочным (сочная часть плодов груши и яблоны). Андроецй 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. Особенности цветков, а также плодов позволяют разделить семейство розоцветных на четыре подсемейства: спирейные (*Spiraeoideae*), розовые (*Rosoideae*), яблоневые (*Maloideae*) и сливовые (*Prunoideae*). Морфологические различия между подсемействами приведены в таблице 6.

Примеры формул цветков:

таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*, рис. 280 — подсемейство *Spiraeoideae*) — * ♂ $Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_{6-10}$
 шиповник собачий (*Rosa canina*, рис. 281 — подсемейство *Rosoideae*) — * ♀ $Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_{20}$

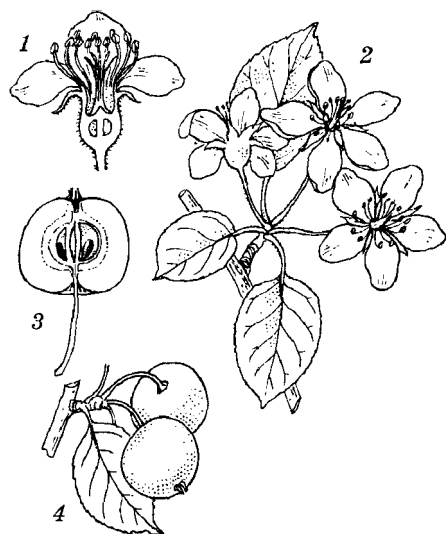


Рис. 283. Розоцветные, подсем. яблоневые. Яблоня домашняя (*Malus × domestica*):

1 — цветок в разрезе, 2 — часть побега с цветками, 3 — плод в разрезе, 4 — часть побега с плодами



Рис. 284. Розоцветные, подсем. сливовые. Терн (*Prunus spinosa*):

1 — часть побега с цветками, 2 — часть побега с плодами, 3 — плод — однокостянка в разрезе, 4 — косточка, 5 — цветок, 6 — цветок в разрезе

сабельник болотный (*Comarum palustre*, рис. 282 — подсемейство *Rosoideae*) — * ♂ $Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_{\infty}$

яблоня домашняя (*Malus × domestica*, рис. 283 — подсемейство *Maloideae*) — * ♂ $Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_{(5)}$

терн (*Prunus spinosa*, рис. 284 — подсемейство *Prunoideae*) — * ♂ $Ca_{(5)}Co_5A_{20}G_1$

Плоды розоцветных разнообразны. Это, прежде всего апокарпии: многолистовка, многокостянка и многоорешек. Специализированный многоорешек, называемый земляничной, или фрагой, развивается у представителей рода фрагария, или земляника (*Fragaria*). Отдельные плодики сидят на мясистом разросшемся цветоложе. Плод шиповника, так-

же являющийся многоорешком, образован вогнутым кувшинчатым мясистым гипантием. Его следует называть цинародием (буквально с греческого — «собачья роза»). В подсемействе сливовых плод — монокарпий: однокостянка. Все ценокарпные плоды яблоневых относятся к типу яблоко. 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, шиповник и др.).

Семена некоторых розоцветных (например, видов рода прунус — *Prunus*) содержат значительное количество жирного масла; у многих видов этого рода обнаружены цианогенные гликозиды (соединения, отщепляющие синильную кислоту).

Характеристика подсемейств семейства розоцветных

Признак	Таксоны			
	Spiraeoideae	Rosoideae	Maloideae	Prunoideae
Гинецей	апокарпный	апокарпный, редко монокарпный	ценокарпный	монокарпный
Число плодолистиков в гинецее	(1)5-8	(1)3-∞	5-8	1
Завязь	верхняя	верхняя	нижняя	верхняя
Подчашие	отсутствует	нередко имеется	отсутствует	отсутствует
Тип плода	многолистовка	многоорешек, многокостянка, земляничина, цинародий	яблоко	однокостянка

Довольно обычны у розоцветных три-терпеновые сапонины, таниды, терпеноиды и полисахариды (в виде слизи). 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, яблоки, груши, айвы (*Cydonia sinensis*), малины и земляники.

«Королевой цветов» считается роза (около 5000 сортов), созданная на базе нескольких, по-видимому, гибридных видов, прежде всего вечнозеленой розы китайской (*Rosa chinensis*) и листопадной розы дамасской (*R. damascena*) с ее махровыми крупными цветками. Лепестки некоторых роз дают так называемое розовое эфирное масло, используемое в парфюмерии и медицине. Лекарственными являются плоды черемухи

(*Padus avium*), корни кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis*), корневища лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta*, рис. 285). 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 МИРТОВЫЕ — MYRTALES

К порядку относятся 16 семейств, наиболее известными из которых являются миртовые, дербенниковые, гранатовые и кипрейные. Для большинства представителей порядка очень характерно супротивное листорасположение.

Семейство миртовые — Myrtaceae. Семейство объединяет более 145 родов и не менее 3600 видов. Представители семейства обитают главным образом в тропиках и субтропиках, причем наибольшее их видовое разнообразие отмечено для

Южной Америки и Австралии. В странах СНГ в районе Кавказа и отчасти в Крыму культивируют 8–10 видов эвкалиптов (*Eucalyptus*), мирт обыкновенный (*Myrtus communis*) и фейхоа Селлова (*Feijoa sellowiana*). Наиболее известен уже упомянутый, преимущественно австралийский род эвкалипт, насчитывающий примерно 500 видов.

Все миртовые — вечнозеленые деревья или кустарники, причем для стволов некоторых древесных видов характерно отслаивание и ежегодное сбрасывание наружных слоев коры.

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 цимеоидных или ботриоидных соцветиях, иногда одиночные (мирт обыкновенный). Околоцветник двойной,

четырёх- или пятичленный; нередко весь околоцветник, только чашечка или только венчик сростаются, образуя своеобразный колпачок, называемый калиптрой, опадающий при распускании бутона. 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.

Примеры формул цветков:

каллистемон лимонный (*Callistemon citrinus*) — * ♂ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_5\text{A}_{\infty}\text{G}_{(3)}$

эвкалипт крупноплодный (*Eucalyptus macrocarpa*, рис. 286) —

* ♀ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_5\text{A}_{\infty}\text{G}_{(3)}$ —

Плод — ценокарпий: ягода, орех, костянка или коробочка. Семена со скудным эндоспермом или без него.

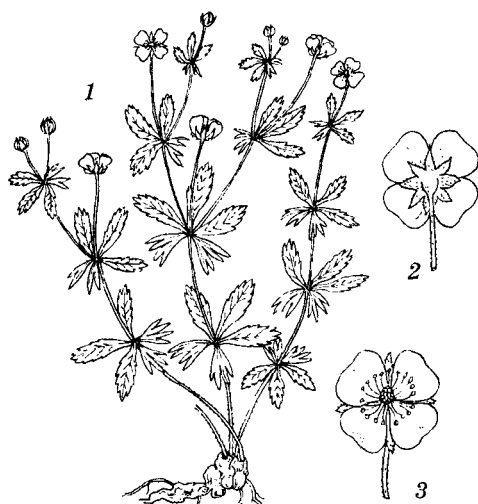


Рис. 285. Розоцветные, подсем. розовые. Лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок снизу (венчик и чашечка с подчашием), 3 — цветок

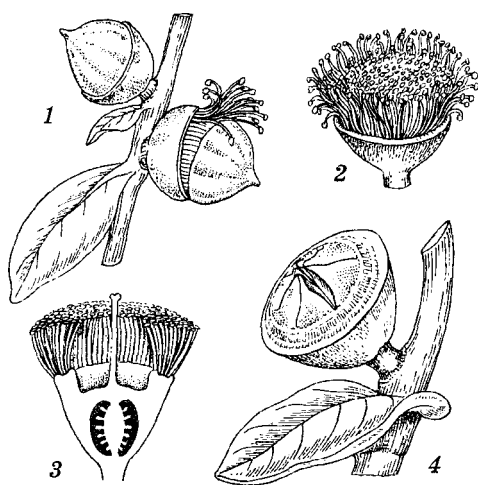


Рис. 286. Миртовые. Эвкалипт крупноплодный (*Eucalyptus macrocarpa*):

1 — часть побега с бутонем и раскрывающимся бутонем при опадении калиптры, 2 — цветок, 3 — цветок в разрезе, 4 — плод

Виды миртовых содержат ценные эфирные масла. Найдены разнообразные фенольные соединения: лейкоантоцианидины, таниды, фенолоскислоты. Цианогенные гликозиды и алкалоиды редки.

Миртовые играют очень большую роль в сложении ряда типов тропических и субтропических лесов и кустарниковых сообществ. Многие из них дают высококачественную, быстро созревающую древесину. Бутоны гвоздичного дерева (*Syzygium aromaticum*), так называемая гвоздика, — пряность мирового значения. Плоды представителей родов фейхоа, псидиум (*Psidium*), сизигиум (*Syzygium*) и многих других обладают весьма высокими вкусовыми качествами. Многие виды культивируют как декоративные и лекарственные растения, содержащие эфирные масла (гвоздичное, эвкалиптовое, каюпутовое), издавна широко используемые в медицине и парфюмерии.

Семейство дербенниковые — *Lythraceae*. Семейство представлено 28 родами и 600 видами и, подобно миртовым, распространено преимущественно в тропиках. Помимо деревьев и кустарников, в их числе довольно много влаголюбивых и болотных трав, часть из которых проникает далеко на север. В России весьма обычен дербенник иволистный (*Lythrum salicaria*, рис. 287).

Цветки дербенниковых собраны в пазушные или терминальные кисти и метелки, реже в головки или щитки. Обычно они актиноморфные, с двойным или безлепестным, 4–6–членным околоцветником и более или менее длинной цветочной трубкой, к которой лепестки (если имеются) прикреплены с внутренней стороны своими основаниями. Тычинок обычно в 2 раза больше, чем сегментов околоцветника, но иногда вслед-

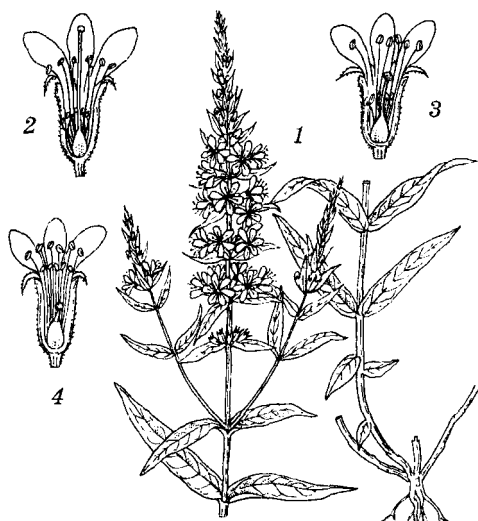


Рис. 287. Дербенниковые. Дербенник иволистный (*Lythrum salicaria*):

1 — общий вид растения; длинно- (2), средне- (3) и короткостолбчатый (4) цветки (в разрезе)

ствие расщепления их нитей число тычинок доходит до 100 и более. Гинецей ценокарпный, завязь верхняя, 2–6–гнездная с полностью развитыми или неполными перегородками. Плод — сухая коробочка, обычно вскрывающаяся по гнездам. Семена иногда снабжены летучкой, а проростки прибрежно-водного дербенника иволистного обладают хорошей плавучестью и успешно распространяются водой.

У многих древесных видов семейства высококачественная древесина. На Черноморском побережье Кавказа иногда выращивают декоративную лагерстремию индийскую (*Lagerstroemia indica*) с красивыми розоватыми или белыми цветками. К дербенниковым относится и лавсония невооруженная, или хна (*Lawsonia inermis*), происходящая из тропиков Старого Света, ее выращивают в более северных районах как двулет-

ную культуру. Сухие листья этого растения используют для окраски волос, шерсти, шелка и пищевых продуктов в коричневый, оранжевый или желтый цвет.

Семейство гранатовые — *Punicaceae*. Семейство представлено единственным родом с 2 видами, один из которых — гранат сокотранский (*Punica protopunica*) встречается только на острове Сокотра (Индийский океан, южнее республики Йемен), а другой — гранат обыкновенный (*P. granatum*, рис. 288) распространен на юго-востоке Европы, Ближнем Востоке и Центральной Азии. Оба вида крупные кустарники. Цветки обоеполые, актиноморфные, расположенные по одному или по несколько на верхушках укороченных побегов, 4–7-членный околоцветник состоит из тонких ярко-красных лепестков и мясистой жесткой чашечки, всегда остающейся на верхушке плода. Многочисленные тычинки прикреплены в 3–4 круга к стенке цветочной трубки. Ценокарпный гинецей, состоящий из нескольких плодолистиков, образует нижнюю завязь с тонким столбиком, несущим головчатое рыльце. Своеобразный плод граната носит название *гранатины*. Он окружен буровато-зеленым или пурпурно-красным околоплодником и наполнен многочисленными семенами. Наружный слой семенной кожуры образован сочной прозрачной тканью. Гранат обыкновенный — одна из древнейших плодовых культур человечества. Из сока его плодов, содержащего, кроме кислот и сахаров, большое количество витаминов, готовят разнообразные напитки, в том числе мягкие сухие вина. Плоды, корни, кору, листья и цветки граната широко используют в народной медицине многих стран. Некоторые формы, особенно с мах-

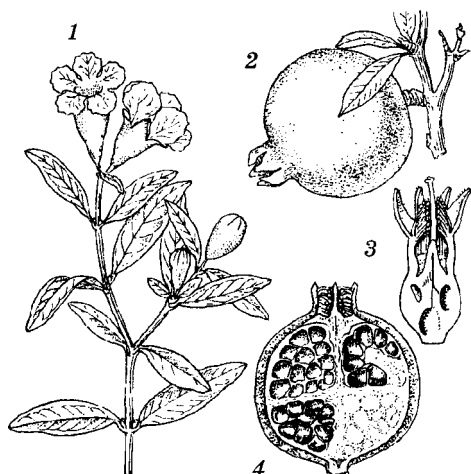


Рис. 288. Гранатовые. Гранат обыкновенный (*Punica granatum*):

1 — часть побега с цветками, 2 — плод, 3 — цветок в разрезе (лепестки удалены), 4 — плод в разрезе

ровыми яркими цветками, выращивают как декоративные растения.

Семейство кипрейные — *Onagraceae*. Распространенное по всему миру семейство, включающее приблизительно 17 родов и 680 видов. В странах СНГ растет около 90 видов, относящихся к 5 родам. Наиболее известен иван-чай узколистный (*Chaenenerion angustifolium*, рис. 289), встречающийся преимущественно на горячих во всех уголках России.

Большинство кипрейных травы; листья их простые, цельные, супротивные или очередные, без прилистников. Цветки правильные или слегка неправильные, обычно ярко окрашенные, обоеполые (отечественные представители), в кистях или одиночные (фуксия — *Fuchsia*). Околоцветник двойной, чашелистиков чаще 4, реже 2, почти свободных или частично сросшихся. Лепестков 4 или 2. Андроцей двукруговой или однокруговой (иван-чай). Тычинок обычно

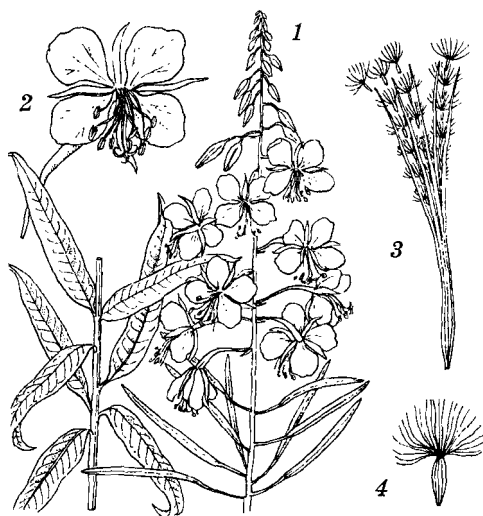


Рис. 289. Кипрейные. Иван-чай узколи-
стный (*Chamaenerion angustifolium*):

1 — верхняя часть побега с соцветием,
2 — цветок, 3 — плод — коробочка (вскры-
вающийся), 4 — семя с хохолком

8, из них 4, как правило, длиннее прочих. Гинецей ценокарпный, образован обычно четырьмя сросшимися плодолистиками. Завязь нижняя, четырех-, двухгнездная, обычно содержащая много семян. Столбик цельный или на верхушке четырехлопастный.

Примеры формул цветков:

иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*) — $\uparrow \text{ } \overset{\circ}{\underset{\circ}{\text{Ca}}}_4 \text{Co}_4 \text{A}_8 \text{G}_{(4)}$

фуксия (*Fuchsia sp.*)¹ —

* $\overset{\circ}{\underset{\circ}{\text{Ca}}}_4 \text{Co}_4 \text{A}_{4+4} \text{G}_{(4)}$

Плод — ценокарпий: обычно коробочка, вскрывающаяся сверху вниз четырьмя створками. Семена обычно с хохолками из длинных волосков, способствующих рассеиванию ветром.

У представителей семейства найдены таниды и флавоноиды, изредка встречаются цианогенные гликозиды и эфирные масла; алкалоиды, по-видимому, отсутствуют.

Иван-чай ранее использовался как суррогат чая, под названием «копорский чай»; растение это отличный медонос. Виды фуксии, энотеры (*Oenothera*), кларкии (*Clarkia*) и годетии (*Godetia*) известны как декоративные растения комнатной культуры и открытого грунта. Препарат иван-чая в настоящее время испытывается как противоопухолевое средство.

ПОРЯДОК БОБОВЫЕ — FABALES

Порядок содержит одно семейство бобовые.

Семейство бобовые — Fabaceae (s. l.), или **Leguminosae**. Огромное семейство, объединяющее 17000–18000 видов и приблизительно 650 родов. В странах СНГ не менее 2000 видов, относящихся к 180 родам. Семейство принято делить на основе особенностей почкостроения цветка на три подсемейства: цезальпиниевые, мимозовые, мотыльковые, которые иногда рассматривают в качестве самостоятельных семейств (рис. 290). Крупнейшее из них — подсемейство мотыльковые.

Семейства должны называться: *Mimosaceae* — мимозовые, *Caesalpinaceae* — цезальпиниевые и *Papilionaceae* (альтернативное название *Fabaceae*, s. str.) — мотыльковые, или бобовые в узком смысле.

Подсемейства следует назвать: *Mimosoideae*, *Caesalpinioideae* и *Papilionoideae* (альтернативное название *Faboideae*).

К бобовым принадлежит самый большой по числу видов род цветко-

¹ Чаще всего в культуре фуксия магелланова (*F. magellanica*) родом из Чили и Аргентины.

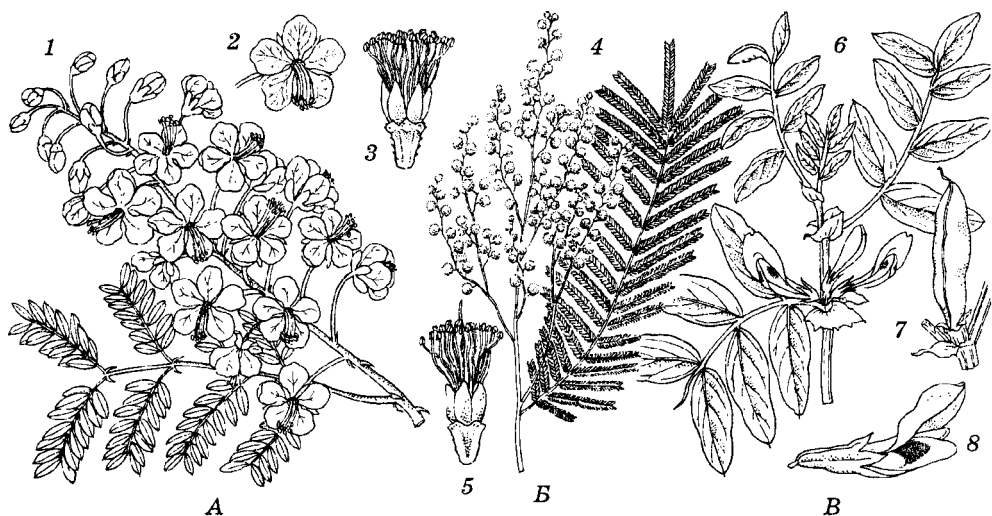


Рис. 290. Бобовые:

А — подсем. цезальпиниевые, цезальпиния японская (*Caesalpinia japonica*): 1 — часть побега с соцветием, 2 — цветок; Б — подсем. мимозовые, акация подбеленная (*Acacia dealbata*): 3 — мужской цветок, 4 — часть побега с соцветием, 5 — обоеполый цветок; В — подсем. мотыльковые, бобы конские (*Vicia faba*): 6 — часть побега с цветками, 7 — плод (боб), 8 — цветок

вых растений — астрагал (*Astragalus*) — около 2400 видов. Широко известны виды рода клевер (*Trifolium*), объединяющего примерно 320 видов; акации (*Acacia*), включающей около 1200 тропических и субтропических видов; мимозы (*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 местобитания.

Представители этого семейства способны подниматься в горы до

5 тыс. м высоты, обитать на Крайнем Севере и в жарких безводных пустынях, где они образуют прижатые к земле колючие подушки. Характерный пейзаж саванн и многих тропических редколесий создают плоские зонтиковидные кроны акаций.

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 участки разрастания паренхимной ткани корней вследствие внедрения и эндогенного (т. е. внутри растения) расселения азотфиксирующих бактерий из рода ризобиум (*Rhizobium* s. l.). Эти симбиотические бактерии способны

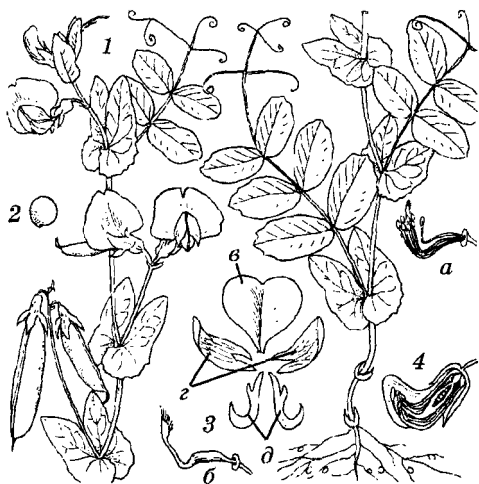


Рис. 291. Бобовые. Горох (*Pisum sativum*):

1 — общий вид растения с цветками и плодами, 2 — семя, 3 — элементы цветка (а — андроцей, б — гинецей, в — флаг, г — крылья, д — лодочка), 4 — цветок в разрезе

фиксировать свободный атмосферный азот, который затем использует растением.

Листья бобовых сложные: перистосложные и дважды перистосложные, редко вторично упрощенные (редуцированные до одного верхушечного листочка) или ложнопроситые, когда два верхушечных листочка двойчатосложного листа срастаются в одну цельную пластинку (род *Bauhinia*). У некоторых травянистых бобовых, например, у гороха (*Pisum*), верхние доли листа превращаются в цепляющиеся усики, иногда роль листовая пластинка целиком переходит к листовидным прилистникам. Ксерофитные же виды австралийских пустынных акаций (*Acacia*) иногда полностью утрачивают листовые пластинки, функция которых переходит к уплощенным черешкам листьев, так называемым филлодиям. У основания черешков и черешочков

бобовых часто имеются утолщения, которые благодаря изменению тургора приводят в движение листовую пластинку или только листочки. Из-за этого парноперистые листья многих бобовых на ночь складываются. А листочки мимозы стыдливой (*Mimosa pudica*) способны резко складываться и поникать даже от легкого прикосновения, вследствие мгновенной утраты тургора.

Соцветия бобовых очень разнообразны, чаще ботриоидные — кисти или метелки, реже головчатые кисти (клевер — *Trifolium*), изредка редуцированы до одного цветка.

Бобовые — перекрестноопыляемые растения. За редчайшим исключением, обоеполые цветки бобовых опыляются насекомыми (пчелами или шмелями); реже, у тропических бобовых, птицами и летучими мышами. Однако иногда отмечается и самоопыление (например, у гороха).

Цветки чаще всего пятичленные, реже четырехчленные, обычно зигоморфные у представителей подсемейств мотыльковых и цезальпиниевых и актиноморфные — у мимозовых.

При основании цветка у мотыльковых и цезальпиниевых заметен гипантий, образованный в результате срастания части тканей цветоложа, чашечки, тычинок и лепестков. Форма гипантия чаще кубковидная. По его краям как бы прикрепляются чашелистики, тычинки и лепестки.

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 (рис. 291). Верх-

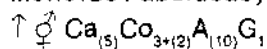
ний, наружный по положению в почке и обычно самый крупный лепесток получил название флага. Он способствует привлечению насекомых-опылителей. Боковые лепестки называются крыльями и используются насекомыми в качестве посадочной площадки. Самые внутренние по положению в почке лепестки обычно срастаются вдоль нижнего края, образуя лодочку¹ (сросшуюся часть лодочки называют килем). 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 и в почке сложены створчато.

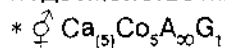
Андроцей у всех бобовых состоит из 10 тычинок и может быть одно- и двубратственным (девять — сросшиеся тем или иным образом, одна — свободная). Иногда все тычинки свободные. У мимозовых тычинки нередко расщепляются, и тогда андроцей кажется полимерным. Гинецей почти всегда монокарпный, с верхней завязью.

Примеры формул цветков:

бобы конские (*Vicia faba* — подсемейство *Faboideae*) —



акация вооруженная (*Acacia armata* — подсемейство *Mimosoideae*) —



церцис рождовый (*Cercis siliquastrum* — подсемейство *Caesalpinioideae*) — $\uparrow \frac{\sigma}{\text{♀}} \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_5 \text{A}_{10} \text{G}_1$

Плод — монокарпий: одно-, дву- или многосемянный боб, вскрывающийся по брюшному и спинному швам, не вскрывающийся или членистый. Семена относительно крупные, с эндоспермом или без него, зародыш с хорошо развитыми семядолями, прямой (у цельзапиниевых и мимозовых) или согнутый (у мотыльковых).

Внешне плоды бобовых исключительно разнообразны, а по величине могут достигать 1,5 м в длину (виды тропического рода *Entada*). Часто при раскрытии боба его створки скручиваются, разбрасывая семена. Нередко сам боб или его отдельные четковидные членики несут цепляющиеся выросты или пленчатые крыловидные придатки, способствующие распространению семян. Яркие окрашенные семена ряда тропических видов бобовых разносятся птицами и другими животными эндозоохорно. А у земляного ореха, или арахиса (*Arachis hypogaea*), формирующаяся завязь за счет отрицательного геотропизма вытягивающегося гинофора (ножки завязи) и цветоножки погружается в почву на 8–10 см, где и развивается плод.

В семенах бобовых содержатся в качестве запасных веществ 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.

Среди бобовых много пищевых культур мирового значения. К их числу относятся соя (*Glycine max*), фа-

¹ В школьном курсе ботаники эти лепестки по традиции называют, соответственно, парус, весла и лодочка.

соль (*Phaseolus vulgaris*), маш (*Vigna radiata*), арахис, горох (*Pisum sativum*), нут (*Cicer arietinum*), чечевица (*Lens culinaris*), конские бобы (*Vicia faba*) и многие другие. Все эти полезные растения человек выращивает уже многие тысячелетия, и в диком виде они часто неизвестны. Пищевая ценность бобовых определяется очень высоким содержанием в их семенах белка, крахмала и жиров. Мясистые бобы отдельных видов, содержащие большое количество кислот и сахаров, употребляют в качестве фруктов, например плоды средиземноморского рожкового дерева (*Ceratonia siliqua*) или широко выращиваемого в тропиках тамаринда индийского (*Tamarindus indica*). Исключительно велико кормовое значение бобовых. Как кормовые травы у нас выращивают несколько видов клевера, люцерны (*Medicago*), эспарцета (*Onobrychis*), люпина (*Lupinus*) и многие другие. Тропические деревья из семейства бобовых, например, кампешевое дерево (*Haematoxylon campechianum*), виды родов перикопсис (*Pericopsis*), дальбергия (*Dalbergia*) и некоторые другие дают ценнейшую плотную и исключительно красивую, а нередко душистую (виды настоящего сандала из рода *Pterocarpus*) древесину, окрашенную в розовые, красные, темно-коричневые или почти черные тона. Некоторые бобовые содержат камедь, из натеков на стволах ряда африканских акаций получают гуммиарабик, употребляемый в качестве натурального клея. Ряд красивоцветущих деревьев из этого семейства, например, делоникс королевский (*Delonix regia*) или сарака индийская (*Saraca indica*), служат украшением городов в тропиках. Удивительно красивы поникающие соцветия глицинии (*Wisteria sinensis*), древесной лианы, происходящей из Китая и

культивируемой у нас на Черноморском побережье. Другой широко культивируемый на Черноморском побережье Кавказа представитель бобовых, относящийся к подсемейству мимозовых — акация подбеленная (*Acacia dealbata*), неточно называемая мимозой. Как декоративные выходящие однолетники очень часто выращиваются некоторые формы фасоли и душистого горошка (*Lathyrus odoratus*), родина которого Средиземноморье. Среди бобовых есть и ценные красильные растения. Одно из них — индигофера красильная (*Indigofera tinctoria*) дает индиго — лучший природный краситель синего цвета. Некоторые виды донников с высоким содержанием кумаринов используются для ароматизации пищевых продуктов и табака.

Бобовые заметно улучшают плодородие почвы. Ежегодно представители 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. Софора японская (*Styphnolobium japonicum*) — промышленный источник получения флавоноида рутина, обладающего Р-витаминной активностью.

ПОРЯДОК САПИНДОВЫЕ — SAPINDALES

Порядок объединяет 8 семейств, самым крупным из которых является тропическое семейство сапиндовых, однако у нас наиболее известны

представители семейств кленовых и конскокаштановых.

Семейство кленовые — Асегасеае. Семейство представлено всего 2 родами, объединяющими около 120 видов. В странах СНГ естественно произрастает около 30 видов кленов (*Acer*) и ряд видов довольно широко культивируется. Все кленовые листопадные деревья или кустарники, распространенные в умеренных областях северного полушария, за исключением большей части Сибири. На востоке Азии они проникают в горы тропиков. Клен платановидный (*Acer platanoides*, рис. 292) — одна из лесообразующих пород широколиственных лесов Европейской России, доходит в подлеске до центра Карельского перешейка. Клены зеленокорый (*A. tegmentosum*), мелколистный (*A. mono*), приречный (*A. ginnala*) и некоторые другие играют заметную роль в лесах Дальнего Востока.

У большинства кленов листья имеют характерную лопастную форму, однако у некоторых видов они перистосложные. Листорасположение супротивное. Небольшие цветки собраны в кистевидные, щитковидные или метельчатые соцветия. Они чаще функционально однополые, с недоразвитыми тычинками или гинецеем. Околоцветник, как правило, двойной, чаще с 5 чашелистиками, 5 лепестками, 8 тычинками, ценокарпным гинецеем из 2 плодолистиков и верхней завязью. Для кленов характерно насекомопыление. Золотисто-желтые цветки многих кленов открываются еще до распускания листьев, наполняя весенний воздух чудесным медовым ароматом. В цветке обычно хорошо развит нектарный диск, выделяющий большое количество нектара, столь необходимого насекомым в это время года. Плод — дробный ценокарпий, состоит из 2

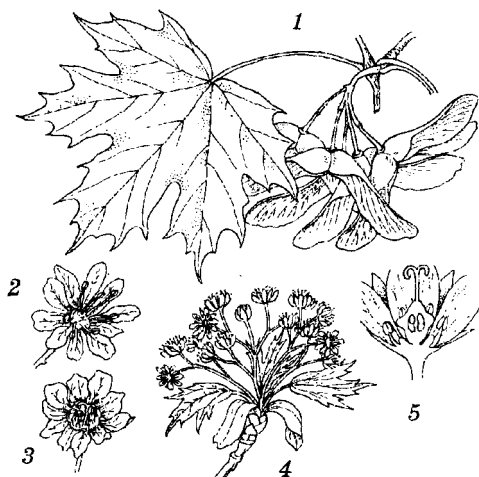


Рис. 292. Кленовые. Клен платановидный (*Acer platanoides*):

1 — часть побега с плодами, 2 — мужской цветок, 3 — обоеполый цветок, 4 — часть побега с цветками, 5 — обоеполый цветок в разрезе

орешковидных плодиков — мерикарпиев, снабженных длинным пленчатым крылом, способствующим распространению семян ветром. Клены, особенно клен платановидный, являются излюбленными растениями в озеленении городов. Осенью их ярко раскрашенные листья создают удивительно красочный и неповторимый колорит городских улиц и парков. Из-за исключительно быстрого роста у нас нередко выращивают и американский клен ясенелистный (*A. negundo*), имеющий непарно-перистосложные листья. Древесный сок клена сахарного (*A. saccharum*), распространенного в Северной Америке, можно использовать для получения сахара, а лист этого растения даже стал национальным символом Канады. Довольно много сахаров содержится в соке и некоторых других кленов. Кленовая древесина вполне хорошего качества и широко используется в столярном деле.

Семейство конскокаштановые — *Hippocastanaceae*. Семейство включает 2 рода и всего 15 видов, встречающихся небольшими изолированными очагами на территории Евразии, Северной и Южной Америки. В России представители семейства встречаются только в культуре.

Конскокаштановые — деревья или кустарники с крупными пальчато-сложными листьями. Их довольно крупные цветки собраны в прямостоячие тирсы, которые, подобно свечам на канделябре, торжественно возвышаются над верхушками побегов. Цветки зигоморфные, обоеполые, однако верхние цветки в соцветии часто имеют недоразвитый гинецей и плодов не образуют. Околоцветник из 5 зеленых чашелистиков и 4–5 свободных, ярко окрашенных лепестков. Тычинок 5–8, а ценокарпный гинецей образует 3-гнездную верхнюю завязь, несущую по 2 семязачатка в каждом гнезде. Столбик один, завершающийся простым рыльцем.

Пример формулы цветка:

конский каштан обыкновенный
(*Aesculus hippocastanum*,
рис. 293) — $\uparrow \frac{\sigma}{\text{♀}} \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{4-5} \text{A}_{5-8} \text{G}_{(3)}$

Плод — ценокарпий: односемянная коробочка, вскрывающаяся тремя створками. Семя крупное, с плотной спермодермой, без эндосперма.

Многие конские каштаны (*Aesculus*) — красивые деревья, прекрасно вписывающиеся в архитектурные ансамбли самых разных стилей. Поэтому некоторые из них, особенно конский каштан обыкновенный (*A. hippocastanum*), широко используют в озеленении городов и садово-парковом хозяйстве. Не следует смешивать конский каштан с его несъедобными семенами и каштан настоящий (*Castanea sativa*) из семейства буковых, чьи жареные плоды — излюбленное лакомство жителей Средиземноморья.

Препараты из семян и листьев конского каштана, содержащие сапонины, довольно широко применяют в научной медицине.

ПОРЯДОК РУТОВЫХ — *RUTALES*

Порядок объединяет 15 семейств, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках.

Семейство рутовые — *Rutaceae*. Семейство включает 150 родов и около 1600 видов. Наибольшее видовое разнообразие рутовых отмечено для Австралии и Южной Африки. В странах СНГ естественно произрастает 45 видов, относящихся к 7 родам. Несколько видов цитрусов (*Citrus*) культивируется в открытом грунте, в траншейной культуре и в комнатной культуре.

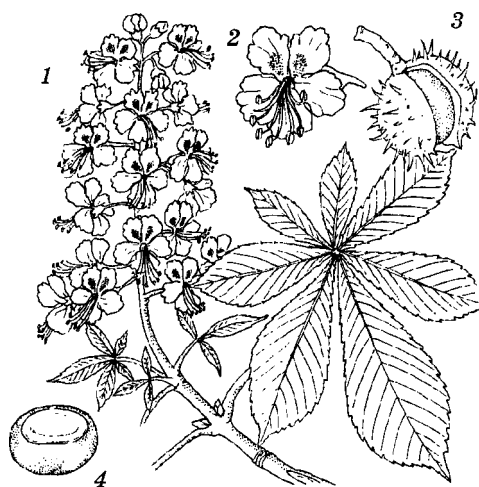


Рис. 293. Конскокаштановые. Конский каштан обыкновенный (*Aesculus hippocastanum*):

1 — часть побега с соцветием, 2 — цветок, 3 — плод, 4 — семя

Лишь немногие представители семейства заходят в умеренные климатические области Земли. Это виды ясенца (*Dictamnus*) и цельнолистника (*Haplophyllum*) — многолетние травы, встречающиеся у нас в Предкавказье, на Алтае и Дальнем Востоке. В Приморье, на Сахалине и Курильских островах встречаются и древесные рутовые — бархаты амурский (*Phellodendron amurense*) и сахалинский (*Ph. sachalinense*), достигающие 30 м высоты. В семействе рутовых много кустарников, деревьев и древесных лиан, побеги которых нередко несут крепкие колючки и шипы. Листорасположение очередное, реже супротивное. Тройчатосложные или простые листья рутовых всегда имеют эндогенные вместилища эфирных масел, которые просвечивают на листовой пластинке в виде мелких точек. Такие вместилища имеются также в коре и плодах рутовых. Иногда, как у ясенца, все растение покрыто железистыми трихомами.

Цветки рутовых актиноморфные или зигоморфные (ясенец), обоопольные. Они собраны в цимеоидные 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. Это связано с расщеплением андрогенеза 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, часто отчетливо лопастная.

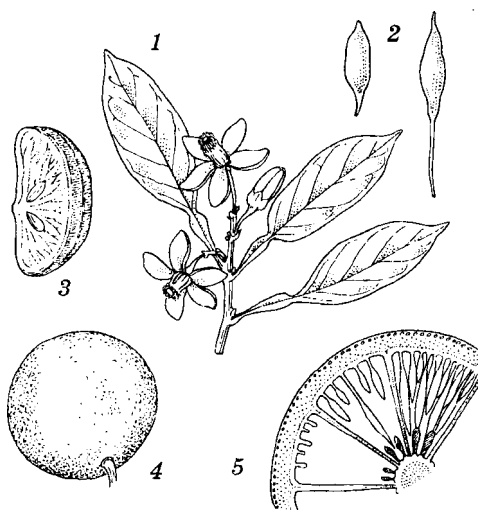
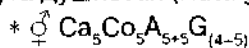


Рис. 294. Рутовые. Апельсин (*Citrus sinensis*):

1 — часть побега с цветками, 2 — соковые мешочки, 3 — отдельное гнездо гесперидия с семенами, 4 — плод (гесперидий), 5 — поперечный разрез плода

Примеры формул цветков:

рута душистая (*Ruta graveolens*) —



апельсин (*Citrus sinensis*,



Плоды, как правило, — ценокарпии, сухие или сочные. Среди ценокарпиев встречаются костянки (бархатное дерево — *Phellodendron*), весьма примитивные коробочки, напоминающие многолистовку (рута душистая — *Ruta graveolens*) и гесперидии (цитрусы).

Ряду культивируемых цитрусовых свойственна партенокарпия, т. е. образование плодов без оплодотворения. Семена рутовых имеют большой изогнутый или прямой зародыш, содержат эндосперм или лишены его.

Остановимся более подробно на плодах цитрусовых — гесперидиях. Гнезда завязи при образовании такого плода заполняются выростами внутреннего эпидермиса плодолистиков, так называемыми соковыми мешочками, образующими сочную мякоть, в которой располагаются семена.

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 важны в хозяйственном отношении представители подсемейства цитрусовых и, прежде всего рода цитрус. Культурные виды этого рода в диком виде неизвестны, являясь результатом длительной селекции каких-то дикорастущих форм, происходящих предположительно из тропиков Азии. В настоящее время весь земной шар опоясывает, так называемый «цитрусовый пояс» (тропики и субтропики), в пределах которого цитрусовые широко культивируются. Наиболее известны апельсин (*Citrus sinensis*), под который заняты наибольшие площади, лимон (*C. limon*), мандарин (*C. reticulata* и ряд близких видов). В Центральной Америке и южных штатах США разводят, главным образом, грейпфрут (*C. paradisi*). Менее известны другие представители цитрусовых: цитрон (*C. medica*), шеддок, или помпельмус (*C. grandis*) с его огромными, с небольшой арбуз, плодами и т. д. Ценные для парфюмерии эфирные масла дают бергамот (*C. bergamia*) и померанец, или горький апельсин (*C. aurantium*). Оба эти вида широко культивируют в Средиземноморье.

Наиболее холодостойкие формы цитрусовых выращивают на Черно-

морском побережье Кавказа — это самый северный район их возделывания. В Средней Азии в ряде районов существует траншейная культура лимонов. Вполне съедобны сочные плоды и некоторых других, преимущественно тропических, рутовых, а некоторые из представителей семейства дают древесину высокого качества.

Семейство анакардиевые — *Anacardiaceae*. К этому семейству относится 80–85 родов и около 600 видов, распространенных преимущественно в тропиках. Из представителей анакардиевых на самом юге России нередко выращивают скумпия кожевную (*Cotinus coggygria*, рис. 295) — кустарник, дико растущий в Предкавказье, листья которого важный источник танина. Кроме того, в Предкавказье распространена фисташка туполистная (*Pistacia mutica*), а на юге Сахалина и Курильских островах можно встретить токсикодендрон восточный (*Toxico-*



Рис. 295. Анакардиевые. Скумпия кожевная (*Cotinus coggygria*):

1 — часть побега с цветками, 2 — мужской цветок, 3 — женский цветок, 4 — плод, 5 — часть соплодия

dendron orientale). Среди анакардиевых нет травянистых форм. Их цветки сходны с цветками рутовых. Плоды — чаще всего костянки, нередко съедобные. Манго (*Mangifera indica*) — один из самых замечательных тропических фруктов. Семена фисташки настоящей (*Pistacia vera*) и ореха кешью (*Anacardium occidentale*) широко известны как деликатесные продукты. Представители семейства часто содержат красящие вещества, таниды и фенольные соединения, нередко вызывающие острые дерматиты. Многие анакардиевые дают древесину очень высокого качества, а камедь и воск, получаемые из древесного сока некоторых видов, находят разнообразное хозяйственное применение. Анакардиевые играют заметную роль в сложении влажных тропических лесов и других растительных группировок тропиков. Отдельные представители семейства достигают гигантских размеров, а в основании их стволов образуются мощные досковидные корни. Отмечено обжигающее действие листьев ряда анакардиевых, но некоторые из них используются в тибетской и китайской традиционных медицинах.

ПОРЯДОК ЛЬНОВЫЕ — LINALES

В порядок входит 6 семейств, из которых для жителей северных стран наиболее важны представители семейства льновых.

Семейство льновые — Linaceae. Семейство льновые объединяет 6 родов и около 250 видов. В странах СНГ 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 льновых простые, очередные, цель-

ные. Цветки 5-членные, правильные, обоеполые, в верхушечных цимбидных соцветиях. Околоцветник двойной, чашечка из 5 свободных чашелистиков. Лепестков 5, свободных. Андроцей состоит из одного или двух кругов; в первом случае имеет 5, во втором — 10 свободных тычинок. Основания тычинок часто несколько расширены и объединены в кольцо. Между нормально развитыми тычинками в однокруговом андроеце нередко заметны мелкие стаминодии. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 5 плодolistиков и образующий верхнюю, отчасти или полностью разделенную на гнезда завязь. Платентация осевая; в каждом гнезде по 1–2 семязачатка. Столбиков обычно 5, свободных. Характерна гетеростилия.

Пример формулы цветка:

лен обыкновенный (*Linum usitatissimum*, рис. 296) — * ♀ $C_5 C_5 A_5 G_{(5)}$

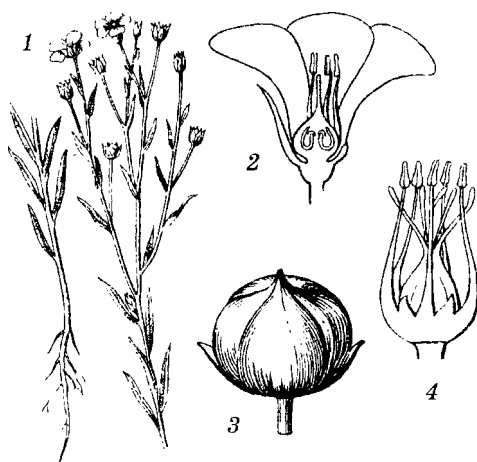


Рис. 296. Льновые. Лен обыкновенный (*Linum usitatissimum*):

1 — общий вид растения, 2 — продольный срез цветка, 3 — плод (коробочка), 4 — цветок без околоцветника

Плод — ценокарпий: чаще всего вскрывающаяся коробочка. Семена с прямым зародышем, окруженным эндоспермом. Нередко наружный ряд клеток семенной кожуры (спермодермы) 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 ценное для человека 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 СНГ.

Некоторые виды, например лен крупноцветковый (*L. grandiflorum*), разводят как декоративные растения. В медицине применяются прежде всего семена льна обыкновенного как обволакивающее средство, а из жирного масла получают некоторые антисклеротические препараты.

Семейство эритроксиловые — *Erythroxylaceae*. Семейство насчитывает 4 рода и около 260 видов. Его представители распространены только в тропиках и наиболее многочисленны в Центральной Америке. Большей частью это кустарники, реже небольшие деревья. Травянистых форм нет. Небольшие белые или желтоватые цветки эритроксиловых

морфологически сходны с цветками льновых, однако, из 3–4 плодолистиков развивается обычно только один, в результате чего образуется псевдомонокарпный костянковидный сочный плод. Лепестки эритроксиловых с внутренней стороны у основания всегда несут характерный языковидный вырост. К этому семейству принадлежит растение, с которым самым зловещим образом связана жизнь многих тысяч людей. Это кокаиновый куст (*Erythroxylum coca*), листья которого содержат сильнодействующие наркотические вещества, и прежде всего алкалоид кокаин, являющийся одним из наиболее распространенных и опасных наркотиков. Нелегальное выращивание кокаинового куста, переработка сырья и транспорт конечного смертоносного продукта составляют гигантскую подпольную индустрию в ряде стран Латинской Америки.

ПОРЯДОК ГЕРАНИЕВЫЕ — GERANIALES

В порядке 10 семейств, крупнейшие из которых — кисличные и гераниевые.

Семейство кисличные — *Oxalidaceae*. Семейство включает 7 родов и примерно 600 видов. В странах СНГ естественно произрастает 9 видов, относящихся к 2 родам.

Кисличные преимущественно многолетние травы с характерными тройчато- или тройчато-сложными листьями. Однако в тропиках те же самые кисличные могут быть кустарниками и небольшими деревьями, у которых листья как пальчато-, так и перистосложные. Кисличные распространены достаточно широко, но наибольшее видовое разнообразие отмечено в Центральной Америке и Южной Африке. Что же касается России, то обычным растением тенистых, по преимуществу еловых лесов, является кис-

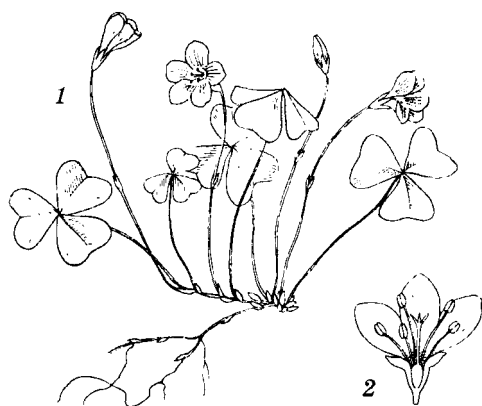


Рис. 297. Кисличные. Кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*):

1 — цветущее растение, 2 — разрез цветка

лица обыкновенная (*Oxalis acetosella*, рис. 297). Кислица обыкновенная мезофильное растение, однако в большом роде кислиц (*Oxalis*) достаточно много луковиче- и клубнеобразующих эфемероидов, а иногда встречаются листовые суккуленты с мясистыми, утолщенными черешками или ксерофиты, у которых роль листовой пластинки выполняют расширенные черешки листьев — филлодии.

Цветки кисличных одиночные или собраны в цимбидные соцветия (однобокие зонтики), актиноморфные и обоеполые, с 5 свободными чашелистиками и лепестками. Тычинок обычно 10, и располагаются они в двух кругах. Ценокарпный гинецей состоит из 5 сросшихся плодолистиков, образующих верхнюю завязь со свободными столбиками. У кислицы обыкновенной, наряду с обычными, часто развиваются клейстогамные самоопыляющиеся цветки. Плод — коробочка. Однако у древесных тропических кисличных из рода аверроа (*Averrhoa*) — билимби, или огуречно-го дерева (*A. bilimbi*), и карамболи

(*A. corambola*) плоды сочные (ягода). Несмотря на высокое содержание кислот, они довольно широко используются в пищу. В пищу используют и клубни ряда видов *Oxalis*.

Семейство гераниевые — Geraniaceae. Семейство включает 5 родов и около 750 видов, распространенных преимущественно в умеренных и субтропических широтах, хотя отдельные их представители изредка встречаются и в тропиках. В странах СНГ отмечено около 90 видов, относящихся к 2 родам. Гераниевые по преимуществу травы или кустарники, небольшие кустарники из рода саркокаулон (*Sarcocaulon*), обитающие в пустынях Юго-Западной Африки, имеют толстые мясистые одревесневающие стебли, покрытые колючками, образовавшимися из черешков рано опадающих листьев. Почти повсеместно встречаются у нас герани луговая (*Geranium pratense*), лесная (*G. sylvaticum*) и сибирская (*G. sibiricum*). Столь же часто в посевах и на обочинах дорог Европейской России можно встретить аистник цикutowый (*Erodium cicutarium*, рис. 298), — небольшую приземистую траву с мелкими розовыми цветками и характерными сильно вытянутыми плодами. Домашние «герани» относятся к богатому виду южноафриканскому роду пеларгония (*Pelargonium*), многие виды которого часто выращивают на окнах из-за крупных ярких цветков и душистых листьев. Для многих гераниевых характерны глубокогородчатые, пальчатолопастные или пальчаторассеченные листья, густо опушенные простыми и железистыми волосками, выделяющими эфирные масла. Цветки их похожи на цветки кисличных, но иногда, например, у представителей рода пеларгония, они становятся зигоморфными из-за об-

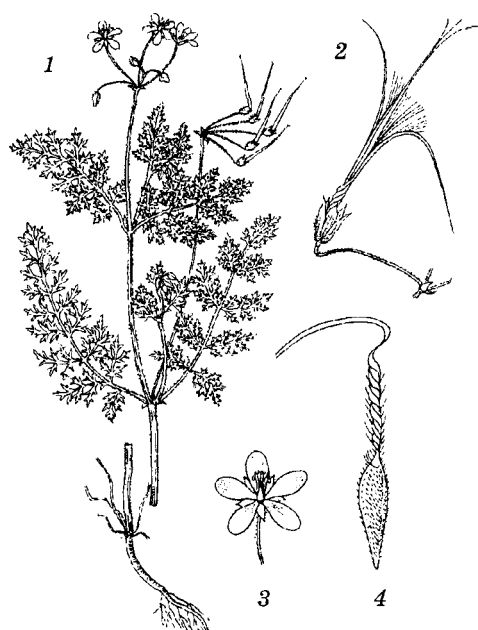


Рис. 298. Гераниевые. Аистник цикутый (*Erodium cicutarium*):

1 — общий вид растения, 2 — плод — дробная коробочка (вскрывающаяся), 3 — цветок, 4 — мерикарпий (плодик) со скрученной остью

разования одним из чашелистиков шпорцевидного нектарника. Плод гераниевых, образованный 5 плодолистиками, представляет собой сильно вытянутую дробную коробочку, в каждом из гнезд которой развивается по 1 семени. При раскрывании такой дробный плод разделяется на 5 плодиков (мерикарпиев) — продольных линейных, со скручивающимися створками, заключающими своим основанием семя. У аистников верхняя часть долей плода представляет собой длинную скрученную коротко опушенную ость, сходную с остью ковылей. Ость эта способна к гигроскопическим движениям и не только способствует распространению плодиков ветром,

но и заглубляет их в почву. Доли плода гераней остаются прикрепленными верхушками к центральной колонке плода, образованной брюшными стенками плодолистиков. При созревании наружные створки плода резко скручиваются, разбрасывая при этом семена, и венчают верхушку уже пустого плода наподобие миниатюрных пружинок. Некоторых представителей гераниевых, например, гибридную пеларгонию розовую (*P. roseum*), выращивают для получения эфирного гераниевого масла, широко используемого в парфюмерии (дешевый заменитель дорогого розового масла). Наши дикорастущие герани также могут служить эфирноносными, декоративными и лекарственными растениями.

Очень близко гераниевым семейство **капуциновых, или настурциевых (*Trapaecolaceae*)**. Оно хорошо известно по широко культивируемому декоративному растению — настурции большой (*Trapaecolum majus*). Капуциновые насчитывают 2 рода и около 80 видов, распространенных преимущественно в горных районах Южной Америки. В основном это мясистые полегающие или выющиеся травы с одиночными пазушными зигоморфными цветками, один из чашелистиков которых образует крупный шпорец. Ценокарпный гинецей образован тремя плодолистиками. При созревании плод распадается на 3 односемянных костянковидных мерикарпия. Выращивают настурции не только в декоративных целях, их сочные листья, бутоны, цветки и молодые семена содержат пряные вещества и могут употребляться в пищу в качестве своеобразной приправы. Некоторые клубнеобразующие виды настурций выращивают на их родине для получения питательных крахмалистых корнеплодов.

ПОРЯДОК БАЛЬЗАМИНОВЫЕ —
BALSAMINALES

К порядку относится только одно семейство бальзаминовые (*Balsaminaceae*), включающее 4 рода и около 700 видов, распространенных главным образом в тропической Азии и Африке, однако, отдельные их представители проникают также в умеренные области Евразии и Северной Америки. Это, прежде всего, виды недотроги (*Impatiens*) — мелкоцветковая (*I. parviflora*) и, особенно, обыкновенная (*I. noli-tangere*, рис. 299), часто встречающиеся на сырых почвах лесной зоны России. Их обополюе, зигоморфные цветки сходны с цветками гераниевых и капучиновых. Сходным образом здесь образуется и шпорец, формируемый одним из чашелистиков. Тычинок в цветке 5, причем они срастаются верхушками, образуя вместе с пыльниками особую крышечку, опадающую к моменту созревания рыльца. Ценокарпный гинецей состоит из 5 плодолистиков, образующих верхнюю завязь с 1 или 5 рыльцами. Плод — мясистая коробочка с многочисленными семенами. При его полном созревании, а иногда и раньше, стенки коробочки энергично скручиваются от механического раздражения, разрывая плод и буквально выстреливая зрелые семена по сторонам. Очень популярным декоративным комнатным растением раньше была недотрога бальзаминная, или бальзамин (*I. balsamina*), имеющая большое число сортов и форм с крупными, яркими, часто махровыми цветками. В качестве декоративного однолетника открытого грунта у нас иногда разводят недотрогу железистую (*I. glandulifera*) с крупными розовыми цветками, достигающую на хороших почвах 2 м высоты и легко дичающую.

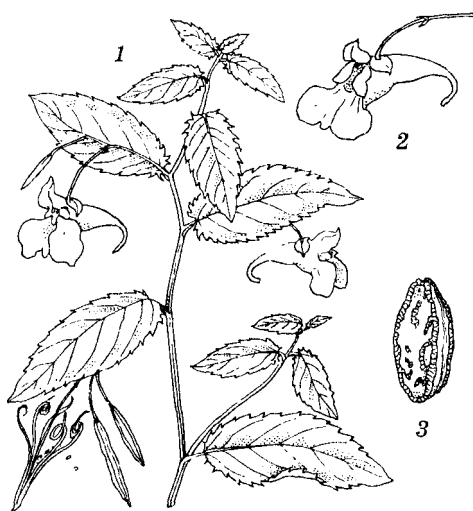


Рис. 299. Бальзаминовые. Недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*):

1 — часть побега с цветками и плодами,
2 — цветок, 3 — семя

ПОРЯДОК ИСТОДОВЫЕ — POLYGALALES

Порядок объединяет 7 семейств.

Семейство истодовые (*Polygalaceae*) включает 15 родов и около 900 видов, встречающихся по всему миру, за исключением приполярных областей, Новой Зеландии и Полинезии. В основном это небольшие, часто лиановидные кустарники, древесные лианы, невысокие деревья или травы, среди которых есть бесхлорофилльные сапрофиты и паразиты. В нашей стране истодовые представлены только небольшими многолетними, большей частью луговыми травами, относящимися к роду истод (*Polygala*). Многие из них, например истоды хохлатый (*P. comosa*, рис. 300), сибирский (*P. sibirica*) и др., очень обычны почти по всей России, однако из-за невысокого роста они, теряются в травостое и сравнительно мало заметны. Яркие окрашенные зигоморфные цветки исто-

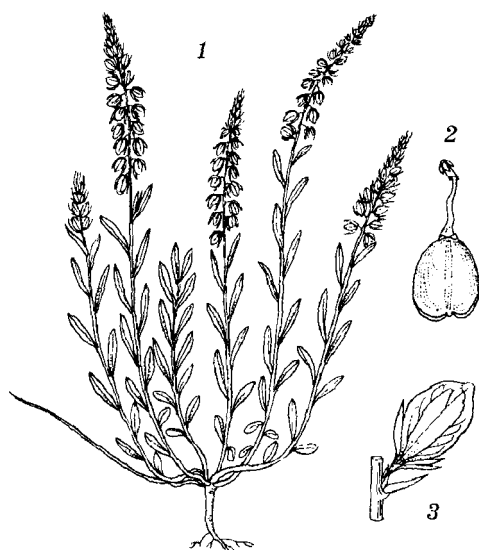


Рис. 300. Истодовые. Истод хохлатый (*Polygala comosa*):

1 — общий вид растения, 2 — плод, 3 — прицветники и прицветнички, скрывающие цветок

довых, снабженные прицветниками и прицветничками, собраны в верхушечных или пазушных кистях, колосьях или метелках. Чашелистиков 4–5, обычно они свободны, причем часто 2 внутренних чашелистика разрастаются в виде крыльев. Эти крылья не только играют роль лепестков, но и, оставаясь плотно сомкнутыми, защищают завязь в период ее развития. Лепестков может быть 5, но чаще их число уменьшается до 3. Средний лепесток в виде глубокой, бахромчатой на верхушке лодочки занимает нижнее положение и охватывает тычинки и пестик. Два верхних лепестка свободны или прирастают к лодочке (называемой иногда килем). Тычинок обычно 8, они свободные или срастаются в трубку. Ценокарпный гинецей, состоящий из 2–3 плодолистиков, образует верхнюю завязь с длинным, на верхушке

двулопастным столбиком. При этом одна лопасть несет рыльцевую поверхность, а другая покрыта волосками и служит для временного удержания пыльцы — приспособление к перекрестному энтомофильному опылению. Плод — ценокарпий: коробочка, костянка или ореховидный, обычно снабжен крылом. Семена часто имеют хохолок или сочные придатки, которые привлекают насекомых и птиц. Хозяйственное значение истодовых сравнительно невелико. Корневища некоторых наших дикорастущих истодов используют как эффективное отхаркивающее средство при заболеваниях дыхательных путей, а кроме того, их можно использовать в качестве миниатюрных декоративных растений в каменистых садах.

ПОРЯДОК БЕРЕСКЛЕТОВЫЕ — CELASTRALES

Порядок объединяет 6 семейств, из которых будет кратко охарактеризовано лишь **семейство бересклетовые (Celastraceae)**.

Семейство включает 58 родов и почти 900 видов, встречающихся, за исключением холодных приполярных областей, почти повсеместно, но с явным преобладанием в тропиках и субтропиках. У нас в стране известно около 20 представителей семейства, относящихся к родам бересклет (*Euonymus*) и древогубец (*Celastrus*). В лесах Европейской России очень обычен бересклет бородавчатый (*E. verrucosa*) — невысокий кустарник с характерными бородавчатыми выростами (пробковые выросты) на ветвях. На юге Восточной Сибири иногда встречается бересклет Маака (*E. maackii*). На юге Дальнего Востока, особенно на Сахалине и Курильских островах, можно увидеть и виды древогубца. Наиболее обыч-



Рис. 301. Бересклетовые. Бересклет европейский (*Euonymus europaea*):

1 — цветок, 2 — часть побега с цветками, 3 — часть побега с плодами, 4 — плод

ный из них — древогубец круглолистный (*C. orbiculata*) — древесная лиана, достигающая иногда 15 м длины. Среди бересклетовых нет травянистых форм, но, кроме кустарников, лиан и лиан-удушителей, здесь немало деревьев разной высоты. Листья обычно супротивные. Цветки почти всегда мелкие и невзрачные, часто собранные в различного типа цимбоидные соцветия. Они 4–5-членные, однополые или обоеполые, актиноморфные. Околоцветник в 2 кругах. Чашелистики и лепестки свободные или срастающиеся основаниями между собой. Тычинок обычно 4–5, а ценокарпный гинецей состоит из 2–5 плодолистиков. Завязь 2–5-гнездная, преимущественно верхняя, но иногда она срастается с массивным нектарным диском цветоложа и становится полунижней. Столбики свободные, короткие, отчего головчатые рыльца оказываются почти сидячими. Плоды бересклетовых — рас-

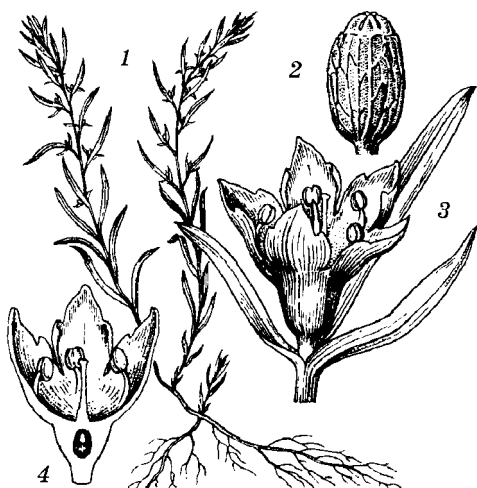


Рис. 302. Санталовые. Ленец растопыренный (*Thesium divaricatum*):

1 — общий вид растения, 2 — плод, 3 — цветок, 4 — цветок в разрезе

крывающиеся или нераскрывающиеся кожистые крылатые коробочки, реже костянки или ягоды. Семена часто окружены ярко-красной мякотью — ариллусом и, выпадая из коробочек, повисают на длинных семяносах. Нарядный вид семян привлекает птиц, которые их охотно склевывают. Корни бересклетов бородавчатого и европейского (*E. europaea*, рис. 301) содержат гуттаперчу. Некоторые бересклетовые используются в медицине, хотя алкалоиды, содержащиеся в их вегетативных органах, нередко сильно ядовиты.

ПОРЯДОК САНТАЛОВЫЕ — SANTALES

Порядок объединяет 8 семейств, из которых во флоре России представлены лишь санталовые и омеловые.

Семейство санталовые (*Santalaceae*) включает около 35 родов и немногим более 400 видов, распро-

страненных преимущественно в тропических и субтропических областях. Лишь очень немногие представители семейства проникают в умеренные широты, например виды рода ленец (*Thesium*, рис. 302). Около 10 видов этого рода встречается в России, преимущественно в Предкавказье и на юге Сибири. Все они низкорослые малозаметные травы сухих и светлых местообитаний. Среди санталовых очень много паразитических и полупаразитических форм (в тропиках), в том числе и высокоспециализированные эндопаразиты, все вегетативное развитие которых протекает в тканях растения-хозяина, однако встречаются и деревья. Листья у санталовых варьируют от обычных, нормально развитых, до сильно редуцированных, чешуевидных. Виды рода сандал (*Santalum*) обладают душистой, очень красивой и разнообразно окрашенной древесиной. Наиболее широко распространен сандал белый (*S. album*). Это невысокое дерево родом из Юго-Восточной Азии широко культивируют преимущественно в Индии ради общеизвестной поделочной сандаловой древесины, или белого сандала. Пудру из этой древесины используют в Азии для изготовления культовых курительных палочек, а также в косметических целях. Эфирное масло, получаемое из древесины сандала белого, используют в парфюмерии. Древесину высокого качества дают и многие другие виды древесных санталовых.

Семейство омеловые (*Viscaceae*) насчитывает 8 родов и около 450 видов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. Лишь немногие представители этого семейства заходят в умеренные широты, например, омела белая (*Viscum album*, рис. 303), ши-



Рис. 303. Омеловые. Омела белая (*Viscum album*):

1 — общий вид растения, 2 — плоды, 3 — побег с плодами

роко распространенная почти по всей Европе и довольно обычная на юге Европейской России. В Приморье у нас встречается еще один вид этого рода — омела окрашенная (*V. coloratum*). Все омеловые — небольшие вечнозеленые полупаразитические кустарники, поселяющиеся обычно в кронах деревьев. Иногда вегетативное тело омеловых целиком погружено в ткани хозяина и на поверхности коры пораженного растения появляются лишь цветки паразита. Сидячие цветки омеловых очень мелкие и невзрачные. Плоды — сочные ягоды с 1, реже 2–3 семенами. Клейкие семена омеловых обычно разносят птицы (эндо- и экзозоохорно). Они прорастают прямо на ветвях деревьев. При этом проросток быстро внедряется в ткани растения-хозяина, образуя обширные

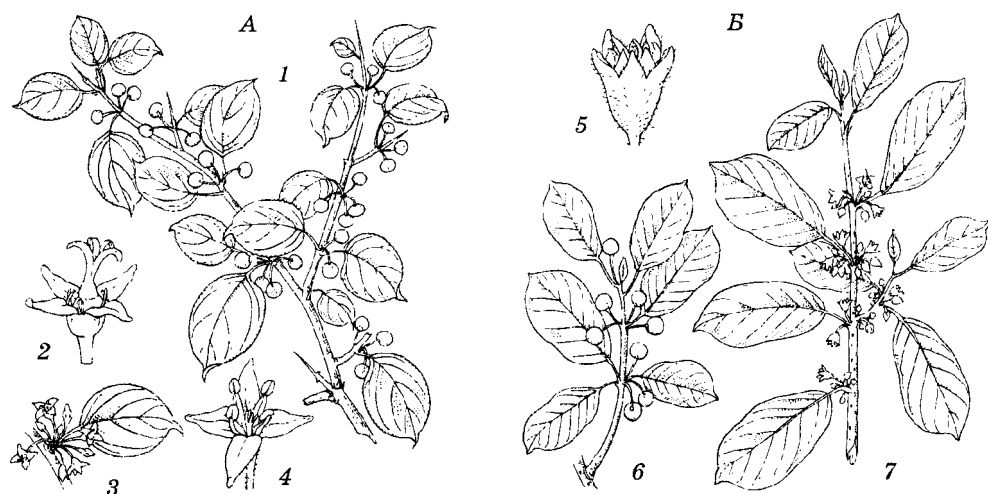


Рис. 304. Крушиновые:

А — жостер слабительный (*Rhamnus cathartica*): 1 — часть побега с плодами, 2 — женский цветок, 3 — часть побега с чешуйками, 4 — мужской цветок; **Б** — крушина ломкая, или ольховидная (*Frangula alnus*): 5 — цветок, 6 — часть побега с плодами, 7 — часть побега с чешуйками

тяжи «паразитической» ткани, от которой отходят побеги паразита. Паразитируют омеловые чаще на лиственных деревьях — тополе, яблоне, груше, клене, дубе и др. Однако некоторые представители семейства способны инфицировать и хвойные породы — можжевельник, пихту, сосну и лиственницу. Омелу белую издавна используют в медицине, правда без заметного успеха.

ПОРЯДОК КРУШИНОВЫЕ — RHAMNALES

Порядок содержит единственное семейство — крушиновые.

Семейство крушиновые — Rhamnaceae. В семействе насчитывается 60 родов и свыше 900 видов. В странах СНГ произрастает 27 видов, относящихся к 4 родам. В России наиболее известный представитель семейства — крушина ломкая (*Frangula alnus*, рис. 304) — один из самых обычных кустарников (или не-

больших деревьев) Европейской России и Сибири. Встречается в нашей стране и несколько видов рода жостер (*Rhamnus*). Почти повсеместно распространен жостер слабительный (*R. cathartica*, рис. 304), который в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке замещается жостером даурским (*R. daurica*). В Предкавказье крушиновые представлены видами крушины (*F. alnus*, *F. grandiflora*), рядом видов жостера, а также характерным представителем семейства — держи-деревом (*Paliurus spinachristi*). Тонкие побеги этого лазающего кустарника снабжены очень цепкими парными шипами, один из которых загнут вниз, а другой направлен косо вверх. Острые шипы и колючки, происходящие из видоизмененных побегов, вообще очень характерны для многих крушиновых.

Большинство крушиновых — кустарники и лианы, но встречаются здесь также подушковидные кустар-

нички, крупные деревья и как редкое исключение даже однолетние травы. Листья супротивные или реже очередные, нормально развитые, но иногда, как, например, у видов южноамериканского рода коллеция (*Colletia*), они исчезают вовсе и функцию фотосинтеза принимают на себя утолщенные колючие зеленые побеги.

Цветки почти всегда мелкие, невзрачные, собраны в пазушные цимбидные соцветия, редко одиночные. Они актиноморфные, 4–5-членные, обоеполые, реже однополые, и тогда растения двудомные, с двойным околоцветником. Лепестки охватывают противостоящие им тычинки. Нижняя или верхняя 1–4-гнездная завязь, образованная 2–4 плодолистиками, окружена или покрыта выраженным нектарным диском.

Примеры формул цветков:

жостер слабительный (*Rhamnus cathartica*):

мужской цветок — * ♂ $Ca_{(4)}Co_4A_4G_0$

женский — * ♀ $Ca_{(4)}Co_4A_0G_{(4)}$

крушина ломкая (*Frangula alnus*) —

* ♀ $Ca_{(5)}Co_5A_5G_{(3)}$

Плоды — ценокарпии: ценокарпные костянки (пиренарии), содержащие 2–4 косточки, «оболочки» которых, как полагают, эндокарпии. Реже плоды сухие схизокарпии, распадающиеся на отдельные доли — мерикарпии. Сухие плоды нередко имеют различные крылья и распространяются ветром, иногда они, высыхая, растрескиваются, с силой выбрасывая при этом семена. Сочные плоды распространяют птицы. Иногда животных привлекает не сам плод, а разрастающиеся мясистые плодоножки, как, например, у конфетного дерева (*Hovenia dulcis*). Плодоножки

этого растения, несущие маленькие сухие плодики, к моменту созревания семян становятся сочными и очень сахаристыми, окрашиваясь в желтоватый цвет. Эти сладкие и сочные образования служат лакомством, а само дерево широко культивируют как фруктовое и декоративное растение по всему миру, в том числе и у нас на Черноморском побережье. Происходит это растение из тропиков и субтропиков Азии.

Как плодовое растение субтропиков широко известен и зизифус, или китайский финик, ююба (*Ziziphus jujuba*), с мясистыми плодами, из которых особым способом готовят замечательные естественные конфеты с желеобразной начинкой, также выращиваемый на самом юге нашей страны. Издавна многие виды жостеров, крушин и зизифусов использовали в медицине и как ценные красильные растения.

Семейство лоховые — *Elaeagnaceae*. В этом маленьком семействе 3 рода и около 55 видов. В странах СНГ — 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. Многие лоховые известны прежде всего по широко культивируемому колючему кустарнику — облепихе крушиновой (*Hippophaë rhamnoides*, рис. 305), — в диком виде встречающемуся в России в Предкавказье и на юге Сибири. Менее известны культивируемые в качестве декоративных и почвоукрепляющих кустарников виды лоха (*Elaeagnus*).

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 (возможно цимойды). Они обоеполые (у многих видов лоха) или раздельнополые и тогда обычно растения двудомные (облепиха крушиновая¹). Околоцветник простой — только чашечка (2- или 4-членная), которая у обоеполых и женских цветков более или менее трубчатая и у мужских — почти плоская. Тычинок в обоеполых или мужских цветках 4 (реже 8) и они прирастают к внутренней поверхности чашечки. Гинецей состоит из единственного плодолистика (псевдомонокарпий? монокарпий?) с относительно длинным столбиком, несущим головчатое рыльце.

Примеры формул цветков:

облепиха крушиновая (*Hippophaë rhamnoides*):

мужской цветок — $* \sigma^{\frac{1}{2}} Ca_{(2)} Co_0 A_4 G_0$

женский — $* \varphi Ca_{(2)} Co_0 A_0 G_1$

лох узколистный (*Elaeagnus angustifolia*) — $* \sigma^{\frac{1}{2}} Ca_{(4)} Co_0 A_4 G_1$

Плод — монокарпий (может быть псевдомонокарпий): одноорешек или однокостянка. Семя одно, с прямым зародышем, без эндосперма или со слабо развитым эндоспермом.

Для семейства характерны полисахариды, выделяющиеся из трещин в коре в виде плотной камеди. Кроме того, найдены алкалоиды.

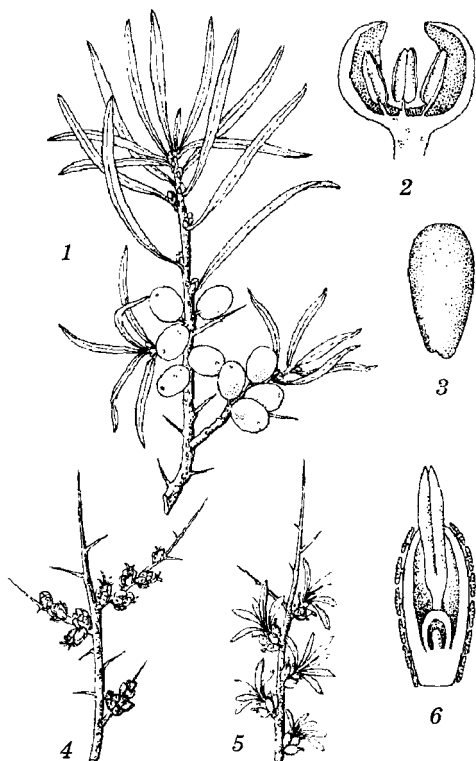


Рис. 305. Лоховые. Облепиха крушиновая (*Hippophaë rhamnoides*):

1 — часть побега с плодами, 2 — тычиночный цветок в разрезе, 3 — косточка, 4 — часть побега с мужскими цветками, 5 — часть побега с женскими цветками, 6 — пестичий цветок в разрезе

Лох узколистный (*E. angustifolia*) — обычный компонент насаждений, закрепляющих в южных районах европейской части стран СНГ 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 Евро-

¹ У облепихи ось женских соцветий длительно растет, превращаясь в побег или колючку.

пы до Китая. Плоды этого вида содержат целый комплекс витаминов (С, В₁, В₃, 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

Порядок объединяет 2 семейства.

Семейство виноградные — Vitaceae. Семейство включает 12 родов и около 700 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических широтах. В странах СНГ естественно произрастает 9 видов, относящихся к 3 родам. Несколько дикорастущих представителей встречаются в нашей стране на юге Дальнего Востока. Наиболее обычен из них виноград амурский (*V. amurensis*) — древесная лиана, достигающая 22 м длины и дающая плоды очень высокого качества. Для вертикального озеленения, особенно в городах, у нас нередко выращивают девичий виноград прикреплённый (*Parthenocissus inserta*), девичий виноград пятилисточковый (*P. quinquefolia*) и их естественный гибрид. Эти лианы с крупными пальчаторассечёнными листьями и черными ягодами достигают 20 и более метров длины. Происходят они из Северной Америки. Кроме того, широко культивируется виноград культурный (*Vitis vinifera*, рис. 306) — общеизвестное плодородное растение. Чаще всего виноградные — древесные лианы и лишь изредка кустарники или небольшие деревья, обычно с 3–5-лопастными или 3–5-пальчатораздельными листьями. Для лиан ха-

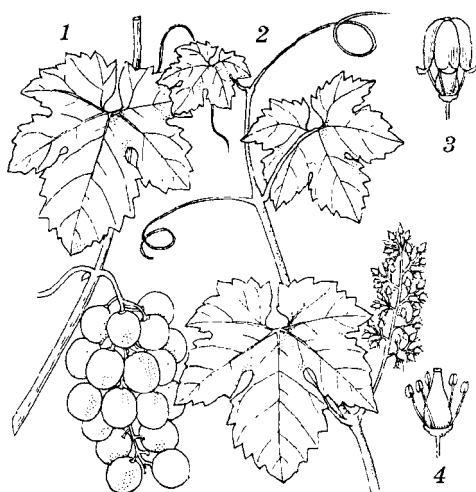


Рис. 306. Виноградные. Виноград культурный (*Vitis vinifera*):

1 — часть побега с плодами, 2 — часть побега с цветками, 3 — обрастание сросшихся венчика при распускании цветка, 4 — распустившийся цветок

рактерно наличие усиков, которые являются видоизменёнными соцветиями. Верхушки таких усиков иногда уплощаются и служат присосками, надёжно удерживающими растение даже на голых отвесных скалах. Известны и безлистные лиановидные стеблевые суккуленты, а также бочонковидные, запасующие воду в почти сферическом утолщённом стебле, или клубнеобразующие формы, образующие листья лишь на очень короткое время. Мелкие, невзрачные, актиноморфные, раздельнолопастные цветки виноградных собраны в цимбидные кистевидные соцветия. Чашечка обычно редуцирована до кольцевидного утолщения в основании венчика. Лепестков чаще 4–5. Они могут быть свободными или срастаться основаниями или верхушками. Ценокарпный гинецей состоит из 2 плодолистиков, образующих верх-

ную или полунижнюю завязь с простым столбиком, несущим головчатое, реже лопастное рыльце. Завязь 2-гнездная, с 1–2 семязачатками в каждом гнезде. Плод — мясистая или суховатая ягода с 1–4 семенами. Наиболее известный представитель — культурный виноград (*Vitis vinifera*) — одно из древнейших культурных растений человечества. Происходит он предположительно от винограда лесного (*V. sylvestris*), распространенного в Западной Европе, на Кавказе и в Малой Азии. Однако при создании культурных сортов винограда использовали и другие дикорастущие виды этого рода, широко распространенные в Азии и Северной Америке. Так, например, мускатные сорта получены при участии североамериканского винограда Изабеллы (*V. labrusca*), который также часто культивируют.

ПОРЯДОК КИЗИЛОВЫЕ — CORNALES

К порядку относится 8 очень мелких семейств, из которых наиболее известны собственно кизиловые.

Семейство кизиловые — Cornaceae. Семейство включает 55 видов, относящихся к 6 родам, 4 из которых очень близки между собой. Кроме тропиков Южного Китая, Восточной Африки, Центральной и Южной Америки, представители семейства широко распространены в умеренных и холодных областях северного полушария, проникая в арктические тундры. Сюда заходит, например, полукустарничковый дерен шведский (*Chamaepericlymenum suecicum*, рис. 307), довольно обычное растение лесотундр севера России, украшенное осенью ярко-красными плодами. В своем большинстве кизиловые — кустарники или небольшие деревья с супротивными цельными листьями и разнообраз-

ными цимеоидными соцветиями. В лесах Сибири и Дальнего Востока обычна свидина белая (*Swida alba*), а на западе России встречается свидина кроваво-красная (*S. sanguinea*). Эти небольшие кустарники с гибкими поникающими побегами иногда культивируют как декоративные растения. Кизил обыкновенный (*Cornus mas*) в диком виде встречается у нас в Предкавказье. Известно немало его крупноплодных сортов с вкусными, сочными, кисло-сладкими плодами, из которых делают превосходное варенье, сухофрукты, соки и сиропы. Мелкие, почти всегда обоеполые, актиноморфные цветки кизиловых состоят из 4–5 зубчиковидных чашелистиков, мелких лепестков и тычинок, присоединенных к краю нектарного диска и чередующихся с лепестками. Ценокарпный гинецей состоит из 2, редко 3–4 плодолистиков, образующих нижнюю, 2-гнездную завязь с простым столбиком, несущим головчатое рыльце. Плоды —



Рис. 307. Кизиловые. Дерен шведский (*Chamaepericlymenum suecicum*):

1 — побег плодоносящего растения, 2 — цветущее растение, 3 — цветок

ярко окрашенные костянки, которые могут у отдельных видов срастаться в сочное съедобное соплодие, как например, у кизила головчатого (*C. capitata*) или клубничного дерева, которое можно изредка встретить в культуре на Черноморском побережье Кавказа. Плотную и красивую древесину кизилых, особенно древесины кизила обыкновенного, используют для мелких поделок.

ПОРЯДОК ЗОНТИЧНЫЕ — APIALES

Порядок включает 2 крупных семейства зонтичные и аралиевые и совсем крошечное, но интересное семейство хельвингиевых, занимающее по ряду признаков промежуточное положение между порядками зонтичных и кизилых.

Семейство аралиевые — Araliaceae. Семейство объединяет около 850 видов, относящихся примерно к 80 родам. В России естественно произрастает 12 видов аралиевых, относящихся к 7 родам.

В России аралиевые встречаются на юге Дальнего Востока. Кроме знаменитого женьшеня (*Panax ginseng*, рис. 308), здесь обитают древесный калопанакс семиллопастый (*Kalopanax septemlobus*), кустарники — элутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*), акантопанакс сидячцеветковый (*Acanthopanax sessiliflorus*), заманиха (*Opiopanax elatus*) и несколько видов рода аралия (*Aralia*).

В Предкавказье распространен плющ обыкновенный (*Hedera helix*) наряду с близким плющом колхидским (*H. colchica*). В оптимальных условиях эти древесные лианы, выращиваемые нередко и дома, могут достигать 30 м длины. Преобладают среди аралиевых кустарники и небольшие деревья, хотя в семействе встречаются лиановидные, эпифитные и полуэпифитные формы, а так-

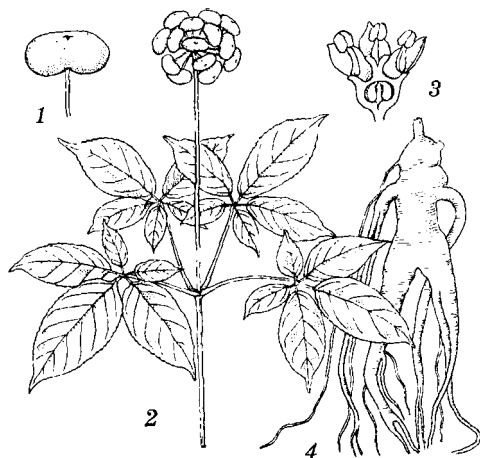


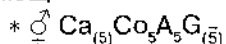
Рис. 308. Аралиевые. Женьшень (*Panax ginseng*):

1 — плод, 2 — часть побега с плодами, 3 — цветок в разрезе, 4 — корень.

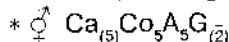
же многолетние травы. Для многих аралиевых характерны очередные, пальчатосложные или перистосложные листья, часто сближенные у верхушки слабоветвящихся побегов, нередко покрытых шипами. Черешки, как и у собственно зонтичных, охватывают побег широкими основаниями, оставляющими при опадании листа серповидный след.

Мелкие, невзрачные, актиноморфные цветки аралиевых часто собраны в крупные сложные соцветия, состоящие из отдельных простых зонтиков. Изредка соцветие редуцировано до одного зонтика, как, например, у женьшеня. Обычно цветки обоеполые с пятью зубчиковидными чашелистиками, небольшими лепестками и чередующимися с ними тычинками, а 2–5-гнездная нижняя завязь прикрыта нектарным диском и несет 2–5 свободных или частично сросшихся столбиков. В каждом из гнезд завязи формируется по одному семязачатку.

плющ обыкновенный (*Hedera helix*) —



женьшень (*Panax ginseng*) —



Аралиевые — энтомофильные растения.

Плод — ценокарпий: ценокарпная костянка, содержащая 2–5 семян. Семена имеют обильный эндосperm и маленький зародыш.

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 России в уссурийской тайге и занесенный в Красные книги СССР и РСФСР. Женьшень культивируется для медицинских целей (используется многолетний корень) в ряде стран, в том числе и в России. Помимо женьшеня, в медицине применяются элеутерококк колючий, 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 странах СНГ произрастает примерно 700 видов, относящихся к 135 родам.

Среди зонтичных много хорошо известных, используемых в пищу растений. Следует упомянуть морковь (*Daucus carota*, рис. 309), сельдерей (*Apium graveolens*), анис (*Pimpinella*

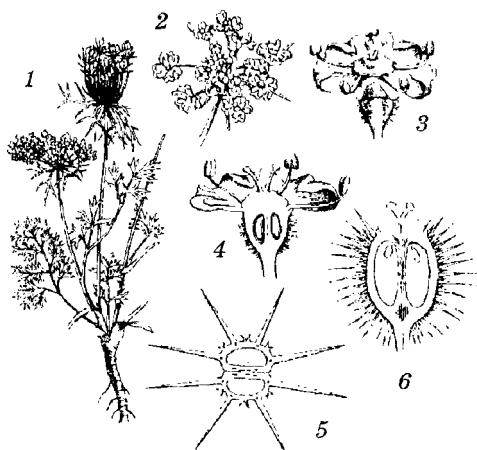


Рис. 309. Зонтичные. Морковь дикая (*Daucus carota*):

1 — общий вид растения, 2 — отдельное парциальное соцветие (зонтичек), 3 — цветок, 4 — продольный разрез цветка, 5 — плод — вископлодик (поперечный разрез), 6 — плод в разрезе (продольный срез)

anisum), тмин (*Carum carvi*), петрушку (*Petroselinum crispum*) и др. Хотя зонтичные встречаются по всему миру, подавляющее их большинство обитает в умеренно теплых 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.

Для степей и низкогорий юга Сибири характерны виды родов ферула (*Ferula*), прангос (*Prangos*) и др. Высокотравье гор Сибири и Кавказа, а также лугов Сахалина и Камчатки слагается видами дудника (*Angelica*) и борщевика (*Heracleum*), а в лесах средней полосы обычны виды сныти (*Aegopodium*) и купыря (*Anthriscus*). На болотах, сплавинах, по ручьям и берегам водоемов часто встречаются

ся виды из родов поручейник (*Sium*), омежник (*Oenanthe*), вех, или цикута (*Cicuta*) и горичник (*Peucedanum*).

Стебли зонтичных часто с полыми междоузлиями, в которых, 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 — *Vipuleurum*), их основания часто расширены и образуют влагалища, охватывающие 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 обертки (в последнем случае — оберточки).

Строение цветков зонтичных довольно однообразно. Околоцветник всегда двойной, пятичленный. Зубцы чашечки чаще всего короткие, малозаметные или совсем незаметные. Лепестки свободные; часто из узкого основания ноготка они расширяются, затем вновь суживаются близ верхушки и загибаются внутрь цветка. Тычинок всегда 5, прикрепленных к железистому диску и чередующихся с лепестками. 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 которого отходят два столбика, заканчивающиеся малозаметными рыльцами.

Пример формулы цветка:

купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*) — * ♂ $\frac{1}{2}$ Ca_5 , или... $\text{Co}_5\text{A}_5\text{G}_{(2)}$

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 столбчком. 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 находится 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 околоплодника, 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 — антомофильные растения. Большинство цветков зонтичных протандрично.

В разных частях растений семейства зонтичных часто содержатся эфирные масла, смолы, кумарины, фурукумарины, хромонокумарины, тритерпеноидные сапонины и ацетиленовые производные. Алкалоиды

встречаются редко, например конии 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 кинзу (*Coriandrum sativum*).

Плоды ряда зонтичных (анис, фенхель, тмин, кориандр) входят в состав сборов, используемых в медицине в качестве отхаркивающих, противовоспалительных, желчегонных средств. Эти и некоторые другие зонтичные широко культивируются. Важной пряностью и средством народной медицины Востока является камеде-смола ферулы вонючей (*Ferula foetida*), произрастающей в странах Центральной Азии. Токсикологическое значение имеют болиголов пятнистый 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 6–7 семейств, большинство из которых представлено в той или иной мере во флоре России и стран СНГ.

Семейство жимолостные — Caprifoliaceae¹. Семейство включает 15 родов и около 550 видов листопадных или вечнозеленых кустарников, небольших деревьев, кустар-



Рис. 310. Жимолостные. Жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum*):

1 — часть побега с цветками, 2 — плоды, 3 — цветки, 4 — часть побега с плодами

ничков и трав. Жимолостные распространены, главным образом, в странах умеренного и даже холодного климата северного полушария с единичными представителями встречающимися в горных тропиках.

В странах СНГ около 90 естественно произрастающих видов, относящихся к 7 родам.

Характерным спутником темных хвойных лесов северного полушария, т. е. лесов, образованных елью и пихтой, является маленький стелющийся кустарничек — линнея северная (*Linnaea borealis*), получившая свое название по имени великого шведского натуралиста. Хорошо известна калина обыкновенная (*Viburnum opulus*) — небольшое деревцо с пальчато-лопастными листьями и гроздьями красных плодов. К семейству жимолостных относится и обыч-

¹ Включая семейства калиновые (*Viburnaceae*) и бузиновые (*Sambucaceae*), иногда выделяемые в самостоятельные таксоны.

ное растение южных районов европейской части СНГ и Закавказья — бузина черная (*Sambucus nigra*). Ряд видов рода жимолость (*Lonicera*), например, жимолости обыкновенная (*L. xylosteum*, рис. 310) с красными, попарно сросшимися, несъедобными ягодами, Палласа (*L. pallasii*), алтайская (*L. altaica*) и др., — характерные лесные растения России. Особенно богато этот род представлен в Сибири и на Дальнем Востоке.

Для жимолостных характерны цельные, супротивные листья, которые иногда сростаются основаниями в плоскую обертку, окружающую стебель, с прилистниками или без них. Соцветия обычно кистевидные, щитковидные или метельчатые цимозиды, но иногда упрощены до двух или даже до одного цветка, располагающегося в пазухе листа.

Цветки более или менее зигоморфные или почти актиноморфные. В большинстве своем они обоеполые, но у калины обыкновенной 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, сростающуюся с нижней завязью, и имеет пяти-, трехнадрезный 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 — *Sambucus*), прикрепленных к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, образованный 2–5 сросшимися плодо-

листиками. 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 обыкновенная (*Viburnum opulus*) — * ♂ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_5\text{G}_{(3)}$, или ($\bar{1}$)

Обычно плод — ценокарпий: чаще ягода, причем завязи и ягодовидные плоды очень часто попарно частично или почти полностью сростаются, образуя простейшее соплодие; реже вскрывающаяся коробочка или плоды сухие невскрывающиеся. Иногда плод — псевдомонокарпий: псевдомонокарпная костянка (бузина). Семена обычно относительно небольшие, с прямым зародышем и обильным эндоспермом. Семена и невскрывающиеся плоды часто снабжены летучкой. У линнеи северной покрытые липкими железками прицветнички прирастают к невскрывающемуся плоду, что способствует его экзозоохорному распространению.

Среди жимолостных найдены виды, содержащие валериановую кислоту (родство с семейством валериановых), аукубин, сапонины, кумарины и цианогенные гликозиды.

Хозяйственное значение жимолостных сравнительно невелико. Их твердая и красивая древесина идет на мелкие поделки. Многие виды культивируют как декоративные кустарники и лианы. Это жимолости татарская (*L. tatarica*), Королькова (*L. korolkowii*), японская (*L. japonica*), каприфоль, или жимолость душистая (*L. caprifolium*), встречающаяся у нас

в диком виде в Предкавказье, европейская жимолость выходящая (*L. periclymenum*) и многие другие. Нередко в декоративных посадках можно встретить и североамериканский вид — снежягодник приречный (*Symphoricarpos rivularis*), усыпанный белоснежными плодами, украшающими этот невысокий кустарник до глубокой осени. Изредка разводят и виды восточноазиатского рода вейгела (*Weigela*) с крупными, розовыми или красными цветками. Весьма 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 России. Плоды бузины черной (*S. nigra*), травянистой (*S. ebulus*), канадской (*S. canadensis*) и некоторых других также съедобны в сыром виде, их можно использовать для приготовления соков, сиропов и даже вина. В медицине в качестве потогонного средства при простудных заболеваниях применяются высушенные цветки бузины черной. Кора калины обыкновенной 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*). Наиболее богато представлены валериановые в засушливых областях Евразии и в южноамериканских Андах, но полностью отсутствуют в Австралии, Оке-

ании и на большей части Африки. В странах СНГ 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. 311), — высокий травянистый многолетник¹ 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 освещенных, 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 обычно обоеполые, асимметричные, в цимбидных разнообразного внешнего вида 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 малоцветные 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 асиммет-

¹ Корневая система валерианы лекарственной каждый год почти полностью отмирает и на следующий год заново формируется за счет спящих корневых почек.

валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*) —

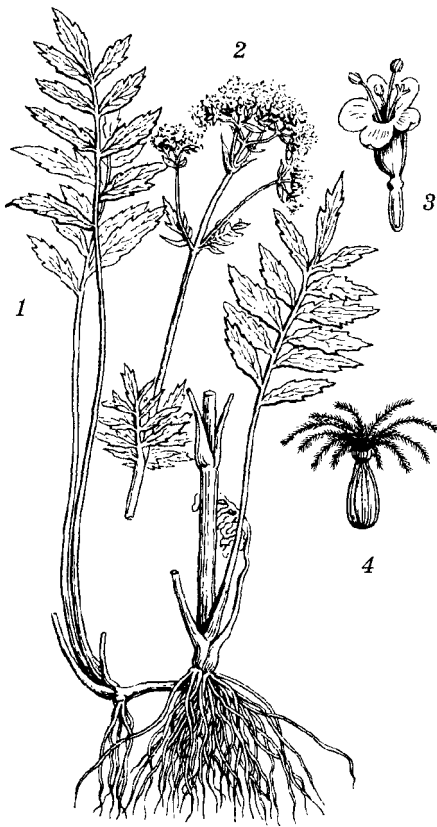
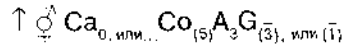


Рис. 311. Валериановые. Валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*):

1 — прикорневая часть, 2 — побег с соцветиями, 3 — цветок, 4 — плод семянка, снабженный хохолком

ричным. Нити тычинок прикреплены к трубке венчика и чередуются с его лепестками.

Гинецей в основе ценокарпный, образованный тремя сросшимися плодолистками, 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.

Валериановые — энтомофильные растения.

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.

Многие валериановые содержат эфиры изовалериановой кислоты, алкалоиды и иридоиды. Валепатриа-ты (иридоиды) 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 нарד (*Nardostachys grandiflora* = *N. jatamansi*), растущий в Гималаях и широко разводимый в культуре.

Семейство ворсянковые — *Dipsacaceae*. Семейство включает 10 родов и около 300 видов, встречающихся в Евразии и Африке, большей частью в Западной Азии и Средиземноморье. В странах СНГ встречается 79 видов, относящихся к 7 родам. Это светолюбивые однолетние и многолетние травы с супротивными листьями и соцветиями, напоминающими корзинки сложноцветных.

Цветки в соцветиях расположены на выпуклом цветоносе, усаженном пленчатыми прицветниками и окруженном по краю многочисленными листочками общей обертки. Для цветка ворсянковых характерно наличие сросшейся оберточки в виде короны, окружающей завязь, в то время как собственно чашечка обычно редуцирована до нескольких щетинок, отходящих от верхушки завязи. Обоеполые или функционально однополые, зигоморфные, ярко окрашенные цветки имеют трубчатый венчик с 4–5-лопастным отгибом и 4 (или очень редко 2) тычинками, прикрепленными к его стенкам. При этом венчик у краевых, нередко стерильных цветков часто значительно крупнее, чем у остальных цветков соцветия. Псевдомонокарпный гинецей состоит из 2 плодолистиков, образующих одногнездную нижнюю завязь, в которой развивается лишь 1 семязачаток. Плод — небольшой орех, окруженный пленчатой оберточкой и увенчанный разрастающимися в виде хохолка остатками чашечки. Распространяются плоды преимущественно ветром, но иногда вместо летучек они снабжены мясистыми придатками, и тогда их растаскивают муравьи. Наиболее известные представители семейства во флоре нашей страны — короставник полевой (*Knautia arvensis*, рис. 312) и сивец луговой (*Succisa pratensis*) — обычные опушечные и луговые травы лесной зоны России. Многие представители ворсянковых весьма декоративны, а семена некоторых из них содержат жирное масло.

ПОДКЛАСС ЛАМИИДЫ — LAMIIDAE

Ламииды происходят, по-видимому, от древних представителей подкласса розид и представляют мощную эволюционную ветвь, харак-

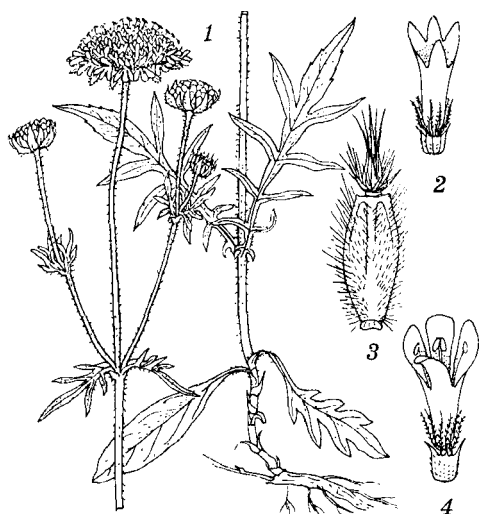


Рис. 312. Ворсянковые. Короставник полевой (*Knautia arvensis*):

1 — общий вид растения, 2 — срединный цветок, 3 — плод, 4 — краевой цветок

теризующуюся высокой специализацией сростнолепестного, обычно трубчатого околоцветника. Они объединяют 11 порядков, 51 семейство, около 2400 родов и почти 40 000 видов. Для цветка представителей ламиид характерно небольшое фиксированное число частей и «нарастание» зигоморфии. Гинецей всегда ценокарпный и состоит большей частью из 2 плодолистиков, образующих верхнюю, полунижнюю или нижнюю завязь. Наряду с деревьями и кустарниками в подклассе очень много травянистых, иногда довольно специализированных форм.

ПОРЯДОК ГОРЕЧАВКОВЫЕ — GENTIANALES

Большой порядок, включающий 13 семейств. В их числе мареновые — одно из крупнейших семейств цветковых растений.

Семейство логаниевые — Loganiaceae. Семейство объединяет примерно 12 родов и около 270 видов. На территории России и стран СНГ 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 мелкими прилистниками. Цветки правильные, обоеполые, в цимозидных соцветиях или крупные, одиночные, верхушечные. Околоцветник четырех- или пятичленный, двойной.

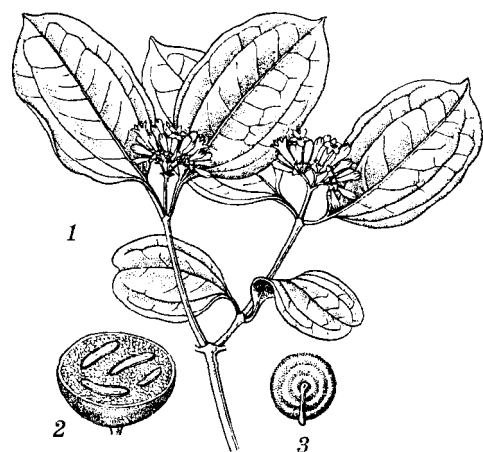


Рис. 313. Логаниевые. Чилибуха (*Strychnos nux-vomica*);

1 — часть побега с соцветиями, 2 — плод — ягода (на поперечном разрезе), 3 — семя

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 двулопастным рыльцем.

Пример формулы цветка:

чилибуха (*Strychnos nux-vomica*,

рис. 313) — * ♂ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_5\text{G}_{(2)}$

Логаниевые, по преимуществу, энтомофильные растения.

Плод — ценокарпий: ягода (у рода стрихнос), реже коробочка. Семена иногда довольно крупные, с мощным эндоспермом и небольшим прямым зародышем. 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 некоторых южноамериканских видов, включая стрихнос ядоносный (*S. toxifera*), используются индейцами как составная часть парализующего стрельного яда кураре.

Семейство мареновые — Rubiaceae. Мареновые — одно из крупнейших семейств цветковых, в котором насчитывается почти 500 родов и примерно 11 000 видов. В странах СНГ естественно обитает около 260 видов, относящихся к 14 родам, из которых наиболее обычны виды подмаренника (*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 пояса леса. Они 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.

Мареновые тропиков представлены в основном деревьями, достигающими иногда 45 м высоты, кустарниками и древесными лианами. В умеренных же и холодных областях это почти исключительно многолетние или однолетние травы, например, виды рода подмаренник (*Galium*), многие из которых обычны по всей России, — северный (*G. boreale*), душистый (*G. odoratum*), болотный (*G. palustre*), топяной (*G. uliginosum*), настоящий (*G. verum*, рис. 314) и некоторые другие. Подмаренники ложный (*G. spurium*) и цепкий (*G. aparine*) нередко сорничают, особенно в посадках картофеля. В южных районах России можно встретить виды из родов ясменник (*Asperula*), круциата (*Cruciata*), марена (*Rubia*) и некоторых других. Среди тропических представителей семейства встречаются курьезные формы, образующие крупные стеблевые клубни, пронизанные ходами, полые вздутые междоузлия или специальные пустотелые вздутия у оснований листьев, в которых поселяются жалящие муравьи. Наиболее характерны такие образования для эпифитных видов южноазиатского рода мирмекодия (*Myrmecodia*), надежно защищенных от всех возможных вредите-

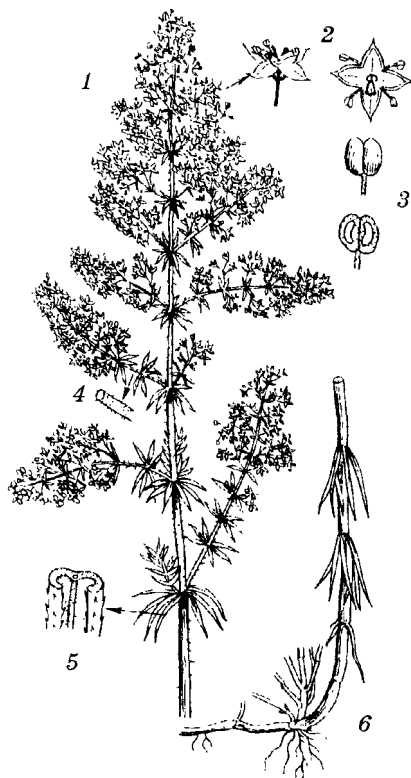


Рис. 314. Мареновые. Подмаренник настоящий (*Galium verum*):

1 — репродуктивный побег, 2 — цветок, 3 — плод — схизокарпий (общий вид и продольный срез), 4 — стебель, 5 — лист (поперечный срез), 6 — прикорневая часть стебля с корневищем

лей своими агрессивными свирепыми жильцами.

Листья супротивные или мутовчатые, простые, чаще всего цельные, снабженные прилистниками. Иногда (виды марены — *Rubia*, подмаренника — *Galium*) прилистники внешне неотличимы от листьев, что создает видимость мутовчатого листорасположения.

Цветки правильные, обычно обоеполые, собранные в разнообразные цимноидные 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 (у тропических видов). 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, двугнездная, 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 (*Galium verum*) — * ♂ $\text{Ca}_{(4), \text{или} \dots} \text{Co}_{(4)} \text{A}_4 \text{G}_{(2)}$

Мареновые — энтомофильные растения.

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.

Многие мареновые — алкалоидоносы, в них найдены также антрахиноны, антоцианины, аукубин, циклитолы, кумарины, таниды, 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. Суще-

ствует 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 находятся 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 России применяют корни марены красильной (*R. tinctorum*) как литолитическое средство.

Семейство горечавковые — Gentianaceae. Горечавковые насчитывают 1050 видов, объединенных в 83 рода. В странах СНГ произрастают 135 видов горечавковых, относящихся к 12 родам. Наиболее крупный (400 видов) род семейства — горечавка (*Gentiana*), широко представлен во флоре нашей страны. Представление об облике горечавковых можно составить по двум растениям: горечавке легочной (*G. pneumonanthe*, рис. 315) и золототысячнику красному (*Centaurium erythraea*) — одно-, двулетнему невысокому (около 30 см) растению, встречающемуся в южной и средней полосах европейской части СНГ и на Кавказе. Горечавки крестовидная (*G. cruciata*) и легочная (*G. pneumonanthe*) широко распространены в Европейской России и Сибири, на Кавказе и Дальнем

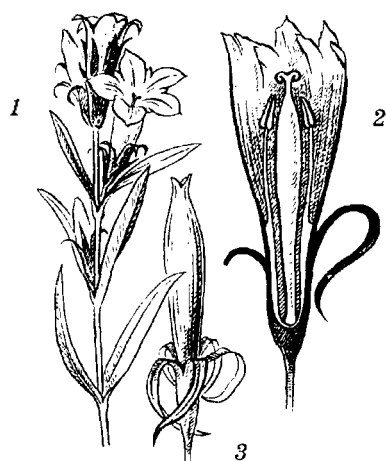


Рис. 315. Горечавковые. Горечавка легочная (*Gentiana pneumonanthe*):

1 — верхушка цветущего побега, 2 — цветок в разрезе, 3 — раскрывшийся плод

Востоке. В горах Кавказа и юга Сибири по сырым местам довольно обычны сверции (*Swertia*), одна из них — сверция многолетняя (*S. perennis*) доходит по ключевым болотам до широты Санкт-Петербурга. В целом, горечавковые распространены 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, на лугах, по берегам водоемов, но особенно много их в горах, где в альпийском поясе горечавковые иногда создают аспект.

Все отечественные горечавковые — светолюбивые травы с супротивными, цельными листьями и довольно крупными, ярко окрашенными цветками, собранными в тирсоидные соцветия разнообразной формы. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или слабо зигомор-

фные, почти всегда 4–5-членные, со сросшимися наполовину чашелистиками и сростнолепестным, чаще трубчатым венчиком со скрученным в бутоне отгибом. Тычинки чередуются с зубцами венчика и прикрепляются к его трубке короткими нитями. Ценокарпный гинецей состоит из 2 плодолистиков, образующих верхнюю одногнездную завязь с сидячим рыльцем или со столбиком, несущим двулопастное или головчатое рыльце. В цветке горечавковых обычно развиваются различные нектарники и нектарные железки, которые нередко принимают вид бахромчатых кармашков, расположенных в трубке венчика у входа в его зев.

Пример формулы цветка:

золототысячник красный (*Centaureum erythraea*) — * ♀ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_5\text{G}_{(2)}$

Горечавковые в большинстве своем — перекрестноопыляемые растения, чему способствуют диогамия и гетеростилия.

Плод — ценокарпий: вскрывающаяся по швам завязи коробочка, редко ягода. Семена небольшие, многочисленные, имеющие эндосперм.

Многие горечавковые издавна применяются как лекарственные растения. Классическим средством, возбуждающим аппетит, является корень горечавки желтой (*G. lutea*). 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 590 видов. В странах СНГ обитают только 4 вида, относящиеся к 3 родам. Семейство очень широко распространено по земному шару.



Рис. 316. Вахтовые. Вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*):

1 — цветущее растение, 2 — раскрывающаяся коробочка, 3 — продольный разрез плода, 4 — цветок в разрезе

Монотипный, т. е. содержащий только один вид, род вахта (вахта трехлистная — *Menyanthes trifoliata*, рис. 316) встречается во всех вне-тропических областях северного полушария.

Листья простые, без прилистников, очередные, отходящие обычно от горизонтального корневища. У вахты трехлистной они трехраздельные. Соцветия цимовидные, в закрытых кистях, 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 срастаются основаниями с трубкой венчика и чередуются с его лопастями. Имеются 5 нектарников.

Гинецей ценокарпный, из 2 сросшихся плодolistиков, образующих верхнюю одногнездную завязь. Столбик с лопастным рыльцем на верхушке.

Пример формулы цветка:

вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*) — * ♂ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_5\text{G}_{(2)}$

Плод — ценокарпий: вскрывающаяся короткими зубцами на верхушке коробочки. Семена многочисленные, с эндоспермом и маленьким зародышем.

У 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.

Семейство кутровые — Аросу-пасеae. Семейство включает около 300 родов и более 1500 видов. Во флоре России кутровые представлены лишь родами кендырь (*Trachomitum* — 2 вида) и барвинок (*Vinca* — 2–3 вида). Все они встречаются лишь на самом юге страны.

Среди кутровых (в тропиках) доминируют древесные лианы, реже встречаются деревья, кустарники, кустарнички и многолетние травы. В засушливых областях Африки встречаются кутровые с бочонковидными стволами, на вершине которых есть лишь несколько толстых, слабо ветвящихся побегов. Такие формы, придающие пустыням Африки и Мадагаскара неповторимый облик, характерны для родов адениум (*Adenium*) и пахиподиум (*Pachypodium*). Ко времени своего пышного цветения они обычно целиком сбрасывают листья,

что придает им еще более оригинальный и необычный вид. Кутровые сходного облика встречаются и в сухих саваннах Южной Америки. Для всех органов представителей этого семейства характерно наличие млечного сока (латекса), часто содержащего каучук.

Листья кутровых цельные, супротивные, реже мутовчатые или очередные. Цветки обоеполые, почти всегда актиноморфные, 5-членные (очень редко 4-членные), собранные в различного рода цимеоидные соцветия, реже расположенные по одному на верхушках побегов или в пазухах листьев. Чашечка обычно почти до основания рассечена, а венчик чаще трубчатый, реже блюдцевидный со скрученными в бутоне долями отгиба. На внутренней стороне трубки венчика часто располагаются чешуевидные или лепестковидные, выступающие из зева придатки. Здесь же, чередуясь с долями венчика, прикрепляются на коротких нитях 5 тычинок. Их пыльники часто сближены между собой, нависая над рыльцем в виде конуса. Гинецей чаще почти апокарпный, образован 2 плодолистиками. Обычно плодолистики по всей или почти по всей длине свободны, но их столбики срастаются и заканчиваются наверху утолщенным рыльцем¹. Рыльце с боков обычно покрыто клейкими выделениями, воспринимающими пыльцу. Завязь верхняя.

Пример формулы цветка:

барвинок малый (*Vinca minor*,
рис. 317) — $\ast \begin{matrix} \text{♂} \\ \text{♀} \end{matrix} \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{(5)} \text{A}_5 \text{G}_{(2)}$

Кутровые — энтомофильные растения.

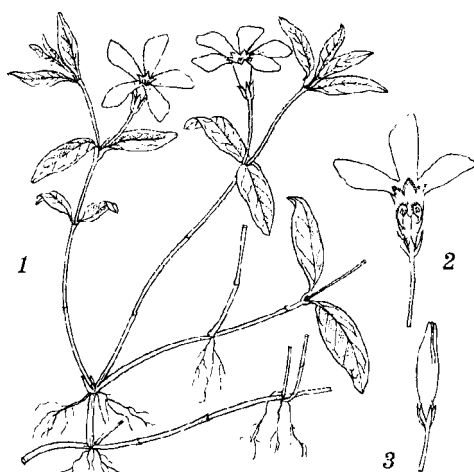


Рис. 317. Кутровые. Барвинок малый (*Vinca minor*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок в разрезе, 3 — бутон

Плоды кутровых в большинстве случаев апокарпии и состоят из двух сросшихся основаниями, вскрывающихся по брюшным швам листовок.

Семена почти всегда снабжены летучкой из шелковистых волосков или пленчатой каймой. Имеются у кутровых и сочные нескрывающиеся плоды, распространяемые эндозоохорно. Невскрывающиеся плоды прибрежных океанических видов могут разноситься водой, многие месяцы сохраняя всхожесть. В некоторых случаях при более или менее полном срастании листовок плод становится коробочкообразным или цельным, нескрывающимся.

Представители семейства очень богаты индольными алкалоидами (свыше 500 соединений). В нескольких родах найдены сердечные глико-

¹ Здесь имеет место вторичная апокарпия, т. е. первоначально гинецей закладывается как цепокарпный, но затем плодолистики «высвобождаются», оставаясь связанными лишь в зоне столбиков и рыльца.

зиды (кутра — *Aposynum*, олеандр — *Nerium*, строфант — *Strophanthus*). Обнаружены цианогенные гликозиды, лейкоантоцианидины, сапонины, таниды, кумарины, фенолокислоты и тритерпеноиды.

Виды кутровых широко используются. Известнейшими декоративными растениями тропиков являются виды рода плюмерия (*Plumeria*). Очень декоративна теветия перуанская (*Thevetia peruviana*), получившая название «желтый олеандр». Сам олеандр (*Nerium oleander*) также весьма декоративен и широко культивируется по этой причине в тропических и субтропических странах. Американский вид кутра коноплевая (*Aposynum cannabinum*) и близкие к нему отечественные виды из рода *Trachomitum* дают хорошее волокно, используемое для изготовления грубых тканей и веревок.

Медицинское значение имеют виды рода раувольфия и прежде всего южноазиатская раувольфия змеиная (*Rauvolfia serpentina*). Из корней этого растения получают эффективные средства для лечения гипертонии. Препараты аналогичного действия вырабатывают также 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. Это, по преимуществу, тропическое семейство очень близкое к кутровым; оно насчитывает свыше 250 родов и около 3000 видов. 39 видов встречаются в странах СНГ. На Черноморском побережье Кавказа в зарослях кустарников и по опушкам лесов нередко встречается деревянистая лиана обвойник гре-

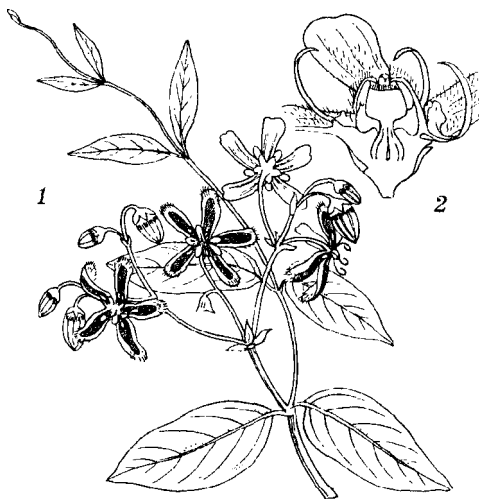


Рис. 318. Ластовневые. Обвойник греческий (*Periploca graeca*):

1 — часть побега с цветками, 2 — продольный разрез цветка

ческий (*Periploca graeca*, рис. 318), 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 мелкими прилистниками, супротивные или мутовчатые.

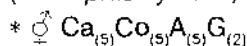
Цветки правильные, обоеполые, собраны в цимбоидные соцветия. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка почти до основания рассечена и, как правило, невелика. Лепестки срастаются на большую часть их длины. Внутри венчика заметны несколько придатков, образующих одну или несколько «коронок», иногда срастающихся 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 состоит из 2 сросшихся только на верхушке (в районе рыльца) плодолистиков, образующих верхнюю завязь (см. примечание к сем. кутровых).

Пример формулы цветка:

ластовень сирийский, или ваточник
(*Asclepias syriaca*) —



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 таниды.

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 России.

ПОРЯДОК МАСЛИНОВЫЕ — OLEALES

К этому порядку относится единственное **семейство маслиновые** (*Oleaceae*). Наиболее известный

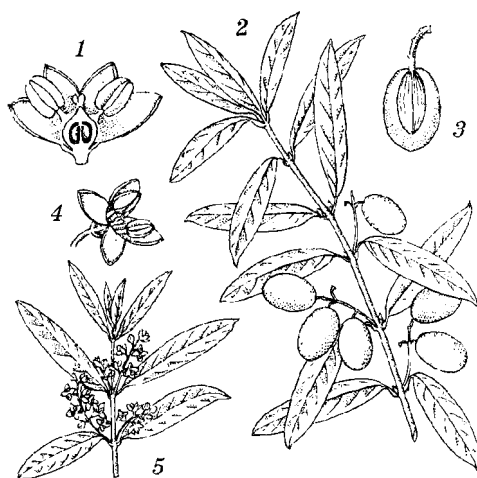


Рис. 319. Маслиновые. Маслина европейская (*Olea europaea*):

1 — продольный разрез завязи с развернутым венчиком, 2 — часть побега с цветками, 3 — плод и разрезе, 4 — цветок, 5 — часть побега с цветками

представитель семейства — маслина европейская (*Olea europaea*, рис. 319) — невысокое дерево, с глубокой древности культивируемое в Средиземноморье.

Семейство включает 30 родов и около 600 видов, встречающихся на всех материках. В странах СНГ естественно произрастает и культивируется 37 видов из 7 родов. Все маслиновые — лиановидные или прямостоячие кустарники либо деревья с супротивными (очень редко очередными), простыми, тройчатыми или непарно-перистосложными листьями. Наиболее обычный представитель семейства во флоре Европейской России — ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*, рис. 320), доходящий до широты Санкт-Петербурга. В Предкавказье можно встретить жасмин кустарниковидный (*Jasminum fruticans*), бирючину обыкновенную

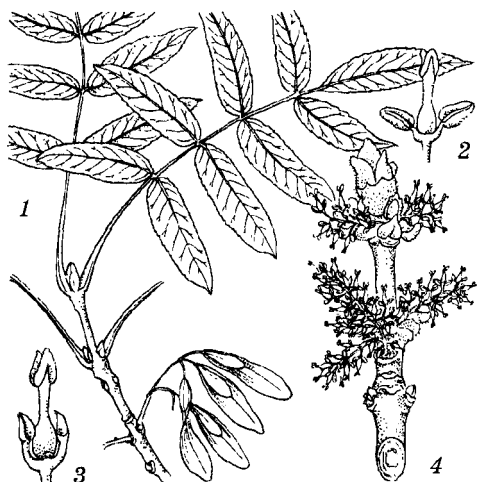


Рис. 320. Маслиновые. Ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*):

1 — фрагмент побега с плодами, 2 — обоеполый пестик, 3 — пестичный цветок, 4 — верхушка побега с обоеполыми цветками

(*Ligustrum vulgare*), а на юге Дальнего Востока встречаются ясени маньчжурский (*F. mandshurica*) и носолитный (*F. rhynchophylla*), а также сирень амурская (*Syringa amurensis*). Многочисленные сорта сиреней обыкновенной (*S. vulgaris*), персидской (*S. persica*), венгерской (*S. josikaea*) и некоторых других повсеместно культивируют как красивоцветущие декоративные кустарники. Происходят эти растения преимущественно из Южной Европы.

Обычно довольно крупные, актиноморфные, обоеполые, реже однополые, ярко окрашенные цветки маслиновых собраны в кистевидные или метельчатые по форме цимбидные соцветия. Чашечка отсутствует или состоит из 4 сросшихся в основании зубцов. Венчик обычно трубчатый или воронковидный с 4 долями, редко рассеченный почти до основания. В отдельных случаях, как

например, у некоторых ясеней, и венчик и чашечка редуцированы в связи с переходом растений к ветроопылению. Тычинки в этом случае отходят от цветоноса, а при наличии венчика они прикрепляются к стенкам его трубки. Тычинок обычно 2, очень редко 3–5. Ценокарпный гинецей состоит из 2 плодolistиков, образующих верхнюю двухгнездную завязь с двулопастным, иногда сидячим рыльцем.

Пример формулы цветка:

сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris*) — * ♀ $\text{Ca}_{(4)}\text{Co}_{(4)}\text{A}_2\text{G}_{(2)}$

Плоды — вскрывающиеся коробочки, крылатые орехи, ягоды или костянки, часто односемянные. Семена в коробочках нередко имеют крылатки и разносятся ветром. Сочные плоды поедают животные, разносящие семена энтозоохорно.

Ценнейшее пищевое растение маслину европейскую в странах Средиземноморья выращивают уже около 4500 лет, из-за чего родина ее до сих пор с точностью не установлена. Соленые и консервированные маслины и оливки (недозрелые зеленые плоды) незаменимы в кухне многих народов, из их мякоти получают высококачественные пищевые (оливковое, прованское) и технические (деревянное) масла. Древесина маслиновых, особенно ясеней, обладает высокими качествами и находит разнообразное применение. Душистые цветки видов родов османтус (*Osmanthus*) и жасмин (*Jasminum*) применяют для отдушки чая и получения эфирных масел, используемых в парфюмерии. В садах часто высаживают декоративный кустарник форсайтию (*Forsythia*), раскрывающую свои многочисленные, крупные,

ярко-желтые цветки еще до распускания листьев. В домах и оранжереях выращивают лиановидные виды жасмина с красивыми, душистыми цветками, особенно жасмин самбак (*J. sambac*).

ПОРЯДОК ПАСЛЕНОВЫЕ — SOLANALES

Порядок объединяет 5 очень близких семейств, из которых представители только одного — пасленовых имеют большое хозяйственное значение.

Семейство пасленовые — Solanaceae. Пасленовые — одно из важнейших семейств мировой флоры насчитывает около 90 родов и не менее 2900 видов. В странах СНГ естественно произрастают и культивируются 74 вида, относящихся к 15 родам. Облик пасленовых легко представить, вспомнив обычный картофель (*Solanum tuberosum*, рис. 321); 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 России 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 рассеченные, как правило очередные, всегда без

прилистников. Правильные или слегка неправильные обоеполые цветки собраны в цимбидные соцветия, которые иногда редуцированы до единственного цветка (дурман *Datura*). Сами цветки довольно крупные, с двойным пятичленным околоцветником. Чашелистики срастаются в пятизубчатую чашечку различной формы, а срастающиеся лепестки образуют трубчатый, колокольчатый или колесовидный венчик. Андроей состоит из 5 тычинок, прикрепленных к трубке венчика и чередующихся с его лопастями. 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 (*Solanum laciniatum*) — * ♂ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_5\text{G}_{(2)}$



Рис. 321. Пасленовые. Картофель (*Solanum tuberosum*);

1 — общий вид растения, 2 — цветок, 3 — цветок в разрезе, 4 — плод

Пасленовые — перекрестноопыляющиеся энтомофильные растения, иногда (у картофеля) наблюдается самоопыление. Плод пасленовых — ценокарпий: обычно ягода, реже коробочка. Семена содержат обильный эндосперм.

Семейство богато алкалоидоносими. 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 белладонну, или красавку (*Atropa belladonna*), — источник широко применяемого в медицине алкалоида атропина. Кроме белладонны в научной медицине

применяют препараты из видов дурмана и белены, а также близкого к белладонне рода скополия (*Scopolia*). Все эти растения ядовиты и иногда вызывают отравления. Виды-роды 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 странах СНГ наиболее обычны южноамериканская петуния гибридная (*Petunia hybrida*), а также душистый табак (*N. affinis*).

ПОРЯДОК ВЬЮНКОВЫЕ — CONVOLVULALES

Порядок включает 2 близкородственных семейства — вьюнковые и повиликовые.

Семейство вьюнковые — Convolvulaceae. Семейство объединяет 58 родов и около 1700 видов, имеющих почти космополитное распространение, но с заметным преобладанием в тропиках Азии и Америки. В странах СНГ естественно произрастают 56 видов из 5 родов. Одно из обычных сорных растений нашей флоры — вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*, рис. 322) — небольшая вьющаяся трава с довольно крупными розовато-белыми цветками, особенно охотно поселяющаяся на обочинах дорог и железнодорожных насыпях. Повсеместно по мусорным местам, большей частью у жилья, можно встретить и повой заборный

(*Calystegia sepium*). Этот вид, имеющий крупные белые цветки, снабженные парой крупных прицветников, иногда используют как неприхотливое выщееся декоративное растение.

Вьюнковые — однолетние и многолетние, часто полегающие или выщееся травы, реже кустарнички или даже небольшие деревья и лианы с очередными, цельными, перисто- или пальчаторассеченными листьями.

Цветки актиноморфные, обоеполые, редко однополые (растения при этом иногда двудомны), обычно ярко окрашенные, собраны в цимбидные соцветия иногда редуцированные до одиночных цветков. Околоцветник двойной 5-членный. Чашелистики сросшиеся при основании; иногда при плодах сильно разрастающиеся. Венчик сростнолепестной, воронковидный или трубчатый. Тычинки чередуются с лепестками, прикрепляясь к основанию трубки венчика. Ценокарпный гинецей состоит из 2, редко из 3–5 плодолистиков, образующих верхнюю 1–2 (3–5)-гнездную завязь с 1–2 семязачатками в каждом гнезде. Столбики почти свободные или срастаются, образуя общее 2-лопастное или головчатое рыльце. Иногда они могут отходить от основания почти свободных плодолистиков. При основании пестика нередко заметен нектарный диск.

Пример формулы цветка:

вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*) — * ♂ $\text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_5\text{G}_{(2)}$

Плод — ценокарпий: коробочка; нераскрывающийся сочный или ореховидный. Семена вьюнковых часто покрыты волосками, что облегчает их перенос ветром. Отмечается также зоохория, а семена прибрежных



Рис. 322. Вьюнковые. Вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*);

1 — цветущий побег, 2 — цветок с развернутым венчиком

видов могут успешно разноситься водой.

У представителей вьюнковых отмечено значительное количество смолистого содержимого и алкалоиды. Многие лиановидные вьюнковые играют заметную роль во вторичных группировках тропической растительности, в степных и полупустынных сообществах. По песчаным берегам тропических атоллов островов повсеместно встречается ипомея пес-капре (*Ipomoea pes-caprae*), что в буквальном переводе означает «козья нога». Кустарничковый вьюнок трагакантовый (*C. tragacanthoides*) образует подушковидные, чрезвычайно колючие куртины в полупустынях Центральной Азии. Большое значение в тропиках имеет батат, или сладкий картофель (*Ipomoea batatas*), — высокоурожайная культура, дающая съедобные крахмалистые клубни хорошего качества, происходящая предположительно из Мексики. В качестве овощной зелени упо-

требляют молодые побеги многих видов ипомеи (*Ipomoea*), например, водную (*I. aquatica*), широко разводимую в Юго-Восточной Азии, подобно рису, на заливаемых участках.

Ипомея слабительная (*I. purga*) — родом из влажных горных лесов Восточной Мексики и выюнок скаммоний (*C. scammonia*) из Юго-Западной Азии — сильнейшие слабительные средства. Несколько видов рода выюнок (*Convolvulus*) — злостные, трудноискореняемые корнеотпрысковые сорняки.

Семейство повиликовые — Cuscutaceae. К семейству относится лишь 1 род — повилика (*Cuscuta*) с более чем 150 видами, распространенными, за исключением холодных приполярных районов, почти повсеместно. Повиликовые очень близки к выюнкам, однако все они перешли к облигатному паразитизму, утратили зеленую окраску и лис-

тья, а их околоцветник подвергся сильной редукции. Все повиликовые — травянистые или одревесневающие, однолетние или многолетние лианы, оплетающие стебли и листья растений-хозяев и нередко причиняющие ощутимый вред посевам культурных растений. На территории России распространено несколько видов повилики, из которых чаще других встречается повилика европейская (*C. europaea*, рис. 323), желтоватые или розоватые нитевидные побеги которой паразитируют на многих видах травянистых и древесных растений. Считалось, что повилика излечивает эпилепсию.

ПОРЯДОК БУРАЧНИКОВЫЕ — BORAGINALES

Этот порядок объединяет 7 семейств. Одно из них — семейство бурачниковые — широко представлено во флоре стран СНГ.

Семейство бурачниковые — Boraginaceae. Семейство насчитывает 100 родов и, как полагают, до 2500 видов. В странах СНГ произрастает около 450 видов бурачниковых, относящихся к 56 родам.

Виды незабудок (*Myosotis*), очень обычные по увлажненным местам вдоль водоемов и рек, дают хорошее представление об облике мезофильных представителей этого семейства. Для широколиственных лесов европейской части России характерна медуница неясная (*Pulmonaria obscura*) — одно из наиболее рано цветущих растений лесной зоны, способное расти под снегом. Однако многие бурачниковые — ксерофиты, т. е. приспособились к засушливым условиям существования и сорным местообитаниям. К ним относится множество широко распространенных видов — воловик, или анхуза лекарственная (*Anchusa*

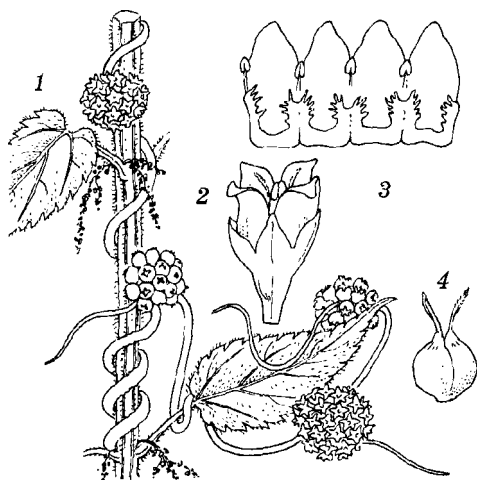


Рис. 323. Повиликовые. Повилика европейская (*Cuscuta europaea*) на крапиве:

1 — общий вид растения, 2 — цветок, 3 — развернутый венчик цветка с придатками, 4 — завязь.

officinalis), остица простертая (*Asperugo procumbens*), бурачник лекарственный, или огуречная трава (*Borago officinalis*, рис. 324), черно-корень лекарственный (*Cynoglossum officinale*), синяк обыкновенный (*Echium vulgare*), липучка оттопыренная (*Lappula squarrosa*), окопник лекарственный (*Symphytum officinale*) и многие другие.

Листья бурачниковых простые, цельные, очередные, без прилистников, нередко содержат цистолиты. Они, как и стебли, часто покрыты характерными жесткими щетинистыми волосками, располагающимися на многоклеточных выростах эпидермы.

Парциальные соцветия цимбидные, устроенные обычно по типу завитка, но вся цветоносная часть побега представляет собой тирс. Цветки чаще правильные и обоеполые, но у некоторых родов, например, у рода синяк (*Echium*) цветок явно 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 венчик 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 насекомопопылению. Андроей из 5 тычинок, прикрепленных нитями к



Рис. 324. Бурачниковые. Бурачник лекарственный, или огуречная трава (*Borago officinalis*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок, 3 — развивающийся плод

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*) — $\text{♂ } \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{(5)} \text{A}_5 \text{G}_{(2)}$

У большинства отечественных бурачниковых плод — ценобий, т. е. сухой и дробный ценокарпий, распадающийся на 4 доли (зрема). Доли дробного плода очень часто покры-

ты крючковидными щетинками, что способствует их распространению животными и человеком. Реже плоды разносятся ветром, водой и т. д.

Представители семейства содержат нафтахиноны, фенолокислоты, таниды, пирролизидиновые 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, по преимуществу 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 — SCROPHULARIALES

Порядок объединяет 17 семейств. Это одна из наиболее специализированных и процветающих групп двудольных. Часть относящихся сюда семейств будет охарактеризована.

Семейство норичниковые — Scrophulariaceae. Большое семейство насчитывающее не менее 350 родов и приблизительно 4500–5000 видов, распространенных по всему миру по преимуществу в зоне умеренного климата и в горных и предгорных областях тропиков и субтропиков.

Во флоре стран СНГ известно 47 родов и около 780 видов этого семейства.

Представление об облике норичниковых легко составить, вспомнив известнейшее культивируемое декоративное растение родом из Юго-Западной Европы — львиный зев большой (*Antirrhinum majus*) с его крупными, резко неправильными, двугубыми цветками.

В семействе преобладают травы, среди которых немало однолетников. Встречаются также небольшие лианы, кустарнички и кустарники. Имеется среди норичниковых и несколько погруженноводных видов. Очень обычны для наших лесов и лугов норичниковые из родов очанка (*Euphrasia*), марьянник (*Melampyrum*), мытник (*Pedicularis*), погребок (*Rhinanthus*), норичник (*Scrophularia*), коровяк (*Verbascum*), вероника (*Veronica*) и др. По обочинам дорог и железнодорожным насыпям часто разрастается льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*). Многие лесные и опушечные норичниковые — полупаразиты, а некоторые из них, например, петров крест (*Lathraea squamaria*), переходят к облигатному паразитизму, полностью утрачивая при этом зеленую окраску и нормально развитые листья. Однако иногда, помимо растений травянистого облика, встречаются деревья и кустарники (возможно в данном случае эта жизненная форма вторична и производна от травянистой). В частности, таковыми являются представители рода хебе (*Hebe*) из Австралии и Южной Америки отличающиеся от наших вероник лишь габитуально.

Листья норичниковых простые, как правило, цельные, без прилистников, очередные, супротивные или мутовчатые. Соцветия чаще ботриодные, реже цимбидные. 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*, рис. 325). Один чашелистик нередко значительно меньше других. Венчик сростнолепестный, различный по форме: двугубый, трубчатый, наперстковидный или почти колесовидный с относительно короткой трубкой (коровяк — *Verbascum*). В двугубом венчике верхняя губа образована 2, а нижняя — 3 лепестками. В нижней части трубки венчика иногда заметны мешковидный вырост (львиный зев) или шпорец (льнянка — *Linaria*).

У американского рода кальцеолярия (*Calceolaria*) нижняя губа образует объемистый, почти сферический мешок, играющий роль ловушки для насекомых-опылителей. Внешне и функционально он очень напоминает губу орхидеи венерин башмачок (*Cypripedium*). Изредка, например, у коровяка или вероники, доли чашечки почти свободные, а венчик колесовидный. У ряда видов имеются крупные, иногда ярко окрашенные прицветники, контрастирующие с окраской венчика. Особенно это характерно для обычных в наших лесах марьянников (*Melampyrum*), один из видов которых называется поэтому иван-да-марья. Цветки с двугубым венчиком приспособлены к опылению крупными насекомыми, которые могут своей тяжестью отогнуть нижнюю губу и получить таким образом доступ к нектару, находящемуся на дне трубки венчика.

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*, хебе — *Hebe*) цветки имеют только 2 тычинки. Гинецей но-

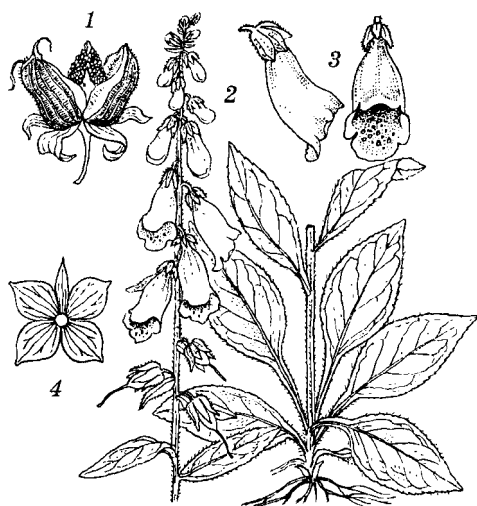


Рис. 325. Норичниковые. Наперстянка пурпуровая (*Digitalis purpurea*):

1 — вскрывшийся плод, 2 — общий вид растения, 3 — цветок, 4 — чашечка

ричниковых ценокарпный, образован 2 сросшимися плодолистиками. Завязь двугнездная, верхняя, с многочисленными семязачатками. Столбик простой, заканчивается головчатым или двулопастным рыльцем. Нектар выделяется особым подпестичным диском, являющимся выростом оснований плодолистиков.

Примеры формул цветков:

львиный зев большой (*Antirrhinum majus*) — $\uparrow \text{♀ } \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{(2+3)} \text{A}_4 \text{G}_{(2)}$

коровяк обыкновенный, или медвежье ухо (*Verbascum thapsus*) — $\uparrow \text{♀ } \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{(5)} \text{A}_5 \text{G}_{(2)}$

вероника дубравная (*Veronica chamaedrys*) — $\uparrow \text{♀ } \text{Ca}_{(4)} \text{Co}_{(4)} \text{A}_2 \text{G}_{(2)}$

Для норичниковых характерна энтомофилия.

Плод — ценокарпий: вскрывающаяся различным образом коробочка. Семена небольшие, с прямым или согнутым зародышем и эндоспермом. Нередко семена окружены пленчатой каймой и распространяются ветром. Их могут растаскивать муравьи, привлеченные сочным маслянистым придатком. У некоторых видов марьянников семена несколько напоминают куколку муравья, что привлекает к ним этих насекомых.

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, объединяет 270 видов, относящихся к 3 родам. В странах СНГ встречаются 54 вида из 2 родов.

Наш обычный подорожник большой (*Plantago major*, рис. 326) с его розеткой прикорневых листьев и невзрачными цветками, густо сидящими на цветочной стрелке, дает хорошее представление об облике многих видов этого семейства. Будучи сорняками, ряд видов подорожниковых широко расселился по земному шару.

Все подорожниковые — многолетние или однолетние травы, изредка кустарники. 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 плодolistиков, образующих верхнюю, двухгнездную или одногнездную завязь. Семязачатки многочисленные, сидящие на осевых плацентах. Столбик с небольшим головчатым рыльцем.

Пример формулы цветка:

подорожник ланцетный (*Plantago lanceolata*) — * ♂ $\text{Ca}_{[4]} \text{Co}_{[4]} \text{A}_4 \text{G}_{[2]}$

Подорожники — чаще ветроопыляемые растения, но иногда встречаются насекомоопыляемые виды.

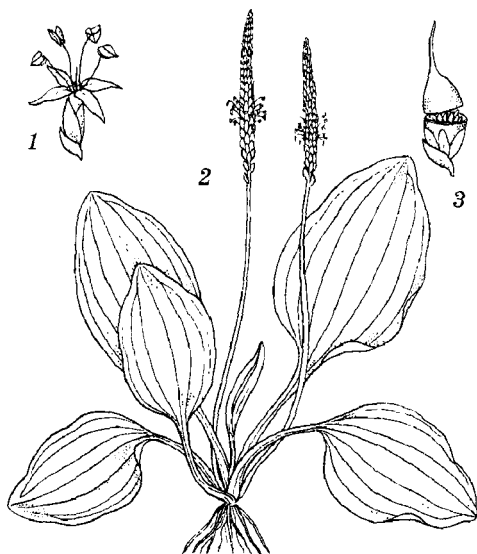


Рис. 326. Подорожниковые. Подорожник большой (*Plantago major*):

1 — цветок, 2 — общий вид растения, 3 — вскрывающаяся коробочка

Плод — ценокарпий: коробочка, вскрывающаяся крышечкой. Семена мелкие, ладьевидные, с маленьким прямым зародышем и мясистым эндоспермом; выпадая из вскрывшихся плодов, они разносятся ветром.

При увлажнении за счет слизи, находящейся в наружных клетках спермодермы (семенной кожуры), они прилипают к различным движущимся предметам — лапам животных, ногам людей — 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 ГУБЦВЕТНЫЕ — LAMIALES

Высокоспециализированный порядок, объединяющий 3 семейства: вербеновые (*Verbenaceae*), губоцветные (*Labiatae*) и болотниковые (*Callitrichaceae*).

Семейство губоцветные — Labiatae, или Lamiaceae. Известно около 5500 видов губоцветных, объединяемых в 270 родов. В России и странах СНГ число видов достигает примерно 1000, относящихся к 69 родам. Представители семейства легко узнаются 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 местобитаниям. Представители огромного

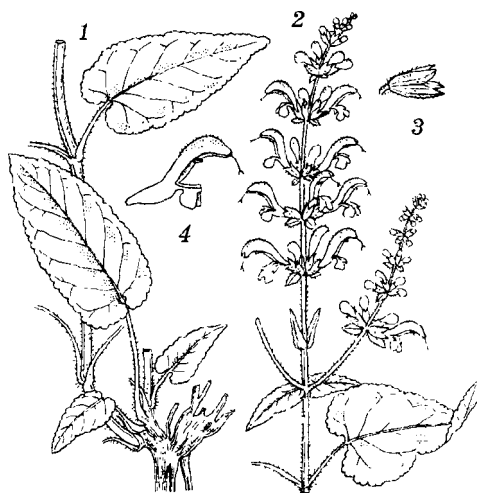


Рис. 327. Губоцветные. Шалфей луговой (*Salvia pratensis*):

1 — прикорневая часть, 2 — верхняя часть побега, 3 — чашечка, 4 — венчик

рода шалфей (*Salvia*, рис. 327), насчитывающего более 700 видов, напротив, связаны с относительно сухими местообитаниями. 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.

Для широколиственных и елово-широколиственных лесов России очень характерны виды из родов живучка (*Ajuga*), зеленчук (*Galeobdolon*), будра (*Glechoma*). На сырых лугах обычны представители родов буквица (*Betonica*) и черноголовка (*Prunella*), а по влажным западинкам и берегам водоемов всегда можно встретить мяту полевую (*Mentha arvensis*) и шлемник обыкновенный (*Scutellaria galericulata*). Многие гу-

боцветные охотно заселяют вырубки и залежи, часто встречаются у жилья, нередко становясь сорняками. Таких видов особенно много среди родов пикульник (*Galeopsis*), пустырник (*Leonurus*), чистец (*Stachys*) и яснотка. Больше всего губоцветных в степях, на остепненных лугах, открытых склонах речных долин и в сухих светлых лесах.

Губоцветные распространены очень широко, но Средиземноморье — главнейший центр их разнообразия. Здесь они составляют основную 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. Околоцветник всегда двойной. Чашечка пятизубчатая, двугубая, правильная или неправильная. Венчик обычно двугубый. Немногие губоцветные, к числу которых относится мята, имеют почти правильный венчик. Крупная средняя доля нижней губы — своеобразная посадочная площадка для насекомых-опылителей. Тычинок обычно 4, прикрепленных к трубке венчика. Пара задних тычинок, как правило, короче передней пары. Иногда задние тычинки редуцированы 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 плодolistиками, каждый из которых затем делится пополам продольной перегородкой, при этом верхняя завязь становится четырехгнездной и четырехлопаст-

ной. В каждом гнезде имеется по одному семязачатку. Столбик один с двуллопастным рыльцем отходит от оснований лопастей завязи. При основании завязи заметен окружающий ее нектароносный диск.

Примеры формул цветков:

яснотка белая (глухая крапива) (*Lamium album*) — $\uparrow \overset{\circ}{\underset{\circ}{\text{♀}}} \text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(2+3)}\text{A}_4\text{G}_{(2)}$

шалфей лекарственный (*Salvia officinalis*) — $\uparrow \overset{\circ}{\underset{\circ}{\text{♀}}} \text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(2+3)}\text{A}_2\text{G}_{(2)}$

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 головной частью тычинки, превращенную в рычажок. Под действием толчка вторая часть тычинки, несущая пыльник, наклоняется, ударяя насекомое по спинке, на которую высыпается некоторое количество пыльцы.

Плод губоцветных — ценокарпий: ценобий, распадающийся на 4 доли (эрема). Как правило, плоды заключены в разрастающуюся чашечку, что способствует их распространению ветром. Семена обычно без эндосперма.

Семейство очень богато эфирномасличными растениями. Помимо эфирных масел, найдены ди- и три-терпеноиды, сапонины, полифенолы и танины, иридоиды, хиноны, кумарины и гормоны линьки насекомых. Алкалоиды редки и для 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 (*S. officinalis*); 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 помимо упомянутых мяты и шалфея, имеющих лекарственное значение, назовем пустырник сердечный (*Leonurus cardiaca*), из травы которого получают препараты седативного (успокаивающего) действия; корни шлемника байкальского (*Scutellaria baicalensis*) — гипотензивное средство, цветки зайцегуба опьяняющего (*Lagochilus inebrians*), растущего в Центральной Азии обладают кровоостанавливающим действием.

Эфирные масла лаванды узколистной (*Lavandula angustifolia* = *L. vera*) и филиппинского губоцветного пачули (*Pogostemon cablin*) — важный компонент ряда духов и одеколонов.

Семейство вербеновые — Verbenaceae. Семейство очень близко к губоцветным, но считается более

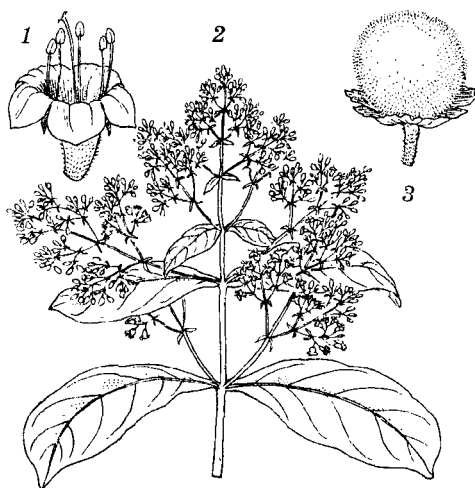


Рис. 328. Вербеновые. Тиковое дерево (*Tectona grandis*):

1 — цветок, 2 — цветущая ветвь, 3 — плод

архаичным. Оно включает около 100 родов и почти 3000 видов, распространенных почти исключительно в тропиках и субтропиках. В отличие от губоцветных вербеновые в основном деревья, кустарники и древесные лианы. Трав среди вербеновых немногочисленны, а однолетники отсутствуют.

К вербеновым относится тиковое дерево (*Tectona grandis*, рис. 328), дающее ценную древесину — тик, незаменимый при оснастке и отделке морских судов. Виды авиценнии (*Avicennia*) участвуют в образовании мангровых зарослей. Имеются среди вербеновых и настоящие мирмекофильные растения, например клеродендрум мирмекофильный (*Clerodendrum myrmecophilum*), в полых междоузлиях которого поселяются жалящие муравьи, защищающие растение от возможных вредителей. Некоторые вербеновые из родов алоизия (*Aloysia*), витекс (*Vitex*), красивоплодник (*Callicarpa*) и клеродендрум выращивают как декоративные

кустарники на Черноморском побережье. На юге европейской части России довольно обычен многолетний сорняк — вербена лекарственная (*Verbena officinalis*), — часто поселяющийся на пустырях, залежах и вдоль дорог.

Семейство болотниковые — Callitrichaceae. Семейство включает единственный род болотник, или водяную звездочку (*Callitriche*), объединяющий около 20 видов, имеющих практически космополитное распространение. Все они ведут водный образ жизни, поселяясь в неглубоких, иногда частично подсыхающих пресных или солоноватых стоячих водоемах. Одни виды представлены только погруженными формами, другие образуют на поверхности воды маленькую плоскую розетку плавающих листьев, а иногда способны вести и наземный образ жизни на переувлажненном грунте. Не-

которые виды болотника, особенно болотник болотный (*C. palustris*, рис. 329), обычны на территории России, их можно найти в любой большой луже или канаве.

ПОДКЛАСС АСТЕРИДЫ — ASTERIDAE

Подкласс астерид составляет не самую большую, но в целом наиболее высоко специализированную группу двудольных. Венчик у его представителей всегда сростнолепестный. Часто наблюдается функциональная и морфологическая дифференциация цветков в соцветиях, что особенно характерно для представителей семейства сложноцветных. Завязь за очень редким исключением, нижняя и составлена 2 плодолистиками. Произошли представители подкласса от вымерших архайчных розид.

Подкласс объединяет 5 порядков, 13 семейств, около 1400 родов и примерно 30 000 видов. При этом семейство сложноцветные включает около 90 % родов и видов подкласса. В подклассе преобладают однолетние и многолетние травы; кустарники, деревья и древесные лианы встречаются здесь как достаточно редкое исключение.

ПОРЯДОК КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ — CAMPANULALES

Порядок объединяет 7 семейств, из которых во флоре нашей страны полнее всего представлено семейство колокольчиковых.

Семейство колокольчиковые — Campanulaceae. Семейство включает около 50 родов и почти 1000 видов, встречающихся на всех материках, но с заметным преобладанием в северном полушарии. В странах СНГ естественно произрастает 217 видов, относящихся к 19 родам. В подавляющем большинстве

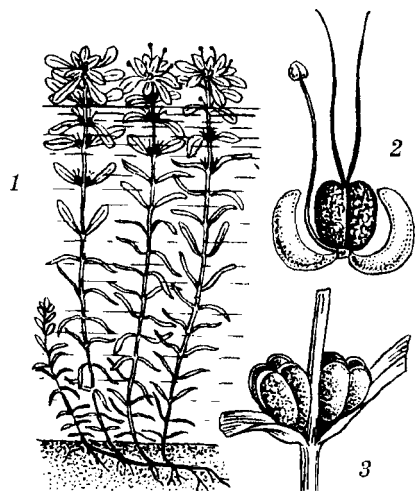


Рис. 329. Болотниковые. Болотник болотный, или водяная звездочка (*Callitriche palustris*):

1 — цветущее растение, 2 — пестичный и тычиночный цветки с прицветниками, 3 — часть побега с плодами

колокольчиковые — корневищные многолетние травы, тяготеющие к открытым местообитаниям — светлым лесам, лугам, скалам, осыпям и т. п. Многие виды колокольчиков (*Campanula*) характерны для наших лесов и полей, а колокольчики круглолистный (*C. rotundifolia*, рис. 330) и сборный (*C. glomerata*) — обычные луговые растения всей территории России от Балтийского моря до Тихого океана. Особенно много колокольчиковых известно в горах Кавказа и Сибири. Виды рода бубенчик (*Adenophora*) часты в Сибири и заходят на Дальний Восток. В Приморье и на Курильских островах обитают лиановидные колокольчиковые из рода кодонопсис, или колокольник (*Codonopsis*), а в сосновых борах Европейской России довольно обычен небольшой однолетник с голубыми головчатыми соцветиями — букашник горный (*Jasione montana*), также относящийся к колокольчиковым.

Довольно крупные синие, лиловые, голубые или белые (очень редко желтые) цветки колокольчиковых обычно собраны в кисти, тирсы или головчатые соцветия, реже цветки одиночные верхушечные или расположенные в пазухах листьев. Почти всегда они обоеполые, 5-членные, актиноморфные или слабо зигоморфные. Доли чашечки чаще свободные, а лепестки сросшиеся, очень редко почти свободные. 5 тычинок прикрепляются к верхушке завязи или основанию венчика. Ценокарпный гинецей состоит из 3, реже из 2 или 5 плодолистиков, образующих нижнюю, редко полунижнюю, 1–5-гнездную завязь с лопастным или простым рыльцем. Опыляются цветки насекомыми. При этом пыльники открываются уже в бутоне и пыльца прилипает к опушенному столбику, откуда она попадает на насекомых,

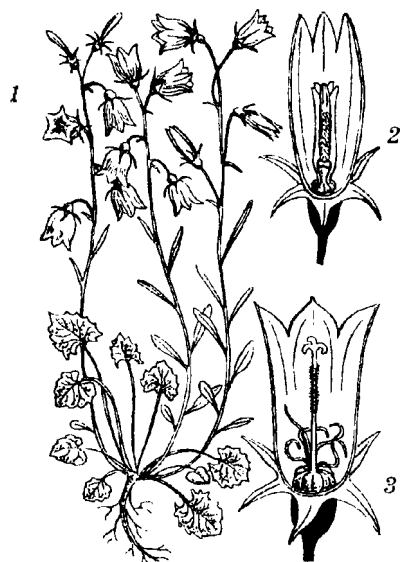


Рис. 330. Колокольчиковые. Колокольчик круглолистный (*Campanula rotundifolia*):

1 — цветущее растение; разрез цветков: 2 — распускающегося с одной удаленной тычиной, 3 — распустившегося

пытающихся достать нектар со дна венчика. Позже созревающее рыльце отгибает свои лопасти, обнажая воспринимающую поверхность для перекрестного опыления. Механизм переноса пыльцы из быстро увядающих пыльников на удлиняющийся столбик, характерный для колокольчиковых, получил название механизма подачи пыльцы.

Пример формулы цветка:

колокольчик круглолистный
(*Campanula rotundifolia*) —

* ♂ ♀ $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(3)}$

Плоды колокольчиковых — ценокарпии: разнообразно вскрывающиеся коробочки, редко ягоды.

Ряд представителей колокольчиковых содержит латекс, а в корневых

системах накапливается инулин — запасной полисахарид, в отличие от крахмала образованный остатками D-фруктозы. Довольно обычны полифенольные соединения.

Хозяйственное значение колокольчиковых в целом невелико. Среди них много декоративных красивоцветущих растений. В частности, это колокольчики персиколистный (*C. persicifolia*), широколистный (*C. latifolia*), средний (*C. medium*), карпатский (*C. carpatica*), равнолистный (*C. isophylla*). Очень крупные, 6–8 см в диаметре, цветки имеет ширококолокольчик крупноцветковый (*Platycodon grandiflorum*).

Ряд видов колокольчиковых используют в традиционных медицинах, например, бубенчик дангшен (*Adenophora dangshen*), считающийся в китайской медицине заменителем женьшеня. Молодые побеги и клубни некоторых видов съедобны.

Семейство лобелиевые — Lobeliaceae. Семейство включает 30 родов примерно с 1300 видами. Большинство их сосредоточено в горах тропической Америки. У нас в стране встречаются лишь два вида рода лобелия (*Lobelia*). Лобелия Дортманна (*L. dortmanna*, рис. 331) растет на мелководьях чистых озер Северо-Запада России, а в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке на болотах и сырых лугах можно встретить лобелию сидячелистную (*L. sessilifolia*).

Цветки лобелиевых по строению сходны с цветками колокольчиковых, однако, для них характерен резко зигоморфный, часто двугубый венчик. Некоторые виды лобелиевых имеют ярко окрашенные привлекательные цветки, их иногда выращивают как декоративные растения. Ряд представителей семейства, в частности, североамериканский вид лобелия

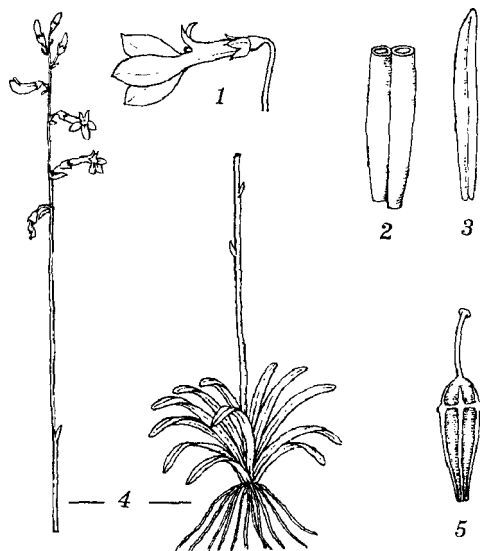


Рис. 331. Лобелиевые. Лобелия Дортманна (*Lobelia dortmanna*):

1 — цветок, 2 — поперечный срез листа, 3 — лист, 4 — общий вид растения, 5 — завязь

вздутая (*L. inflata*) культивируется для получения лобелина, алкалоида стимулирующего центр дыхания.

ПОРЯДОК СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ, ИЛИ 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 более 24 000 видов, объединяемых примерно в 1200 родов. В странах СНГ 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.

Человеку сопутствуют сложноцветные из родов лопух (*Arctium*), бодяк (*Cirsium*), чертополох (*Carduus*), осот (*Sonchus*), одуванчик (*Taraxacum*), череда (*Bidens*), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara*), полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris*) и др. Многие из них — злостные сорняки, к числу которых ныне относятся и натурализовавшиеся растения инородного происхождения, например дурнишник (*Xanthium*), галинсога (*Galinsoga*) и амброзия (*Ambrosia*), происходящие из Северной Америки. Амброзия наносит огромный ущерб урожаю и здоровью людей (ее пыльца — сильный аллерген) в южных областях нашей страны. Очень много среди сложноцветных луговых и степных трав, из которых наиболее известны представители родов ястребинка (*Hieracium*), цикорий (*Cichorium*), тысячелистник (*Achillea*), василек (*Centaurea*), пупавка (*Anthemis*) и нивяник (*Leucanthemum*), называемый иногда неверно ромашкой. Большое разнообразие сложноцветных наблюдается в горах Кавказа и Сибири.

Сложноцветные селятся везде, где вообще возможно существование высших растений. Они встречаются в любых местообитаниях и редки только во влажных тропических лесах. Лишь изредка являясь доминантами (например, в полынных и пустынных степях), 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 даже небольшие деревья до 10–15 м высотой.

У многих сложноцветных, особенно относящихся к подсемейству латуковых (*Lactucoideae*), вегетативные органы пронизаны млечниками, содержащими латекс (вспомните представителей родов одуванчик, осот, латук — *Lactuca*).

Листья сложноцветных без прилистников, простые, цельные или различным образом рассеченные, очень редко сложные. Листорасположение обычно очередное, реже супротивное.

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 корзинки, но в этом случае сами корзинки содержат только один-единственный цветок. Корзинка обычно является ботриоидным соцветием, на что указывает последовательность распускания цветков — как правило, от периферии к центру. Основу корзинки составляет расширенное окончание оси цветоноса, так называемое ложе соцветия, или общее цветоложе. Форма ложа соцветия разнообразна, как разнообразны и размеры корзинки, 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 оберткой, состоящей из более или менее сильно видоизмененных верховых листьев. Листоч-

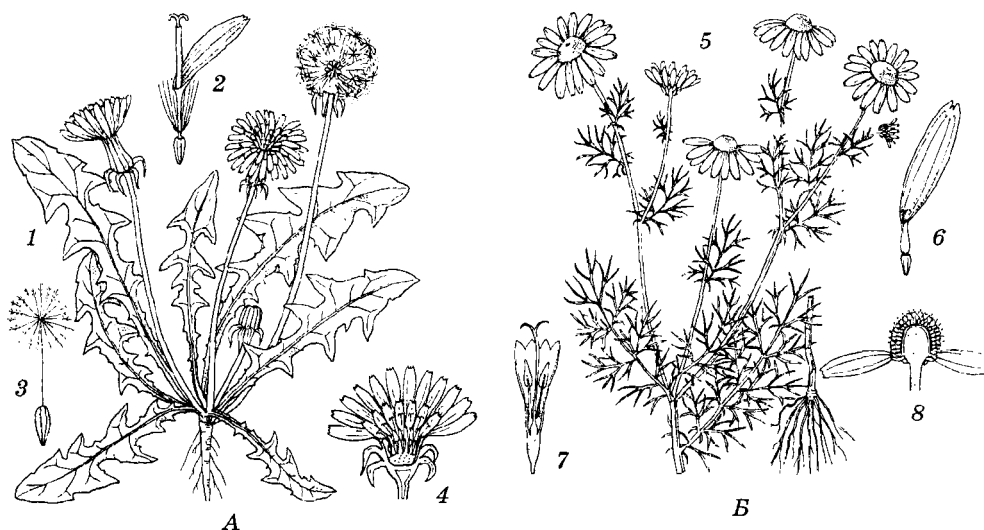


Рис. 332. Сложноцветные:

подсемейство датуквые: А — одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*): 1 — общий вид растения, 2 — цветок, 3 — плод, 4 — разрез соцветия; подсемейство астровые: Б — ромашка (трехреберник) непахучая (*Tripleurospermum inodorum*): 5 — общий вид растения, 6 — краевой ложноязычковый однополый (пестичный) цветок, 7 — разрез трубчатого обоепого цветка, 8 — разрез соцветия

ки обертки располагаются в один, два или несколько рядов.

Число цветков в корзинке варьирует от нескольких сотен и даже тысяч (подсолнечник) до немногих или одного, они невелики, внешне могут существенно различаться между собой, но все возникли от цветков единого плана 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 его верхушке, либо две продольные жилки. Такие цветки получили название ложноязычковых. Они обычно не имеют развитых тычинок и функционально являются женскими. Ложноязычковые цветки возникли из трубчатых; переходным типом считаются цветки с двугубым венчиком, сохранившиеся у некоторых сложноцветных. Биологический смысл возникновения подобных цветков очевиден. Они призваны привлекать насекомых-опылителей своей яркой контрастной окраской и крупными размерами (рис. 332).

Аналогичную сигнальную функцию выполняют своеобразные крае-

вые цветки василька (*Centaurea*), получившие название воронковидных. Они бесплодные, обычно увеличены в размерах, и число зубцов их ярко окрашенного венчика варьирует от 6 до 9. Сложноцветные, имеющие трубчатые и двугубые по краю или по всей корзинке цветки, принято выделять в особое подсемейство астровые (*Asteroideae*, или *Tubuliflorae*)¹.

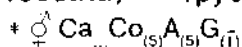
Другое подсемейство — латуковые (*Lactucoideae*, или *Liguliflorae*) характеризуется только язычковыми цветками. Венчик язычковых цветков резко неправильный и образован 5 лепестками, сросшимися в одну пластинку. Нередко на верхушке пластинки венчика заметны пять зубцов либо видны четыре жилки указывающие 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 ко дну завязи. Столбик заканчивается двулупастым рыльцем. Цветки, как и неодревесневшие части многих сложноцветных, нередко покрыты эфирномасляными железками характерного строения.

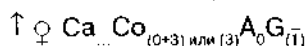
Примеры формул цветков:

одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*) — язычковый цветок: $\uparrow \frac{\sigma}{\oplus} \text{Ca} \dots \text{Co}_{(5)} \text{A}_{(5)} \text{G}_{(\bar{1})}$

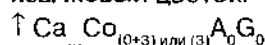
ромашка лекарственная (*Chamomilla recutita*) — трубчатый цветок:



краевой ложноязычковый:



подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus*) — трубчатый цветок, как и у ромашки: краевой ложноязычковый цветок:



Подавляющее большинство сложноцветных — насекомоопыляемые растения. Насекомых привлекает, прежде всего, нектар, выделяющийся при основании столбика, а также пыльца. Еще в более сложном виде, чем у колокольчиковых в цветке сложноцветных существует механизм подачи пыльцы, достигающий здесь нередко большего совершенства (рис. 333). В момент раскрытия пыльников верхушка столбика едва достигает основания пыльниковой трубки, и высыпавшаяся пыльца заполняет ее почти полностью. После этого столбик начинает вытягиваться, «ошетиливаясь» при этом так называемыми выметающими волосками, и выталкивает пыльцу, заполняющую пыльниковую трубку, наружу. Позже созревает и раскрывает свои плотно сомкнутые доли рыльце, обнажая воспринимающую поверхность. В конце цветения лопасти рыльца кольцевидно загибаются вниз и касаются столбика, где на волосках еще остаются единичные пыльцевые зерна. В этом случае возможно самоопыление, если перекрестное опыление еще не произошло. Помимо нормального полового процесса, у сложноцветных довольно

¹ Нередко выделяют и еще одно самостоятельное подсемейство артишоковых (*Cynaroideae*).

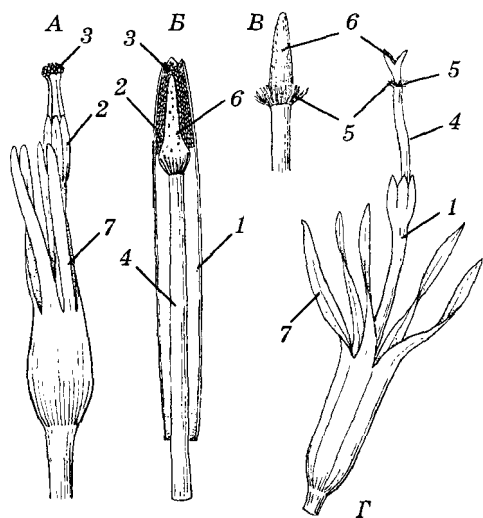


Рис. 333. Стадии развития цветка сложноцветных на примере василька лугового (*Centaurea jacea*):

А — верхняя часть цветка на мужской стадии; Б — разрез пыльниковой трубки после вскрытия пыльников; В, Г — верхняя часть цветка на женской стадии: 1 — пыльниковая трубка, 2 — закрывающие верхушку пыльниковой трубки придатки пыльников, 3 — пыльца, 4 — столбик завязи, 5 — кольцо выметающих волосков, 6 — рыльце, 7 — листочки околоцветника

часто наблюдается апомиксис (одуванчик, ястребинка — *Hieracium*), чем прежде всего и объясняется видовое многообразие этих родов. Интересно отметить, что не нуждающиеся в опылении апомиктные виды одуванчика тем не менее привлекают многочисленных насекомых, собирающих обильную пыльцу.

Плоды сложноцветных — псевдомонокарпии: сухие не вскрывающиеся односемянные семянки. Семена без эндосперма, с прямым зародышем. Нередко они снабжены летучкой — хохолком, или паппусом, образованным волосками видоизменившейся чашечки, разнообразными пленками, ушковидными выростами

и т. д. Иногда волоски паппуса выносятся на специальном выросте верхушки завязи — носике, а летящая семянка, например у одуванчика, напоминает при этом миниатюрный парашют. В других случаях, как у череды, выросты на верхушке завязи снабжены крючками и легко цепляются за шерсть животных или одежду. У лопуха, дурнишника и многих других сорных сложноцветных цепляющиеся крючки имеют листья обертки, что не менее успешно позволяет распространяться их семенам.

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, обычно бедны эфирными маслами. Напротив, у представителей подсемейства астровых, не содержащих латекс, эфирные масла весьма обычны. Инулин — основной полимерный полисахарид у видов семейства.

Среди сложноцветных много полезных растений, находящихся разнообразное хозяйственное использование. Из пищевых растений следует отметить прежде всего подсолнечник однолетний — североамериканское растение, с середины прошлого века ставшее в России основной высокопродуктивной масличной культурой. В качестве овощного растения в Западной Европе широко используют артишок (*Cynara scolymus*), разводимый ради мясистого съедобного «цветоложа». Находят применение в качестве пищевых два вида цикория (*Cichorium*), некоторые виды козелеца (*Scorzonera*), называемые в народе «черный корень», топинамбур, или

земляная груша (*Helianthus tuberosus*), полынь-эстрагон (*Artemisia dracunculoides*), 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 Центральной Азии, содержащие латекс, разводили некоторое время в СССР для получения природного каучука. В США для этой цели вводили в культуру иные растения, например, гвайюлу — виды рода *Baccharis*. Многие сложноцветные культивируют в качестве декоративных растений. Среди них — виды герберы (*Gerbera*), астры (*Aster*), хризантемы (*Callistephus*), георгины (*Dahlia*), бархатцев (*Tagetes*), рудбекии (*Rudbeckia*) и др.

Несколько видов сложноцветных зарекомендовали себя в научной медицине как ценные лекарственные растения. Прежде всего, это ромашка лекарственная (*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 не распустившиеся корзинки полыни цитварной (*Artemisia cina*) — эндемичного вида немногих районов Южного Казахстана и Северного Таджикистана. Классическим желчегонным средством научной медицины считается соцветия бессмертника песчаного (*Helichrysum arenarium*). Находят применение в медицине также соцветия ноготков (*Calendula officinalis*), пижмы обыкновенной (*Tanase-*

tum vulgare), арники горной (*Arnica montana*), корни одуванчика (*Taraxacum officinale*), трава череды трехраздельной (*Bidens tripartita*) и тысячелистника (*Achillea millefolium*).

КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ — LILIOPSIDA, ИЛИ MONOCOTYLEDONES

Класс однодольных подразделяется на 4 подкласса и включает 37 порядков, 122 семейства, примерно 3100 родов и около 63 000 видов. Однодольные отделились от двудольных уже на заре эволюции цветковых растений, но наиболее примитивные из них еще сохраняют некоторые черты сходства. Среди современных двудольных наибольшее сходство с однодольными наблюдается у представителей порядка нимфейных, однако вследствие высокой специализации нимфейные не могут рассматриваться в качестве непосредственных предков однодольных. Как нимфейные, так и древние однодольные происходят, по-видимому, от каких-то еще более примитивных влаголюбивых травянистых наземных двудольных.

ПОДКЛАСС АЛИСМАТИДЫ — ALISMATIDAE

Подкласс алисматида представлен примерно 500 видами и 56 родами, объединяемыми в 18 семейств, относящимися к 11 порядкам. Почти все они болотные, прибрежные, плавающие или даже целиком погруженноводные травы, сохранившие апокарпный гинецей и чрезвычайно примитивную проводящую систему, состоящую почти исключительно из трахеид. Представители этого подкласса, как полагают, наиболее близки к предковым формам однодольных.

ПОРЯДОК СУСАКОВЫЕ — BUTOMALES

Порядок включает единственное монотипное **семейство сусаковые**

(*Butomaceae*) с одним видом — сусаком зонтичным (*Butomus umbellatus*, рис. 334), распространенным почти по всей территории России, за исключением Заполярья и приполярных районов. Это крупное многолетнее прибрежно-водное растение образует зонтиковидные соцветия с красивыми светло-розовыми цветками. Актиноморфный околоцветник состоит из 6 листочков сходного строения. Андроцей включает 9 тычинок, а гинецей образован 6 не вполне замкнутыми, сросшимися лишь в основании плодolistиками чрезвычайно примитивного вида. Толстые крахмалистые корневища сусака съедобны в печеном виде. Как корневища, так и семена этого довольно декоративного растения

используют в народной медицине, а узкие длинные листья пригодны для плетения.

ПОРЯДОК ВОДОКРАСОВЫЕ — HYDROCHARITALES

Порядок включает 3 семейства, из которых в России наиболее известны представители семейства водокрасовых.

Семейство водокрасовые — Hydrocharitaceae. Семейство насчитывает 13 родов и около 100 преимущественно водных видов, но очень резко отличающихся внешне. В странах СНГ встречается 8 видов из 6 родов. Среди них обыкновенные плавающие пресноводные растения умеренной Евразии — водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-*

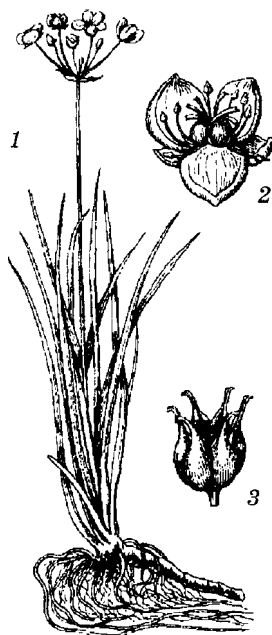


Рис. 334. Сусаковые. Сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок,
3 — плод

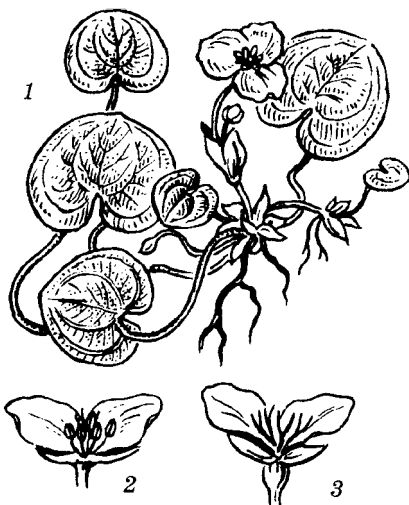


Рис. 335. Водокрасовые. Водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*):

1 — цветущее растение, 2 — тычиночный,
3 — пестичный цветки, лишенные одного лепестка

ranae, рис. 335) и телопез (*Stratiotes aloides*). Из Северной Америки в Европу в XIX в. была занесена элодея канадская, или водяная чума (*Elodea canadensis*), стремительно заполнившая все мелкие водоемы умеренной Евразии, сильно потеснив аборигенную водную растительность. Любителям аквариумов широко знакомы и некоторые декоративные тропические водокрасовые из родов оттелия (*Ottelia*), валлиснерия (*Vallisneria*), лимнобиум (*Limnobium*), эгерия (*Egeria*) и др.

Виды водокрасовых — преимущественно многолетние, иногда розеткообразующие растения, побеги которых осенью способны образовывать зимующие почки.

ПОРЯДОК ЧАСТУХОВЫЕ — ALISMATALES

В порядке частуховых 2 семейства.

Семейство частуховые — Alismataceae. Семейство насчитывает 13 родов и около 100 видов. В странах СНГ встречаются около 17 видов, относящихся к 5 родам. К ним относятся такие обыкновенные растения, как частуха обыкновенная (*Alisma plantago-aquatica*, рис. 336) и стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*), растущие по берегам водоемов, в небольших болотцах, а иногда и просто в канавах или долго не просыхающих лужах. В основном частуховые — это розеткообразующие многолетние травы с цимбоидными соцветиями и очень разнообразными листьями. Их околоцветник образован 3 зеленоватыми и 3 окрашенными листочками. Тычинок в цветке обычно 6, гинецей состоит из многочисленных почти целиком свободных плодолистиков. Односемянные плодики частуховых имеют пленчатую кайму, хорошо плавают и легко разносятся водой. Некоторые частуховые, например стрелолист трех-



Рис. 336. Частуховые. Частуха обыкновенная (*Alisma plantago-aquatica*):

1 — соцветие, 2 — цветок, 3 — плод (апокарпий), 4 — прикорневая часть растения

листый (*Sagittaria trifolia*), образуют съедобные крахмалистые клубни, в связи с чем их разводят в Восточной Азии как овощное растение.

ПОРЯДОК РДЕСТОВЫЕ — POTAMOGETONALES

Порядок рдестовых объединяет 2 наибольших семейства плавающих или погруженноводных трав.

Семейство рдестовые — Potamogetonaceae. Семейство помимо монотипного рода гренландия (*Groenlandia*), включает также крупный род рдест (*Potamogeton*), содержащий около 100 видов, часть из которых обыкновенные растения стоячих или медленно текущих водоемов средней полосы России. Все они многолетние корневищные травы с

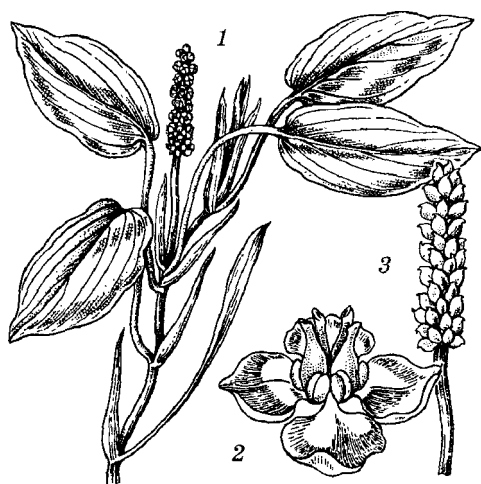


Рис. 337. Рдестовые. Рдест плавающий (*Potamogeton natans*):

1 — верхушка побега с плавающими листьями, 2 — цветок, 3 — соплодие

облиственными плавающими или погруженными стеблями, причем их плавающие листья часто внешне сильно отличаются от листьев погруженных. Невзрачные, обоеполые и актиноморфные цветки рдестовых с 4 листочками околоцветника, 4 тычинками и 4 свободными плодолистиками собраны в возвышающееся над водой початковидное соцветие (рис. 337). Представители семейства — анемофильные или гидрофильные (опыление пылью, плавающей на поверхности воды) растения. Плоды рдестовых состоят из 1–4 орешковидных плодиков. Их охотно поедают рыбы и водоплавающие птицы. В летнее время преобладает вегетативное размножение. Осенью многие рдесты образуют зимующие почки. Повсеместно рдестовые играют большую роль в сложении водных экосистем, а быстро разрастающиеся их заросли могут даже мешать водному хозяйству. Клубневидные

крахмалистые утолщения корневищ некоторых видов рдестов можно употреблять в пищу и на корм скоту.

ПОДКЛАСС ЛИЛИИДЫ — LILIOIDEA

Самый крупный подкласс однодольных, включающий 21 порядок, 96 семейств, около 2700 родов и более 56 000 видов.

В целом лилии более эволюционно продвинуты, чем представители предыдущего подкласса. В отличие от алисматид лилии преимущественно сухопутные растения, хотя среди них встречаются иногда и обитатели влажных мест и водоемов. Систематика подкласса разработана недостаточно и находится в стадии усиленного изучения.

ПОРЯДОК ЛИЛЕЙНЫЕ — LILIALES

Порядок лилейные объединяет 9 семейств, наиболее крупными из которых являются семейства мелантиевые, ирисовые и лилейные.

Семейство мелантиевые — Melanthiaceae. В семействе 47 родов и около 400 видов. В странах СНГ произрастает около 30 видов, относящихся к 10 родам. В основном это многолетние корневищные, клубнелуковичные или луковичные травы. Актиноморфные обоеполые цветки мелантиевых обычно собраны в кистевидные соцветия, реже цветки одиночные. Листочки околоцветника свободные или частично сросшиеся в короткую трубку. Тычинок обычно 6, а гинецей состоит из 3 почти свободных плодолистиков. Плод — многолистовка или коробочка.

Распространены мелантиевые по всему миру. Многие из них культивируют как декоративные растения, открытого (*Bulbocodium*, *Colchicum*, *Merendera*, *Tricyrtis*) и закрытого (*Gloriosa*, *Sandersonia* и др.) грунта.

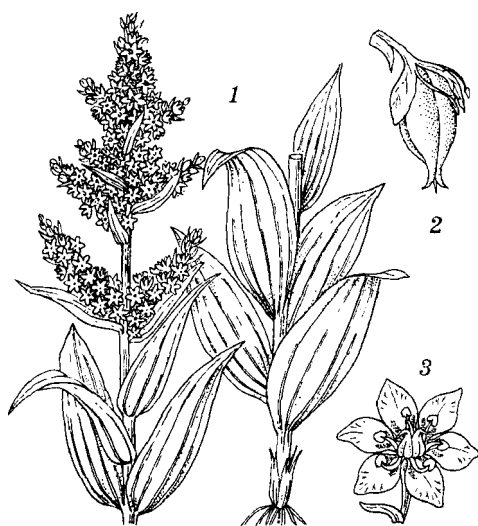


Рис. 338. Мелантиевые. Чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*):

1 — общий вид растения, 2 — плод, 3 — цветок

Два весьма известных представителя семейства — чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*, рис. 338) и безвременник осенний (*Colchicum autumnale*) с крупными привлекательными розовыми цветками, появляющимися поздней осенью. Все части растения у мелантиевых довольно ядовиты и могут вызывать серьезные отравления травоядных животных. Алкалоиды, выделяемые из некоторых мелантиевых, в частности колхицин, — митотические яды, препятствующие нормальному расхождению хромосом при делении клеток. Препараты из безвременника великолепного (*C. speciosum*) способны задерживать рост опухолевых новообразований.

Семейство ирисовые — Iridaceae. Семейство насчитывает 75–80 родов и около 1800 видов. В странах СНГ естественно произрастает

около 70 видов из 6–8 родов. Распространены ирисовые большей частью в засушливых низкогорьях, степных и полупустынных районах всего мира, но наибольшее их разнообразие наблюдается на юге Африки.

Большинство ирисовых — многолетние травы с мясистыми корневищами, луковицами или клубнелуковицами и характерными унифациальными, двурядно расположенными, сжатыми с боков, сидячими листьями. Иногда листья могут быть цилиндрическими или даже четырехгранными (*Crocus*). Крупные и ярко окрашенные актиноморфные или зигоморфные цветки ирисовых имеют 6 листочков околоцветника, 3 тычинки и нижнюю завязь, образованную полностью сросшимися плодолистиками. Листочки околоцветника обычно свободные и сильно различаются по форме, размеру и окраске, но иногда сростаются в более или менее длинную трубку. Опыляются цветки в большинстве случаев насекомыми.

Пример формулы цветка:

ирис болотный (*Iris pseudacorus*, рис. 339) — * ♂ $P_{3+3} \bar{A}_3 \bar{G}_{(3)}$

Плод ирисовых — многосемянная коробочка, вскрывающаяся по средней жилке каждого плодолистика. Семена часто имеют мясистые придатки, поедаемые муравьями, которые их и разносят. Иногда семена снабжены небольшими крыльями и переносятся ветром. Многие ирисовые, например, крокусы, или шафраны (*Crocus*), фрезии (*Freesia*), гладиолусы (*Gladiolus*), юноны (*Juno*), ирисы (*Iris*), тигридии (*Tigridia*), ксифиумы (*Xiphion*) и многие другие, издавна культивируются как декоративные растения открытого грунта. Высушенные рыльца шафрана по-



Рис. 339. Ирисовые. Ирис болотный (*Iris pseudacorus*):

1 — общий вид растения, 2 — плод

севного (*Crocus sativus*) с глубокой древности используют как пряность и пищевой краситель, а также в парфюмерии и медицине. Из клубней ириса мечевидного (*Iris ensata*) в Восточной Азии раньше получали крахмал, а высушенные корневища европейских ирисов (*I. florentina*, *I. germanica*, *I. pallida*) давали так называемый фиалковый корень, использовавшийся в медицине.

Семейство лилейные — Liliaceae (s. str.). Семейство содержит 10 родов и около 470 видов. В странах СНГ 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 и обычнейшее опушечное растение широколиственных лесов Евразии — гусиный лук желтый (*Gagea lutea*, рис. 340). Представители семейства распространены, главным образом, в умеренных областях Западной и Восточной Азии и в Гималаях.

Лилейные — многолетние травянистые луковичные растения. Все они *геофиты*, т. е. растения у которых почки возобновления расположены под землей в луковицах. Многие из них, и прежде всего виды — обитатели территорий аридного климата, — эфемероиды.

У некоторых лилейных в пазухах листьев образуются выводковые луковички. Цветоносные стебли могут быть облиственными или безлистными (цветочная стрелка). Строение луковиц весьма разнообразно, но всегда имеются отходящие от них вытягивающие контрактильные корни. Цветки, разнообразные по величине и форме, актиноморфные, обоеполые, собранные чаще всего в кисти.

Околоцветник венчиковидный, состоит из 6 свободных или сросшихся листочков, расположенных в два круга. Тычинок 6, также расположенных в два круга. Гинецей ценокарпный, образован 3 плодolistиками. Завязь верхняя, обычно с многочисленными семязачатками, рыльце трехлопастное. Опыляются цветки насекомыми, которых обычно привлекает нектар.

Пример формулы цветка:

гусиный лук желтый (*Gagea lutea*) —

$$* \text{♀} \overset{\Delta}{P}_{3+3} \overset{\Delta}{A}_{3+3} \overset{\Delta}{G}_{(3)}$$

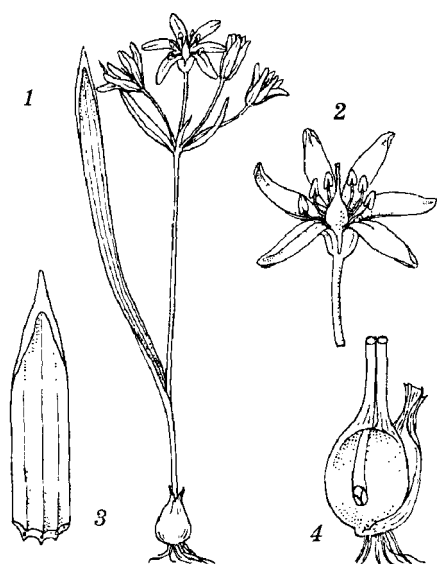


Рис. 340. Лилейные. Гусиный лук желтый (*Gagea lutea*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок, 3 — верхушка листа, 4 — луковица в разрезе

Плод лилейных — вскрывающаяся коробочка.

Представители лилейных в принятом здесь объеме мало исследованы химически. Найдены полисахариды в виде слизей и алкалоиды.

Многие лилейные относятся к древнейшим декоративным растениям открытого грунта. Лилии (*Lilium*) и тюльпаны имеют огромное количество сортов с исключительно красивыми цветками. Не менее популярны у цветоводов и другие представители этого семейства — кардиокринумы (*Cardiocrinum*), кандыки (*Erythronium*), рябчики (*Fritillaria*) и др. В Восточной Азии в качестве овощей используют луковицы некоторых лилий и рябчиков, а богатые сахарами и крахмалом луковицы тюльпанов и кандыков едят многие дикие животные. Цветки и луковицы лилий бе-

лой (*L. candidum*) и тигровой (*L. tigrinum*) используются в народной медицине.

ПОРЯДОК АМАРИЛЛИСОВЫЕ — AMARILLIDALES

Порядок амариллисовые объединяет около 15 семейств.

Семейство асфodelовые — Asphodelaceae. Семейство насчитывает около 50 родов и почти 1500 видов, распространенных главным образом в засушливых областях Старого Света. Лишь немногие травянистые представители асфodelовых (*Anthericum*, *Asphodeline*, *Eremurus*) встречаются на самом юге России. Всего же на территории стран СНГ обитает 61 вид этого семейства, относящийся к 3 родам. Самый известный представитель семейства — алоэ, или столетник (*Aloë*), виды которого часто выращивают в домашних условиях. К этому же семейству принадлежит и обычнейшее домашнее растение хлорофитум (*Chlorophytum*).

Большинство асфodelовых — многолетние травы и кустарники с кистями желтых или оранжевых цветков, расположенных на почти безлистном цветоносе и имеющих 6 листочков околоцветника, 6 тычинок и верхнюю завязь, состоящую из 3 сросшихся плодолистиков. Нити тычинок обычно густо опушены длинными волосками. Плод почти всегда — коробочка. Асфodelовые играют значительную роль в пустынных растительных группировках, особенно на Африканском континенте. Миниатюрные листовые суккуленты из родов гастерия (*Gasteria*) и хаворция (*Haworthia*) часто выращивают как домашние растения. Виды других родов семейства (*Asphodelus*, *Asphodeline*, *Eremurus* (рис. 341), *Kniphofia*) культивируются как кра-

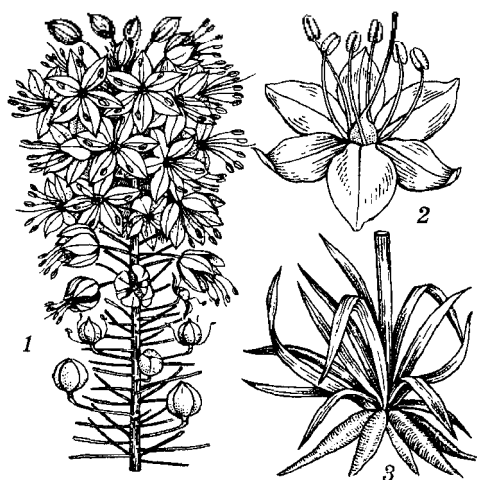


Рис. 341. Асфodelовые. Эремурус Ольги (*Eremurus olgae*):

1 — верхняя часть соцветия, 2 — цветок, 3 — нижняя часть растения с розеткой листьев и утолщенными корнями

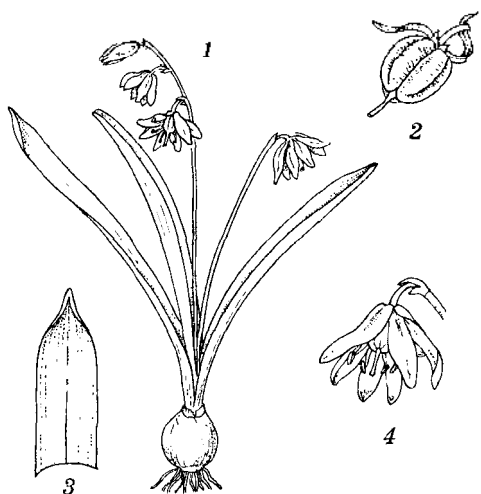


Рис. 342. Гиацинтовые. Пролеска сибирская (*Scilla sibirica*):

1 — общий вид растения, 2 — плод, 3 — верхушка листа, 4 — цветок

сивоцветущие, очень эффектные, но довольно прихотливые растения открытого грунта. Выпаренный сок листьев ряда видов алоэ, так называемый сабур, — известное лекарственное средство.

Семейство гиацинтовые — Hyacinthaceae. Семейство включает 40 родов и более 900 видов, широко распространенных на всех материках, но наибольшее их разнообразие наблюдается в засушливых областях Евразии и Южной Африки. На территории стран СНГ произрастает около 80 видов, относящихся к 11 родам.

Типичный представитель семейства — пролеска сибирская (*Scilla sibirica*, рис. 342) — обычное раннецветущее растение широколиственных лесов юга России. Для гиацинтовых характерно наличие луковицы и переход к эфемероидному образу жизни с более или менее продолжи-

тельным периодом покоя. Как и у луковичных лилейных, корни гиацинтовых способны втягивать луковицу растения в почву.

Цветки обычно собраны в кисть, расположенную на безлистном цветоносе. Они нередко крупные, ярко окрашенные, обоеполые и актиноморфные, с 6 лепестками околоцветника, 6 тычинками и верхней завязью из 3 полностью срастающихся плодолистиков. Плод — сухая или мясистая коробочка с многочисленными семенами, снабженными сочными придатками, привлекаемыми для муравьев, способствующих их распространению. Многие гиацинтовые с глубокой древности являются излюбленными раннецветущими растениями. Используют их также для выгонки и на срезку. Виды родов хионодокса (*Chionodoxa*), гиацинт (*Hyacinthus*), мускари, или мышиный гиацинт (*Muscari*), пушкиния (*Puschkinia*),

пролеска (*Scilla*) и др. имеют большое число замечательно декоративных сортов и садовых форм. Луковицы морского лука (*Urginea maritima*) содержат эффективный крысиный яд, не опасный для человека.

Семейство луковые — *Alliaceae*. К семейству относится 32 рода и примерно 750 видов. В странах СНГ естественно произрастают и культивируются около 320 видов, относящихся к 2 родам. 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 вследствие разрушения внутренней паренхимы. Цветки до цветения заключены в пленчатый чехол и образуют цимбидное 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, состоящий из 3 сросшихся между собой плодолистиков, образующих верхнюю, трех- или при недоразвитии одногнездную завязь с несколькими или многими семязачатками. Столбик один, рыльце цельное. В цветках луковых имеются щелевидные нектарники, располагающиеся обычно между створками плодолистиков. Они нередко выделяют обильный нектар, привлекающий разнообразных насекомых, способствующих перекрестному опылению.

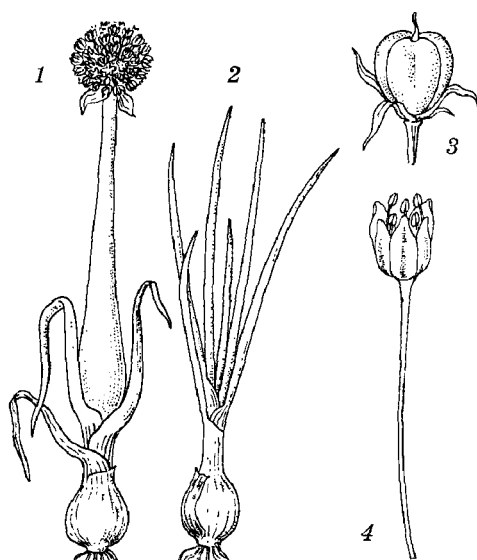


Рис. 343. Луковые. Лук репчатый (*Allium cepa*):

1 — цветущее растение, 2 — нецветущее растение, 3 — плод, 4 — цветок

Пример формулы цветка:

лук репчатый (*Allium cepa*,
рис. 343) — * ♂ $P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$

Плод — ценокарпий: чаще всего вскрывающаяся коробочка. Семена мелкие, с обильным эндоспермом и маленьким зародышем. 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 «живорождение» очень обычно, например, для чеснока (*Allium sativum*), который почти не размножается семенами.

Луковые содержат серосодержащие соединения — диаллилдисуль-

фид 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 в качестве ценных пищевых и лекарственных растений общеизвестна. В странах СНГ наиболее широко культивируются лук репчатый и чеснок, происходящие из Центральной Азии. В мировом сельском хозяйстве часто возделываются лук-батун (*A. fistulosum*), созданный в культуре в Китае, лук-порей (*A. porrum*) и шнитт-лук (*A. schoenoprasum*). Во многих местах Кавказа и Сибири население широко использует в пищу дикорастущие виды лука — победный (*A. victorialis*) и медвежий (*A. ursinum*), называемые в народе черемшой или колбой.

Все луки, помимо отличных вкусовых качеств, хорошие витаминизаторы, 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 странах СНГ естественно произрастают и широко культивируются 37 видов, относящихся к 7 родам и сосредоточенных преимущественно в горах Центральной 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, собранные в зонтиковидные соцветия или одиночные, расположенные на длинных безлистных цветоносах. 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 коронки. Чаще всего это видоизмененное общее основание всех тычинок.

Тычинок обычно 6, располагаются они чаще всего в два круга. Нити тычинок нередко прирастают к трубке околоцветника. Гинецей ценокарпный, состоящий 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. 344) — * ♂ $P_{3+3} A_{3+3} G_{(\bar{3})}$

Плод амариллисовых — ценокарпий: вскрывающаяся коробочка или ягода. Семена с эндоспермом и маленьким прямым 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 декоратив-

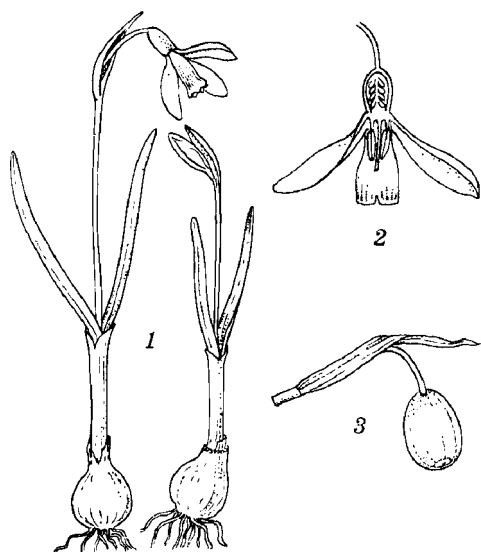


Рис. 344. Амариллисовые. Галантус снежный (*Galanthus nivalis*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок в разрезе, 3 — плод

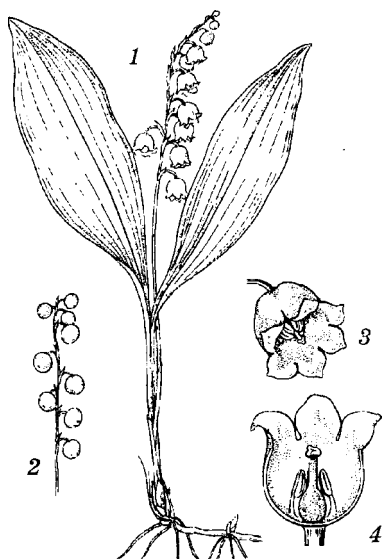


Рис. 345. Ландышевые. Ландыш майский (*Convallaria majalis*):

1 — общий вид растения, 2 — плоды-ягоды, 3 — цветок, 4 — цветок в разрезе

ных растений открытого и закрытого грунта (нарциссы, галантусы, кливии, кринумы, хиппеаструмы). В последние десятилетия в медицине для получения некоторых медицинских препаратов стали применять алкалоидоносные виды унгернии (*Ungeria*), галантуса и нарцисса.

Семейство агавовые — Agavaceae. Семейство включает 10 родов и 400 видов, характерных для тропических пустынь Америки. В основном это слабоветвящиеся древовидные растения — юкки (*Yucca*) или крупные бесстебельные розеточные листовые суккуленты — агавы (*Agave*), выращиваемые иногда у нас на Черноморском побережье, а также в оранжереях и зимних садах. Из многих видов агавовых получают ценные технические волокна. Наиболее известна в этом отношении сизалевая

агава (*A. sisalana*), дающая особо ценное волокно, сизаль. Некоторые агавы и юкки используют в медицине, а в Мексике из их сока готовят популярные алкогольные напитки пульке и текилу.

ПОРЯДОК СПАРЖЕВЫЕ — ASPARAGALES

К порядку спаржевых относят 8 небольших семейств, из которых наиболее известны ландышевые, иглицевые и спаржевые. Представители порядка — преимущественно многолетние корневищные травы.

Семейство ландышевые — Convallariaceae. В семействе 23 рода, насчитывающие 230 видов. В странах СНГ естественно произрастают 33 вида из 7 родов. Представление об облике представителей семейства можно составить, вспомнив

обыкновенное растение лесов европейской части России — ландыш майский (*Convallaria majalis*, рис. 345). 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, собранные в кистевидные соцветия. 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, по числу плодолистиков. Опыление перекрестное, осуществляемое насекомыми.

Примеры формул цветков:

купена душистая (*Polygonatum odoratum*) — * ♀ $P_{(3+3)} A_6 G_{(3)}$

майник двулистный (*Maianthemum bifolium*) — * ♂ $P_{(2+2)} A_4 G_{(2)}$

ландыш майский (*Convallaria majalis*) — * ♀ $P_{(3+3)} A_{3+3} G_{(3)}$

Плод ландышевых — ценокарпий: чаще всего это сочная ягода с немногими семенами. Семена с эндоспермом. Часто на семенах заметны ариллусоподобные образования, привлекающие муравьев. 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 относятся в России к числу популярнейших кардиотонических сердечных средств.

Семейство спаржевые — Asparagaceae. В семействе 2 рода и примерно 300 видов. В странах СНГ естественно произрастает 31 вид, относящийся к одному роду аспаргус (*Asparagus*).

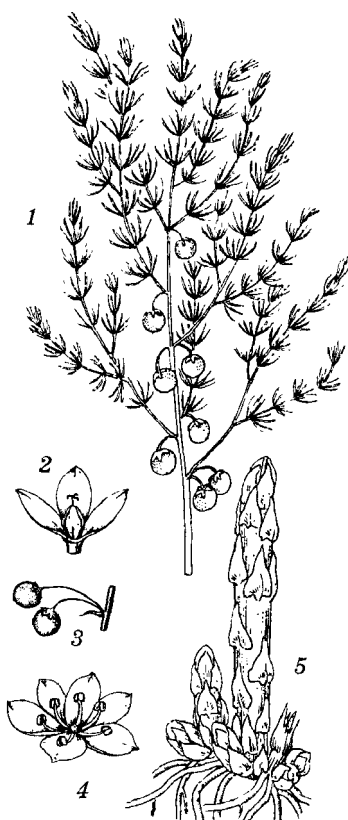


Рис. 346. Спаржевые. Спаржа лекарственная (*Asparagus officinalis*):

1 — побег с плодами, 2 — пестичный цветок, 3 — зрелые плоды, 4 — тычиночный цветок, 5 — молодой бесхлорофильный побег

Распространены спаржевые в Европе, Азии и Африке, главным образом в странах с засушливым климатом. Несколько дикорастущих видов спаржи довольно обычны в южных районах европейской части России.

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 (нередко называемые «елочка»). Белые и сочные молодые побеги спаржи лекарственной (*A. officinalis*, рис. 346) в Западной Европе употребляют в пищу как деликатесный овощ, чрезвычайно богатый ли-

зином.

Семейство иглицевые — *Ruscaceae*. К семейству относятся 3 рода и 13 видов, распространенных большей частью в засушливых

областях Средиземноморья. В России они встречаются лишь в Западном Предкавказье. Для представителей семейства характерна утрата листьев, функцию которых несут уплощенные кожистые и заостренные на верхушке филлокладии, располагающиеся на одревесневающих прямостоячих побегах. На поверхности филлокладиев развиваются однополые цветки, а позже из женских цветков образуются ярко-красные, ягодообразные, сочные плоды. Виды родов иглица (*Ruscus*, рис. 347) и даная (*Danae*) широко используют как декоративные растения, на срезку и для плетения декоративных гирлянд и венков. Молодые побеги и зрелые ягоды иглиц съедобны, а семена можно использовать как заменитель кофе.

ПОРЯДОК ДИОСКОРЕЙНЫЕ — *DIOSCOREALES*

К этому порядку относятся несколько семейств, представители которых распространены по всему миру.

Актиноморфные цветки состоят из 6 листочков околоцветника, 6 тычинок и 3-гнездной завязи, состоящей из 3 сросшихся плодолистиков.

Семейство диоскорейные — *Dioscoreaceae*. Семейство включает травянистые или одревесневающие, иногда довольно крупные лианы. Невзрачные их цветки собраны в кисти или колосья, завязь нижняя, а плод — ягода (*Tamus*) или крылатая коробочка (*Dioscorea*). Многие виды рода диоскорея (*D. rotundata*, *D. cayenensis*, *D. alata*, *D. esculenta*, *D. opposita* и др.) под общим названием «ямса» широко используют в тропиках из-за съедобных крахмалистых клубней. У нас в Приморье встречается диоскорея японская (*D. nipponica*), а в Предкавказье —

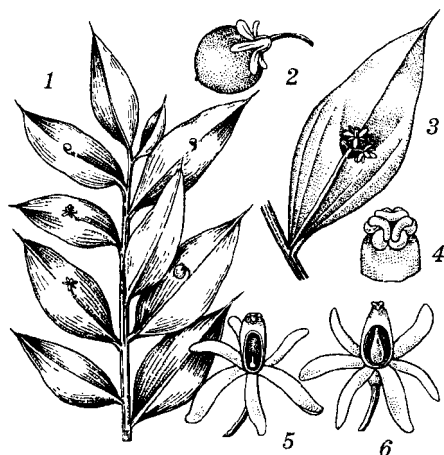


Рис. 347. Иглицевые. Иглица понтийская (*Ruscus ponticus*):

1 — верхняя часть побега, 2 — плод, 3 — филлокладий, 4 — рыльце женского цветка, 5 — мужской цветок, 6 — женский цветок

диоскорея кавказская (*D. caucasica*) и тамус обыкновенный, или адамов корень (*Tamus comtunis*). Первые два вида — лекарственные растения научной медицины, третий — народной.

Семейство триллиевые — Trilliaceae. Семейство включает 4 рода и около 60 видов, характерных для северного полушария. Его представители — небольшие травы с обо-еполыми актиноморфными, довольно крупными цветками. Представление об облике триллиевых можно составить, вспомнив обычнейшее растение нашей флоры — вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia*, рис. 348), хорошо известный своими крупными иссиня-черными ягодами и характерной верхушечной мутовкой листьев. На Дальнем Востоке России встречается несколько довольно декоративных видов из рода триллиум (*Trillium*), для которых характерны крупные белые цветки и плод-коробочка.

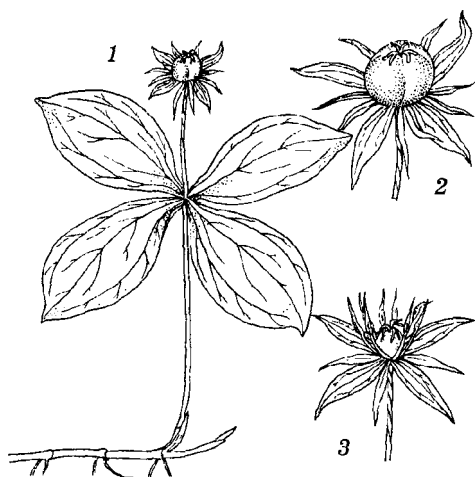


Рис. 348. Триллиевые. Вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia*):

1 — общий вид растения, 2 — плод,
3 — цветок

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 странах СНГ естественно произрастают около 180 видов, принадлежащих к 47 родам.

Мир орхидных — совершенно особый мир экзотических растений, не имеющий себе подобных среди цветковых. 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. Орхидные встречаются повсеместно, за исключением полярных и безводных пустынь, однако 90 % их видового состава сосредоточено в тропических странах. В России орхидные наиболее богато представлены в Предкавказье и на Дальнем Востоке. Из орхидных нашей флоры наиболее обычны виды родов любка (*Platanthera*), пальцекорник (*Dactylorhiza*, рис. 349), дремлик (*Epipactis*), тайник (*Listera*), кокушник (*Gymnadenia*) и некоторых других. Почти все орхидные — многолетние, наземные или эпифитные травы. Нередки бесхлорофильные сапрофиты, имеются довольно крупные (30–40 м длиной) травянистые лианы и даже, как сообщают, небольшие кустарники. Рост орхидных симподиальный, реже моноподиальный. Все многообразие орхидных можно свести к двум основным экологическим типам: эпифитам и наземным орхидеям. Эпифиты — растения тропиков.

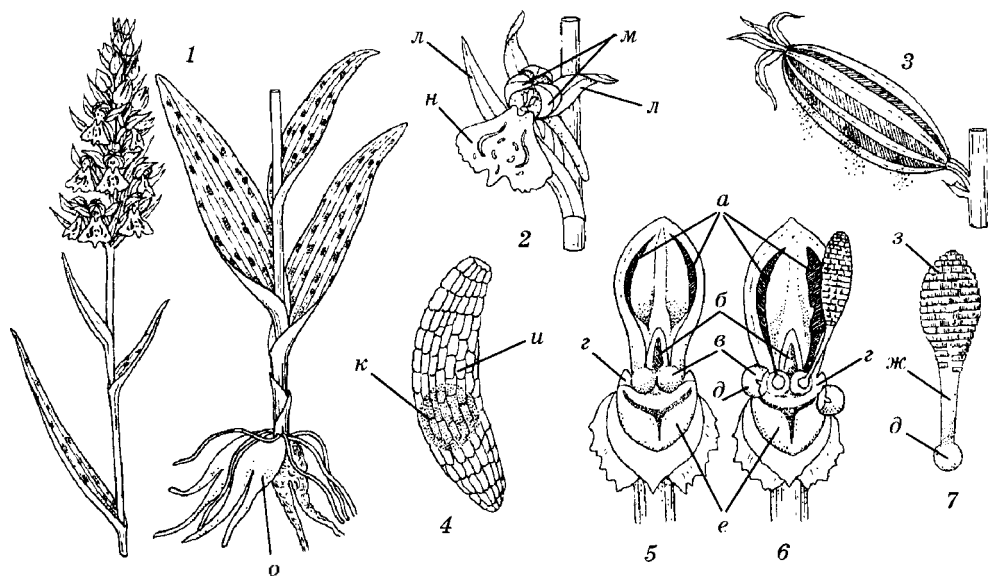


Рис. 349. Орхидные. Пальцекорник пятнистый (*Dactylorhiza maculata*):

1 — цветущее растение, 2 — цветок, 3 — раскрывшаяся коробочка, 4 — семя, 5 — колодка, 6 — колодка с удаленными кармашками и вынутым из гнезда пыльника поллиnaireм, 7 — поллиnaire: а — звезда пыльников, б — клявик, в — кармашки, г — стаминодии, д — прилипающее, е — рыльце, ж — ножка поллиnaire, з — поллиний, и — семенная кожура, к — зародыш, л — листочки наружного круга околоцветника, м — листочки внутреннего круга околоцветника, н — губа, о — пальчато-рассеченный корнесклубень.

Очень часто у орхидей побеги с укороченными междоузлиями луковичеобразно утолщаются. Такие утолщения получили название *псевдобульб*, или *туберидиев*. Туберидий, развивающийся в основании стебля у наземных орхидей, иногда погружается в почву и, теряя хлорофилл, становится типичным подземным клубнем. Такой клубень, срастаясь с основаниями придаточных корней, образует так называемый *стеблекорневой тубероид*, или *клубнекорень*. Клубнекорень может быть цельным, округлым (*Orchis*) или лопастным (*Dactylorhiza*). В медицине клубнекорни в прошлом использовались под названием *клубней салапа*.

Листья у орхидных весьма разнообразны, но иногда почти полностью редуцированы. Они, как у всех однодольных, простые, обычно очередные, располагающиеся чаще двурядно.

Соцветия обычно колосовидные, кистевидные или метелковидные, но иногда развивается только один крупный цветок. У тропических орхидей длина соцветий может достигать нескольких метров.

Цветок — наиболее характерная деталь орхидей, позволяющая 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. Они почти всегда обоеполые. 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 шпорца.

Орхидные отличаются от других однодольных срастанием тычиночных нитей со столбиком завязи в единый орган, называемый *колонкой*, или *гиностемием*. При этом средняя доля рыльца, или *клювик* стерилизуется и, разделяя пыльцевые гнезда тычинок и фертильную часть рыльца, препятствует самоопылению. Число тычинок у орхидных изредка равно 3, иногда 2, но чаще лишь 1. Пыльца у большинства орхидных сливается в пыльнике в 2–8 округлых тел, которые называются *поллиниями*. Поллинии обычно имеют ножку с прилипальцем, а вся эта конструкция называется *поллинарием*. Прилипальца поллинариев лежат открыто или скрыты пленчатой складкой — *кармашком*, легко снимающимся при прикосновении. Поллинарии легко извлекаются из пыльцевого гнезда, приклеиваясь к телу насекомого-опылителя своими прилипальцами. На воздухе ножка поллиния быстро изгибается таким образом, что при повторном посещении этим насекомым другого цветка того же вида орхидеи поллиний касается рыльцевой поверхности, производя опыление. Для цветков орхидных характерно опыление насекомыми, но нередко встречается и само-

опыление. Всегда нижняя завязь, обычно одно-, очень редко трехгнездная, образована 3 плодолистиками. Во время цветения она часто скручивается на 180°, а затем при формировании плода раскручивается обратно. Скручивание завязи к концу бутонизации позволяет губе оказываться расположенной в удобном для посадки насекомых положении.

Пример формулы цветка:

пальчкорник пятнистый, или ятрышник пятнистый (*Dactylorhiza maculata*) — * $\underline{\sigma} P_{3+3} A_1 G_{(3)}$

Плоды орхидных — *ценокарпии*: коробочки, вскрывающиеся 3(6) щелями, или крайне редко ягоды. Семена очень мелкие, многочисленные. Они, подобно пыли, разносятся ветром, но прорастают только при симбиотическом взаимодействии семени с определенными почвенными грибами. Без такого симбиоза растения нормально развиваться не могут.

В корнеклубнях орхидных сосредоточены полисахариды. Мясистые плоды центральноамериканской лианы — *ванили плосколистной* (*Vanilla planifolia*) содержат ароматическое вещество фенольной природы — *ванилин*. У многих орхидных обнаружены алкалоиды необычного строения. Найдены также фенолокислоты, таниды, 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 возмож-

ность выращивания орхидей путем заражения их грибом от материнского растения. В настоящее время широко используются 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*), пальце-корник (*Dactylorhiza*) и кокушник (*Gymnadenia*) и использовались в медицине в качестве общеукрепляющего и обволакивающего средства.

ПОРЯДОК БРОМЕЛИЕВЫЕ — BROMELIALES

К этому порядку относят крупное семейство бромелиевые.

Семейство бромелиевые — Bromeliaceae. Бромелиевые, насчитывающие 51 род и около 2100 видов, обитают в тропиках Америки. Представители семейства большей частью ксерофитные розеткообразующие растения, розетка листьев которых иногда выносятся на небольшом стволике. Среди бромелиевых много высокоспециализированных-эпифитных форм, иногда полностью утрачивающих корни. Цветки обычно актиноморфные и обоополье, с 3 зелеными и 3 ярко окрашенными лепесточками, 6 тычинками и нижней завязью. Плод — коробочка или ягода. К бромелиевым относится культурный ананас (*Ananas comosus*), родина которого — Бразилия. Сочные ягодообразные плоды этого растения сростаются в крупное соплодие, обладающее очень высокими вкусовыми качествами. Благодаря своей

относительной неприхотливости многочисленные сорта ананаса в тропиках культивируют повсеместно.

ПОРЯДОК ИМБИРНЫЕ — ZINGIBERALES

Представители порядка имбирных — это крупные иногда гигантские травы, реже деревья. Для их резко зигоморфного или даже асимметричного цветка характерно выпадение от 1 до 5 тычинок из шести закладывающихся. Редукция андрогцея может идти и далее, когда последняя фертильная тычинка сохраняет лишь один-единственный пыльник (*Canna*). Плод — коробочка или ягода. Порядок включает 8 семейств, 92 рода и около 2000 видов, встречающихся почти исключительно в тропиках. Наиболее крупное в порядке **семейство имбирные (Zingiberaceae)**. Благодаря наличию эфирных масел ряд его представителей, например, имбирь (*Zingiber officinale*) и кардамон (*Elettaria cardamomum*), используют как пряности, а корневища куркумы (*Curcuma domestica*) служат источником ценного пищевого красителя желтого цвета.

Еще большее хозяйственное значение имеют представители палеотропического **семейства банановых (Musaceae)**. Это гигантские травы, ложный ствол которых, образованный листовыми влагалищами, может достигать высоты 10 м (рис. 350). Покрываемые кожистой оболочкой, удлиненные плоды диких бананов (*Musa*) содержат множество крупных семян, у культурных гибридных сортов, размножаемых вегетативно, семян нет и плод целиком заполнен сочной сладкой мякотью. Фруктовые и овощные сорта бананов входят в число важнейших культур тропического земледелия. Из черешков банана текстильного (*M. textilis*) получают прочное волокно —

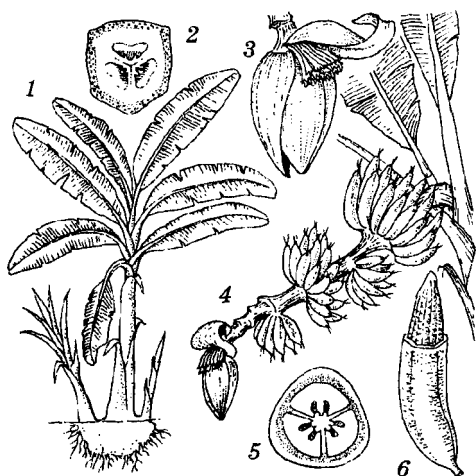


Рис. 350. Банановые. Банан японский (*Musa basjoo*):

1 — общий вид растения, 2 — поперечный разрез плода бессемянной формы, 3 — верхушка соцветия с тычиночными цветками, 4 — соцветие с завязавшимися плодами у основания, 5 — поперечный разрез плода с семенами, 6 — плод (околоплодник частично удален)

манильскую пеньку. Молодые соцветия, плоды и черешки листьев абиссинского банана, или энсете вздутого (*Ensete ventricosum*), в Африке употребляют в пищу как овощ.

Остальные семейства порядка имеют меньшее значение в жизни человека, но многие их представители очень декоративны и служат непременным атрибутом садов и парков тропических стран. К ним относится, прежде всего, дерево путешественника (*Ravenala madagascariensis*) с вертикальным веером огромных листьев, в выемчатых основаниях черешков которых скапливается дождевая вода иногда пригодная для питья. Крупные соцветия с яркими цветками изысканной формы имеют некоторые представители семейств стрелитцевых (*Strelitziaceae*) и кан-

новых (*Cannaceae*). Некоторые виды канновых и марантовых (*Marantaceae*) со съедобными крахмалистыми клубнями (квинслендский и вестиндский арроуруты) издавна культивируют в тропиках для получения крахмала. Цветок у представителей этих семейств совершенно асимметричен, что является редчайшим явлением в растительном мире.

ПОРЯДОК СИТНИКОВЫЕ — JUNCALES

В порядке ситниковых центральное место занимает семейство ситниковые.

Семейство ситниковые — *Juncaceae*. Семейство насчитывает 10 родов и около 400 видов, распространенных преимущественно в Южном полушарии, только роды ситник (*Juncus*) и ожика (*Luzula*, рис. 351) широко представлены в умеренных флорах. Их представители (128 видов) — обычные растения лесной зоны России. В основном ситниковые — многолетние или однолетние травы с цилиндрическими стеблями и узкими плоскими или цилиндрическими листьями, иногда имеющими внутренние поперечные перегородки из губчатой ткани. Мелкие, невзрачные, обоеполые, актиноморфные цветки собраны в верхушечные метельчатые или головчатые соцветия. В цветках — 6 (или 3) перепончатых или кожистых свободных сегментов, 6 тычинок и верхнюю 1- или 3-гнездную завязь, составленную 3 плодолистиками. Столбики свободные или сросшиеся лишь в основании. Опыляются цветки ветром. Плод — коробочка с многочисленными семенами, иногда снабженными сочными придатками. Многие ситниковые легко размножаются вегетативным путем, с помощью длинных, быстро растущих и сильно ветвящихся подземных корневищ.

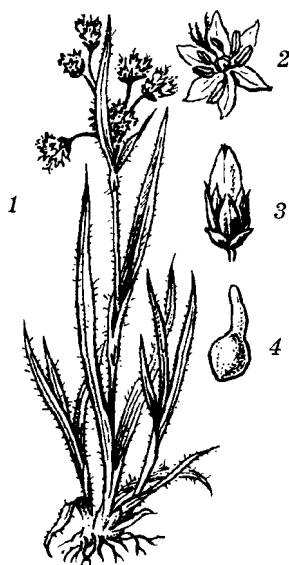


Рис. 351. Ситниковые. Ожика волосистая (*Luzula pilosa*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок, 3 — коробочка, 4 — семя с сочным придатком (карункулой), привлекательным для муравьев

ПОРЯДОК ОСОКОВЫЕ — CYPERALES

К порядку относится только одно семейство.

Семейство осоковые — Cyperaceae. Осоковые — обширное семейство, включающее около 120 родов и 5600 видов. В странах СНГ обитает около 560 видов, относящихся к 22 родам. Некоторые осоковые хорошо известны. К их числу 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 (рис. 352). Многие осоковые, встречаясь в массовом количестве, играют существенную роль в формировании растительного покрова за-

болоченных территорий всех климатических зон.

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 в качестве корма для животных. Стебли их чаще трехгранные, но могут быть и округлыми. Листья осоковых, как правило, узкие, с длинными, охватывающими цветonoсный 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.

Мелкие, невзрачные, обоеполые или однополые цветки осоковых собраны в колосья. Они в свою очередь образуют колосовидные, метельчатые, зонтиковидные или кистевидные соцветия. 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. У видов осок женский цветок заключен в так называемый мешочек. Он представляет собой прицветник, срастающийся краями в колбовидное образование, открытое сверху.

Примеры формул цветков:

осока пузырчатая (*Carex vesicaria*) —

* ♂ $P_0 A_3 G_0$; * ♀ $P_0 A_0 G_{(3)}$, или (1)

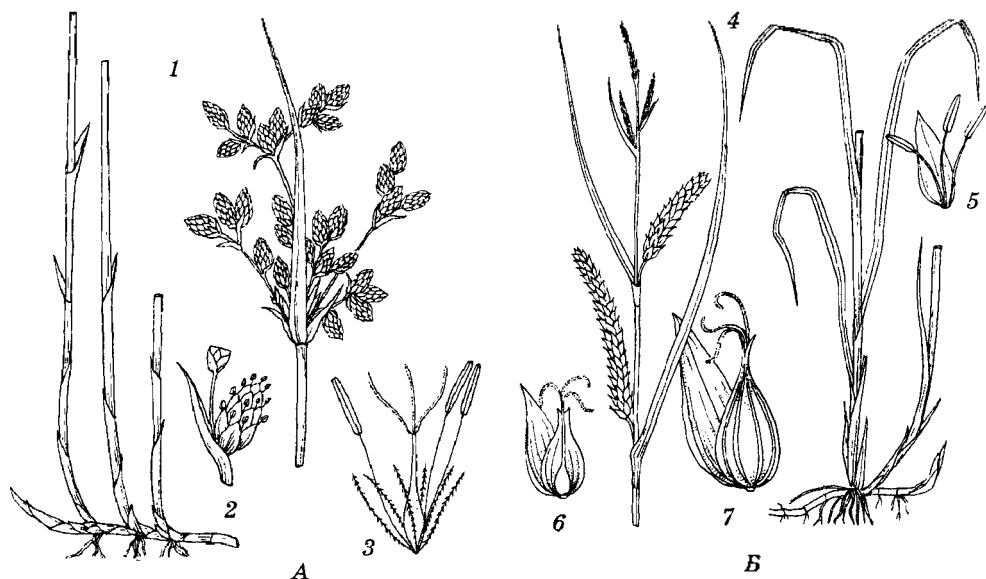
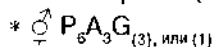


Рис. 352. Осоковые:

А — камыш озерный (*Scirpus lacustris*): 1 — общий вид растения, 2 — колосок, 3 — цветок;
 Б — осока пузырчатая (*Carex vesicaria*): 4 — общий вид растения, 5 — тычиночный цветок с кроющим листом, 6 — пестичный цветок с продольно срезанным мешочком, 7 — пестичный цветок с кроющим листом

камыш озерный (*Scirpus lacustris*) —



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.

Семейство осоковых химически изучено недостаточно. Известно, что в клубнях сыти съедобной, или чумы (*Cyperus esculentus*), возделываемой как пищевое растение в Средиземноморье, содержатся крахмал, сахар и жирное масло. Имеются также сведения о наличии у ряда осоковых эфирных масел, таннидов, фенолкарбоновых 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



Рис. 353. Осоковые. Пушица стройная (*Eriophorum gracile*):

1 — общий вид растения в плодах, 2 — верхняя часть побега цветущего растения, 3 — цветок

пушица (*Eriophorum*, рис. 353), обильно встречающиеся на болотах, — существеннейшие торфообразователи. Из нильского папируса (*Cyperus papyrus*) много веков получали материал, заменявший еще не изобретенную тогда бумагу.

ПОРЯДОК ЗЛАКИ — POALES

Порядок включает единственное семейство злаки. 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 зани-

мают 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 странах СНГ 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 в силу отсутствия камбия, но у представителей подсемейства бамбуковых (*Bambusoideae*) мощные стебли одревесневают, достигая у тропических видов 25–30 м. Среди злаков много однолетников, но преобладают многолетние корневищные виды. Ветвление чаще сосредоточено близ основания, где находится так называемая зона кушения. Особенности ветвления в зоне кушения определяют жизненную форму того или иного злака. Стебель почти всех представителей семейства — соломина. В узлах он выполнен и чаще всего полый в междоузлиях. Листья злаков очередные, разделены на охватывающее стебель незамкнутое или замкнутое листовое влагалище и линейную, шловидную 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 интер-

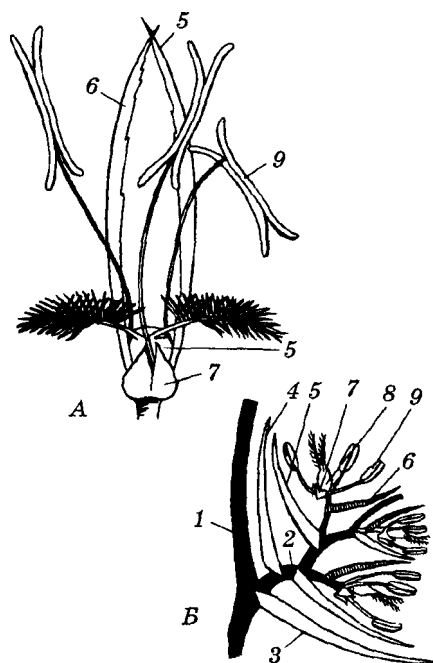


Рис. 354. Цветок и колосок злака (схема):

А — цветок; Б — трехцветковый колосок:
1 — ось сложного соцветия (колос, метелка и т. п.), 2 — ось колоска, 3 — нижняя колосковая чешуя, 4 — верхняя колосковая чешуя, 5 — нижняя цветковая чешуя, 6 — верхняя цветковая чешуя, 7 — лодикеры, 8 — гинецей, 9 — тычинка

калярному росту. Отмершие влагалища нижних листьев предохраняют основания побегов от чрезмерного испарения или перегрева. Лигула препятствует проникновению воды, а с нею — патогенных грибов и бактерий внутрь влагалища.

Цветки злаков обычно обоеполые. Раздельнополые цветки встречаются редко, например у кукурузы (*Zea*). Они собраны в сложные ботриоидные соцветия различного типа — метелки, кисти, початки или колосья. Основой всех этих соцветий являются очень характерные для

всего семейства элементарные соцветия — колоски (рис. 354). 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 — осями. Колосковые чешуи — это видоизмененные листья, причем их расширенная часть соответствует влагалищам листьев, а ость — 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 часто имеет два продольных ребра — кия и более или менее заметную выемку на верхушке. Цветковые чешуи также считаются видоизмененными листьями.

Выше верхней цветковой чешуи на оси цветка располагаются две маленькие бесцветные чешуйки, называемые лодикерами. Полагают, что это остатки околоцветника. Большинство злаков имеет 3 свободные тычинки, но у некоторых групп (рис — *Oryza* и бамбуки — *Bambusa*) тычинок 6. Есть злаки и с 8 (12) тычинками. Относительно строения гинецея единого мнения нет. Принято считать, что в его основе лежат 3 сросшихся плодolistика, образующие одногнездную верхнюю завязь с одним семязачатком, т. е. гинецей у злаков псевдомонакарпный. Столбик заканчивается

двумя перистыми рыльцами. Иногда, например у бамбуков, рылец 3. Злаки ветроопыляемые растения. Опыление перекрестное.

Примеры формул цветков:

рис посевной (*Oryza sativa*) —

$\uparrow \frac{\sigma}{\text{♀}} P_2 A_{3+3} G_{(3)}, \text{ или } (1)$

овес посевной (*Avena sativa*,

рис. 355) — $\uparrow \frac{\sigma}{\text{♀}} P_2 A_3 G_{(3)}, \text{ или } (1)$

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 имеет сочный или одревесневающий перикарпий. Большую часть единственного семени составляет эндосперм. Зародыш сравнительно небольшой.

Для представителей семейства 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 этому семейству 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.

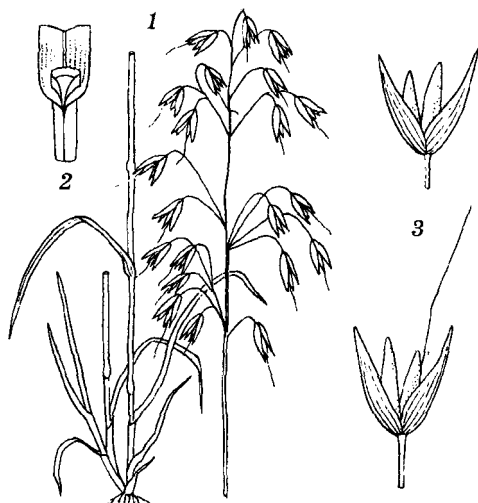


Рис. 355. Злаки. Овес посевной (*Avena sativa*):

1 — общий вид растения, 2 — язычок на границе листовой пластинки и влагалища, 3 — два типа колосков (остистый и безостистый)

В настоящее время ареал культурного риса охватывает всю тропическую зону и достигает ряда районов умеренного климата (в СНГ — на Кубани, в устье Волги, в Приморье 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*), про-

со (*Panicum miliaceum*), чумиза (*Setaria italica*), африканское просо (*Pennisetum americanum*) и теф (*Eragrostis tef*). Огромное значение в жизни человечества играет также сахарный тростник (*Saccharum officinarum*), сочная сердцевина которого содержит до 20 % сахарозы. Этот вид дает 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, разнообразно используемые в местах их массового произрастания. В СНГ 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 лекарственного средства употребляют столбики с рыльцами цветков кукурузы (желчегонное действие).

ПОДКЛАСС АРЕЦИДЫ — ARECIDAЕ

Арециды включают 4 порядка, 7 семейств, 344 рода и около 6500 видов. Для них характерно постепенное упрощение цветка, первоначально имевшего то же строение, что и у большинства слабо специализированных представителей подкласса лилии. Почти всегда этот процесс сочетается с образованием сложных соцветий, имеющих сильно развитый кроющий лист, или покрывало. Наблюдается переход к вторично древесным формам (пальмы, панданусы), к эпифитному (ароидные) и свободно плавающему образу жизни (рясковые).

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. Пальмы распространены преимущественно в тропических и субтропических областях мира. Здесь они играют заметную роль в сложении лесных сообществ, саванновых редколесий, пустынных оазисов, мангровых зарослей и других растительных группировок. В странах СНГ пальмы естественно не произрастают, но около 15 видов культивируется на Черноморском побережье Кавказа и на Южном берегу Крыма. Упомянем буцию головчатую (*Butia capitata*), хамеропс маленький (*Chamaerops humilis*), трахикарпус Форчуна (*Trachycarpus fortunei*), канарский финик (*Phoenix canariensis*), которые успешно разводят как декоративные растения открытого грунта. 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 лазающие 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 вторично-сложные, обычно очередные, ясно расчлененные на черешок и пластинку. Они собраны на верхушке ствола и могут вместе с черешком достигать 10–15 м длины. Пластинка листа всегда складчатая, веерная или перистая. И перистые, и веерные листья закладываются как простые 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.

Для некоторых пальм характерна монокарпия, когда величественные деревья после единственного цветения и плодоношения полностью отмирают. Пальмы — насекомо- или ветроопыляемые растения.

Цветки пальм раздельнополые, реже обоеполые. Нередко наблюдается двудомность. Раздельнополые цветки чаще всего отвечают формулам:

$$* \text{♂ } P_{3+3} A_{3+3} G_0; \quad * \text{♀ } P_{3+3} A_0 G_{(3)}, \text{ или } (1)$$

Плоды пальм — ценокарпии или псевдомонокарпии. Чаще это сухие или мясистые псевдомонокарпные или ценокарпные костянки, реже плоды ягодообразные. Обычно они односемянные, но иногда 2-, 3-, 10-семянные. Сочные и ярко окрашенные плоды многих представителей приспособлены к распространению их животными, а иногда, как у кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*, рис. 356), — морскими течениями.

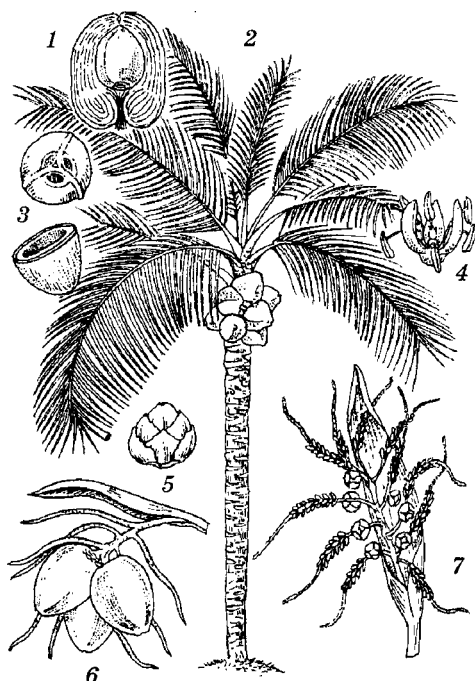


Рис. 356. Пальмы. Кокосовая пальма (*Cocos nucifera*):

1 — плод в разрезе, 2 — общий вид растения, 3 — семя со стороны проростковых пор и его разрез, 4 — тычиночный цветок, 5 — пестичный цветок, 6 — плоды, 7 — соцветие

По значению в жизни человека пальмы уступают лишь злакам, бобовым и пасленовым. Пальмы дают пальмовые жирные 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 dactylifera*), широко культивируемая в Сев. Африке дает известные плоды — финики.

ПОРЯДОК АРОННИКОВЫЕ — ARALES

Порядок объединяет 2 семейства довольно резко различающиеся по морфологическим особенностям их представителей.

Семейство аронниковые (аронидные) — Araceae. Крупное семейство, насчитывающее около 110 родов и около 2500 видов, обитающих преимущественно в тропиках и субтропиках обоих полушарий. В странах СНГ встречаются лишь 7 родов, насчитывающих 16 видов. Некоторые из них, например белокрыльник (*Calla palustris*) и аир обыкновенный (*Acorus calamus*, рис. 357), распространены весьма широко по низинным болотам и по прибрежным местобитаниям в озерах, ручьях и речках. Представители семейства — болотные, редко водные травы с хорошо развитыми корневищами или клубнями. Тропические аронниковые часто являются лианами (монстера — *Monstera*) 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 у аронниковых очередные, обычно черешковые, с листовой пластинкой очень разнообразной формы. Цветки актиноморфные, невзрачные, с простым 4–6-членным околоцветником или без околоцветника, плотно спирально собраны в початок, несущий в своем основании часто ярко окрашенное покрывало разнообразнейшей формы и строения. Покрывало обычно образует трубку, играющую роль ловушки для

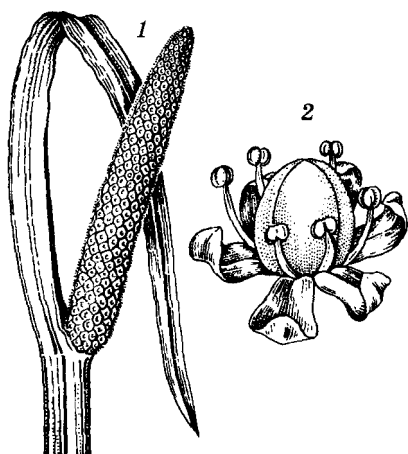


Рис. 357. Аронниковые. Аир обыкновенный (*Acorus calamus*):

1 — соцветие (початок) на верхушке побега (соцветию противостоит покрывало),
2 — цветок

копрофильных и падальных насекомых-опылителей, привлекаемых специфическим запахом, а нередко и повышенной температурой цветения. Реже цветки аронниковых обладают приятным ароматом и опыляются нектарсобирающими перепончатокрылыми. Тычинок обычно 4–6, они свободные или сросшиеся в синандрии. Цветки чаще однополые, причем мужские занимают верхнюю часть початка, а женские — нижнюю. Верхняя, 1–3-гнездная завязь образована 2–3 сросшимися плодолистиками и имеет 1 или несколько семязачатков в каждом гнезде.

Пример формулы цветка:

аир обыкновенный (*Acorus calamus*) — $\ast \text{ } \overset{\circ}{\text{P}}_{3+3} \text{ } \overset{\circ}{\text{A}}_6 \text{ } \text{G}_{(3)}$

Плоды аронниковых — одно- или многосемянные, обычно ярко окрашенные ягоды, собранные в плотное соплодие.

Многие аронниковые — ядовитые растения, что связано с присутствием в них аминов и цианогенных гликозидов. Найдены также сапонины, таниды, фенолокислоты, терпеноиды и эфирные масла. Алкалоиды относительно редки.

Главнейшее хозяйственное значение имеет таро — крупные клубни, богатые крахмалом, получаемые от некоторых ароидных (*Colocasia antiquorum*, *Alocasia macrorrhiza*). Эта древняя земледельческая культура Юго-Восточной Азии и Океании является в районах ее возделывания эквивалентом картофеля. Соплодия монстеры деликатесной (*Monstera deliciosa*), часто выращиваемой у нас в домашних условиях из-за красивых глубоковыемчатых листьев, обладают превосходными вкусовыми качествами и приятным ароматом.

Медицинское значение имеет аир, из корневища которого получают ряд лекарственных препаратов, применяемых при заболеваниях желудочно-кишечного тракта. Корневища криптокорины спиральной (*Cryptocoryne spiralis*), известные под названием индийской ипекакуаны, используются как рвотное средство.

Семейство рясковые — *Lemnaeae*. Рясковые завершают гидрофильную линию эволюции порядка аронниковых. Семейство включает 6 родов и около 30 видов, распространенных практически повсеместно. Все они свободно плавающие или частично погруженно-водные травянистые растения, вегетативное тело которых превращено в крошечную пластинку различной формы, называемую листецом. Корни отсутствуют или развиты слабо и не достигают грунта. Некоторые ряски, например, малая (*Lemna minor*) и трехдольная (*L. trisulca*), а также многокоренник (*Spirodela polyrrhiza*) —

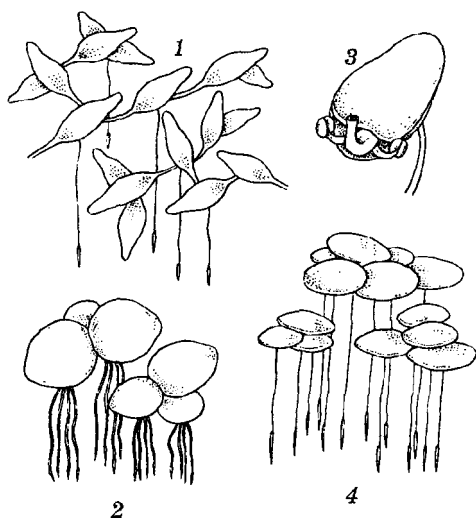


Рис. 358. Рясковые:

1 — ряска трехдольная (*Lemna trisulca*), 2 — многокоренник (*Spirodela polyrrhiza*), 3 — ряска малая (*L. minor*) — цветущее растение, 4 — ряска малая (общий вид растения)

обычайшие растения водоемов России (рис. 358). В России (до ширины Самары) обитает и вольфия бескорневая (*Wolffia arrhiza*), самое маленькое цветковое растение в мире. Взрослые сферические листочки этого растения не превышают 1 мм в диаметре, иллюстрируя крайнюю степень специализации высших растений к плавающему образу жизни. На одном из полюсов листочка рясковых закладываются вегетативные и генеративные почки. Цветение наблюдается однако крайне редко и размножение осуществляется вегетативным путем.

Соцветия рясковых состоят из 1–2 мужских и 1 женского цветка. Околоцветник отсутствует, тычинка в мужском цветке обычно 1, редко их 2. Гинецей ценокарпный, с 1–4 семязачками. Плоды мешковидные с несколькими семенами. Многие рясковые стали сорняками рисовых полей.

Их можно использовать как ценный белковый корм для домашних животных.

ПОРЯДОК РОГОЗОВЫЕ — TYRHALES

В порядок входят 2 монотипных семейства.

В семействе ежеголовниковые (*Sparganiaceae*) только один род ежеголовник (*Sparganium*), включающий 20–25 видов. Распространены они преимущественно в районах умеренного климата северного полушария, причем многие виды семейства, например ежеголовники прямой (*S. erectum*), малый (*S. minutum*), всплывающий (*S. emersum*, рис. 359) и некоторые другие, очень обычны на территории России.

Все ежеголовниковые — многолетние болотные, прибрежно-водные или водные растения, иногда образующие сплошные заросли по топким берегам пресных водоемов или в воде на заиленных неглубоких местах. Стебли плавающие или прямостоячие, редко превышающие 1 м высоты, несут по несколько очередных листьев. Мелкие однополые актиноморфные цветки собраны в небольшие сферические головки на верхушках стеблей. Верхние головки образованы только мужскими, а нижние — женскими цветками. Околоцветник состоит из 3(6) свободных чешуй, при этом, мужские цветки имеют 3 свободные тычинки, а женские — верхнюю завязь, состоящую

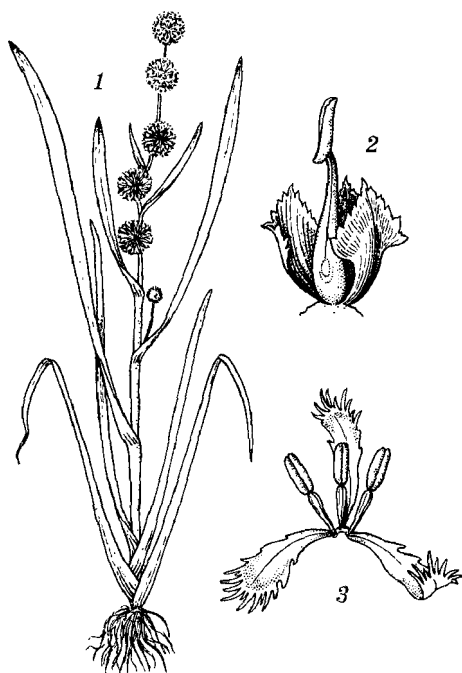


Рис. 359. Ежеголовниковые. Ежеголовник всплывающий (*Sparganium emersum*):

1 — общий вид растения, 2 — пестичный цветок, 3 — тычиночный цветок

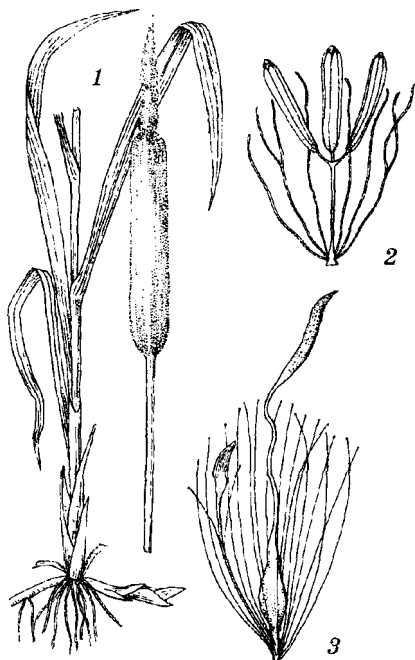


Рис. 360. Рогозовые. Рогоз широколистный (*Typha latifolia*):

1 — общий вид растения, 2 — тычиночный цветок, 3 — пестичный цветок

из 2 плодолистиков, но, как правило, только с одним семязачатком. Плоды — псевдомонокарпии: костяно-видные, 1-семянные, с губчатым экзокарпием и твердым эндокарпием, вследствие чего хорошо плавают. Молодые побеги и листья ежеголовников охотно поедают растительноядные рыбы и другие животные.

Семейство рогозовые (*Typhaceae*) представлено родом рогоз (*Typha*) с 15 видами, встречающимися практически повсеместно. В умеренной Евразии рогозы широколистный (*T. latifolia*, рис. 360) и узколистный (*T. angustifolia*) — обычные растения. Все виды рогоза — крупные многолетние болотные, прибрежно-водные или водные травы с сизоватыми линейными листьями, направленными прямо вверх, и характерными продолговатыми, початковидными, бархатистыми, коричневыми соплодиями, которые иногда используют в цветочных композициях. Мелкие, однополые, актиноморфные цветки собраны на верхушке вертикального

побега в 2 початка. Верхний початок образован мужскими, а нижний, очень плотный початок сложен только женскими цветками и обычно отделен от верхнего початка короткой стерильной перетяжкой. Околоцветник редуцирован до пленчатых чешуй или волосков. Тычинок в мужском цветке обычно 3, а их нити срастаются между собой почти до самой верхушки. Гинецей состоит из 1 плодолистика. Кроме плодущих, в женском початке имеется множество стерильных цветков, дополнительно защищающих завязь от неблагоприятных внешних факторов. Легкие односемянные плодики рогозов снабжены летучкой и эффективно распространяются ветром. Все виды рода способны к семенному и вегетативному размножению и стремительному освоению новых территорий. Корневища рогозов содержат крахмал, их охотно едят дикие животные. Стебли и листья используют для плетения, а ворсистую часть женских соцветий — как набивочный материал.

IV. РАСТЕНИЯ, ПРОСТРАНСТВО И СРЕДА

Глава 14

ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

Изучение особенностей распределения организмов в пределах биосферы — предмет занятий биогеографии и биогеографов. *Биогеография*, скорее всего, должна рассматриваться как особый раздел географии, располагающийся на стыке биологии, экологии и собственно географии.

Одним из основных понятий биогеографии следует считать понятие *биоты* (от греч. биос — жизнь), т. е. совокупность всех организмов, живущих на Земле. В состав биоты входят виды, которые могут и не иметь экологических связей друг с другом.

Ботаническая география — часть биогеографии, но ограниченная прежде всего основным объектом исследования — растениями. Из предыдущих разделов становится очевидным, что сам объем понятия растения может меняться и меняется по мере познания окружающего мира. Однако по традиции, а эта традиция пока почти не изменилась, ботанико-географы относят к растени-

ям все фотосинтезирующие эукариоты, а также нередко и грибы. В пределах ботанической географии выделяют несколько достаточно самостоятельных разделов, которые в зависимости от взглядов конкретных исследователей считаются нередко отдельными, хотя и близкими науками.

Изучением ботанической географии, точнее, различных ее разделов, занимаются ботаники, географы, а также специалисты-экологи. Однако при общей цели выявлении закономерностей распределения ботанических объектов в пределах биосферы, задачи решаемые учеными этих отраслей знания могут определенным образом различаться.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ

Под *ботанической географией* понимают науку о закономерностях и особенностях распространения растений и растительности в пределах биосферы.

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, прежде всего, на основе исследований именно этой группы. Ботаническая география как часть биогеографии совмещает многие элементы ботаники, экологии и географии. Ботанике принадлежит объект — растения (как сказано выше в широком смысле), географии — основная характеристика объектов — территория или акватория, занимаемая ими.

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 и в том числе и друг с другом.

Основы ботанической географии как науки были разработаны немецким исследователем К. Вильденовым и изложены им в одном из трудов, опублико-

ванных в конце XVIII в. Однако создателем теоретической ботанической географии по праву считается ученик К. Вильденова А. Гумбольдт (1769–1859). Знаменитое его путешествие в Америку совместно с французским ботаником Э. Бонпланом, где он провел 5 лет (1799–1804), позволили ему накопить обширные материалы, касающиеся распределения растений по поверхности Земли. Свои исследования в тропиках он обобщил в ряде трудов, увидевших свет в начале XIX в. В них 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, как и последующие авторы, он учитывал степень эндемизма различных территорий.

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). Работы американского ботаника Эса (Аза) Грея (1810–1888) дали значительный фактический материал для формирования ряда представителей ботанической географии. Публикации Антона Кернера и его ученика австрийского ботаника Г. Гризебаха (1814–1879) оказали существенное влияние на развитие геоботаники и экологии. В этот же ряд следует поставить и немецкого ботаника А. Шимпера (1856–1901). 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.

ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ, ИЛИ ФИТОГЕОГРАФИЯ

Фитогеография изучает особенности распространения растений по поверхности Земли и устанавливает закономерности этого распространения. Главнейшими понятиями географии растений являются понятия флоры, ареала и местонахождения. Из географии заимствованы понятия *территории* и *акватории*, обсуждаемые с точки зрения распространения растительных объектов.

География растений складывается из трех основных разделов: учение об ареалах, или хорология (от греч. хо-

рос — пространство), учение о флорах, т. е. флористика¹, и историческая география растений.

УЧЕНИЕ ОБ АРЕАЛАХ, ИЛИ ХОРОЛОГИЯ

Понятия ареал и местонахождение тесно связаны между собой. *Ареалом* (от лат. *ареа* — площадь, пространство) называют часть земной поверхности (территория или акватория, если речь идет о водных растениях), в пределах которой встречается тот или иной вид.

Под *местонахождением* подразумевается конкретный пункт (точнее, географическая точка), где найдено или наблюдалось отдельное растение (можно также 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. Местонахождения отдельных растений, относящихся к изучаемому виду, могут быть нанесены на карту в виде точек, которые и определяют область его распространения, или ареал. Существует ряд методик составления карт ареалов, но в любом случае исследования базируются на коллекциях растений, хранящихся в ботанических учреждениях, или документированных в записях ботанических экспедиций.

Выяснение ареалов видов — важнейшая часть работы фитогеографа. Однако можно говорить об ареалах более мелких и более крупных систематических единиц, например об

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.

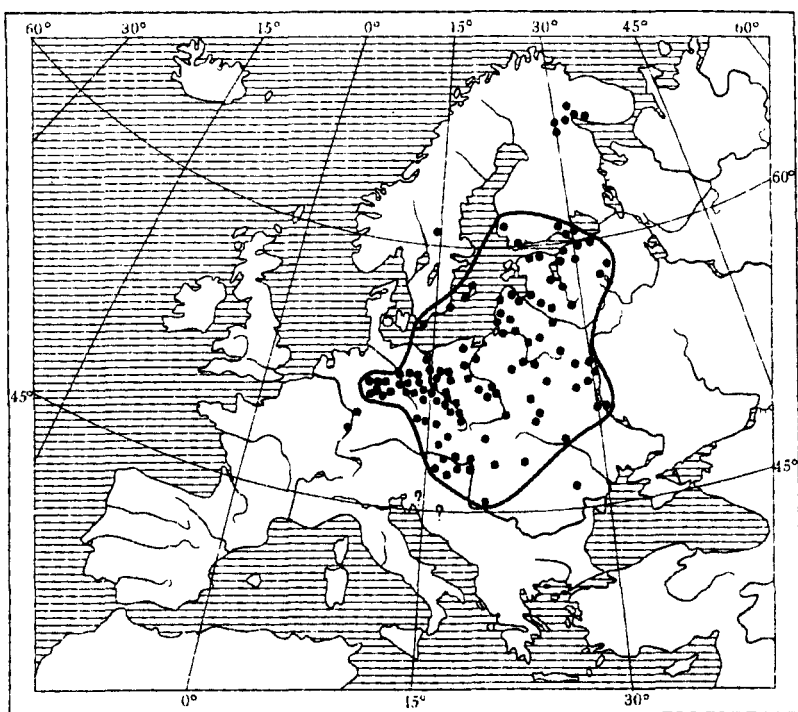


Рис. 361. Распространение качима (*Gypsophila fastigiata*, сем. гвоздичные). Пример точно-контурной карты ареала. Отдельные отдаленные местонахождения лежат за пределами основной части ареала

ареалах подвидов, родов, семейств и т. д. Разумеется, карты ареалов более крупных, чем вид систематических единиц, составляют только после того, как составлены карты ареалов 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 точно-контурной (рис. 361). Если особенности распространения 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. 362).

Г 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 точно-решетчатые карты, составленные с помощью сеточного метода. На таких картах вся область исследования вначале покрывается условной сеткой,

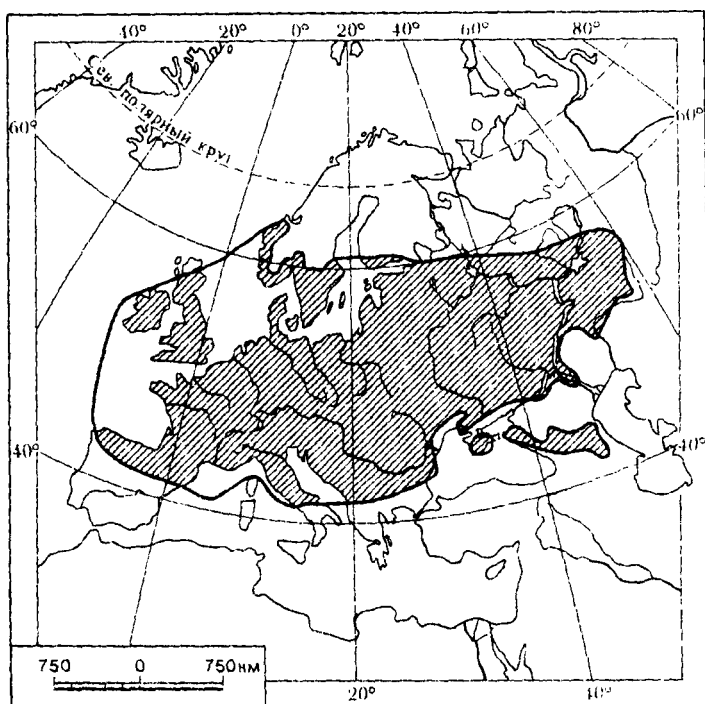


Рис. 362. Распространение дуба обыкновенного (*Quercus robur*, сем. буковые).
Пример контурно-штриховой карты ареала

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. В частности, в «Атласе ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР» (1976), масштаб большинства точечно-штриховых карт 1:17 000 000, что достаточно удобно. Помимо упомянутого «Атласа», имеется еще книга «Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР» (1983, 1990). За рубежом известностью пользуются карты ареалов, составленные для растений центральноевропейской флоры Г. Мейзелем и его ученика-

ми в 1940–1960 гг. С 1926 по 1940 г. в Германии отдельными выпусками издавались «Ареалы растений».

Работы по картированию ареалов имеют важное научное и прикладное 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 хозяйственно значимых видов. Особый научный и практический интерес представляет картирование ареалов редких и исчезающих растений. Вышедшие в разные годы Красные книги СССР, государств СНГ, 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. Разрывы между отдельными частями дизъюнктивного ареала называют *дизъюнкциями*.

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. 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 основной части 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 эксклав — это остатки когда-то более широкого, но сократившегося ареала.

Интересный пример дизъюнкции — распространение эпифитного рода рипсалис (*Rhipsalis*) из семейства кактусовых. Как известно, ареал кактусовых строго ограничен Америкой. Но род рипсалис обнаружен и в тропической Африке, а также на Цейлоне. Предполагается, что семена представителей этого рода могли быть перенесены через океан птицами.

Ареалы близких видов чаще всего пространственно 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 считают их подвидами одного общего (политипического) вида, особенно если между ними есть переходные формы.

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

в широком понимании (*Pteridium aquilinum*), ареал которого занимает более половины земной поверхности. Однако известно, что 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* s. l.), 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 — космопо-

литы, 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 80 % 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 мегадении Бардунова (*Megadenia bardunovii*) из семейства крестоцветных рос в Восточных Саянах на площади не более 1 га¹. Такие растения нуждаются в особых мерах охраны и в большинстве своем занесены в Красную книгу СССР или красные книги стран СНГ.

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.

Знаменитая сейшельская пальма (*Lodoicea maldivica*), имеющая самые крупные и тяжелые в мире плоды, может соперничать по своей известности с ливанским кедром или секвойей Калифорнии. Ареал этого

¹ В настоящее время вид исчез, по-видимому, в результате прокладки шоссе.

замечательного растения, однако, крайне невелик и ограничен двумя островами — Праслен и Курьез из группы Сейшельских о-вов в Индийском океане.

Эврихория и стенохория подчас связаны с особенностями распространения плодов или семян. Так, эврихорный ареал кокосовой пальмы обусловлен тем, что ее плоды, так называемые кокосовые орехи, легко разносятся морскими течениями вдоль всех тропических побережий, поскольку, в силу морфологических особенностей, способны плавать и длительное время сохранять всхожесть в соленой воде.

Число местонахождений в тех или иных частях ареала неодинаково. Иногда ту часть ареала, где сосредоточены основная масса местонахождений вида, называют его *центром*. Близ границ ареала сплошной характер распределения местонахождений, как правило, нарушается, что объясняется чаще всего экологическими причинами. Но и популяции на границах ареала могут отличаться морфологически и даже генетически от популяций, обитающих в центре ареала, что в ряде случаев является основой видообразования.

Найти ареалы, полностью совпадающие по форме, размерам и насыщенности местонахождениями, практически невозможно. Современные особенности ареалов, с одной стороны, отражают прошлую историю формирования и развития вида на фоне геологических и географических изменений территории распространения, 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, конкуренцией с другими видами и т. д. Главнейшими биологическими особенностями вида, обуславливающими расширение ареала, следует считать способность к активному расселению диаспор и экологическую пластичность вида.

УЧЕНИЕ О ФЛОРАХ

Флорой (от лат. флора — богиня цветов и весны) называют совокупность видов растений (а также таксонов более высокого ранга, к которым эти виды относятся), обитающих на определенной территории.

Можно поэтому говорить о флоре отдельного района, области, страны или какого-либо физико-географического региона (например, флора Кавказа, флора России, 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, которое, однако, тесно зависит от величины 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, ее основное

ядро. Исключением являются реликты (см. с. 536) и новейшие элементы флоры.

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 других видов. Богатство флоры отражает количество слагающих ее видов. Чаще всего, чем обширнее видовой состав, тем больше таксонов высшего, чем вид, ранга включает флора.

Сравнение видового богатства — начальный этап работы при сопоставлении любых флор.

Наиболее богаты видами флоры тропических стран. По мере удаления от экваториальной области число видов быстро уменьшается. По приблизительным подсчетам, на территории Индонезии обитает около 35 тыс. видов сосудистых растений, а флора территорий, примыкающих к Амазонке и ее притокам (Южная Америка), составляет примерно 30 тыс. видов. На небольшой территории Вьетнама встречается не менее 10 тыс. видов растений, а на огромной территории бывшего СССР — чуть более 20 тыс. В Гренландии растет примерно 460 видов, на Шпицбергене 130, а в Антарктиде (точнее на островах близ Антарктического материка) найдены лишь 3 вида покрытосемянных.

Равнинные флоры в среднем менее богаты, чем аналогичные флоры горных стран, что связано с большей выравненностью физико-географических условий на равнинах. Число видов в пределах равнины резко снижается с увеличением сухости.

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 исследования состава флоры, а также сравнительного изучения флор является метод так называемых конкретных флор, разработанный российским ботаником А. И. Толмачевым (1903–1979). Под *конкретной флорой* подразумевается вполне однородная, дифференцированная только экологически флора ограниченной (минимальной) части земной поверхности. Площади таких конкретных флор, используемые для их изучения, различны и зависят от степени расчлененности рельефа разнообразия почвенных условий данной территории. 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. Показате-

**Флористические спектры стран умеренного и тропического климата
(по А. И. Толмачеву)**

Флора Башкортостана (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
Scrophulariaceae	3,6	Moraceae	2,3
Lamiaceae	3,5	Urticaceae	2,2
Apiaceae	3,0	Cyperaceae	2,1

лен также систематический анализ флоры, позволяющий составить так называемые *флористические спектры*¹. Примеры двух таких спектров для стран умеренного и тропического климата даны в табл. 7 (указаны 10 главнейших семейств).

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 и бобовые (s. l.). Помимо выяснения систематической структуры флоры, осуществляется ее ботанико-географический анализ,

закрывающийся в выявлении основных составляющих элементов.

Виды любой флоры, чей современный общий ареал совпадает по тем или иным признакам, называются ее *географическими элементами*. Виды одной флоры, обнаруживающие сходное происхождение, именуются *генетическими элементами*.

Географические элементы устанавливаются на основе изучения современного ареала видов, а генетические — с привлечением данных из области систематики растений палеоботаники, геологии, палеогеографии и т. д. Понятие «географические элементы флоры» совпадает с понятием «типы ареалов», но в отношении только видов данной флоры.

Флора бывшего СССР включала разнообразные географические элементы. Наиболее обычны во флоре России арктические, бореальные,

¹ Флористический спектр — ранжированный по порядку числа видов состав крупнейших 10–13 семейств цветковых растений в общем составе данной флоры.

среднеевропейские, туранские элементы и т. д.

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 (*Belula 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 каркто-альпийским элементам.

2. Бореальные элементы — распространены преимущественно в зоне хвойных лесов (тайги), протянувшейся через всю Северную Европу, Сибирь, а часто и Северную Америку. Классическими примерами бореальных видов считаются ель, сосна, маленький кустарничек из семейства жимолостных линейя северная (*Linnaea borealis*) и др.

3. Среднеевропейские элементы — группа видов, основная часть ареалов которых располагаются в Средней Европе и своими восточными частями заходят на территорию европейской части стран СНГ. Среди них — медуница лекарственная (*Pulmonaria officinalis*) из семейства бурачниковых и петров крест (*Lathraea squamaria*) паразитное растение из семейства норичниковых.

4. Туранские элементы — объединяют группу видов, ареалы которых ограничены преимущественно низменностью Центральной Азии. Характерными туранскими элементами являются многие виды пустынных и полупустынных полыней, в том

числе полынь цитварная (*Artemisia cina*). В России они встречаются главным образом в Прикаспии.

Помимо перечисленных, во флоре бывшего СССР представлен еще целый ряд географических элементов меньшего значения: средиземноморские, атлантические, маньчжурские, понтические, центрально-азиатские 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 стадиального анализа флоры. Наиболее убедительными доказательствами служат палеоботанические находки, но чаще вопрос решается косвенно, на основе вероятного филогенетического родства ныне живущих видов, характера их биологии, геологических данных и т. п.

Одна из задач стадиального анализа — выявление реликтовых элементов флоры, или *реликтов*. Под *реликтовыми элементами* чаще всего подразумеваются виды¹, входя-

¹ Существуют также реликтовые популяции, сообщества и т. п.

щие в состав ныне существующей флоры, но являющиеся остатками флор минувших геологических эпох. Таким образом, они старше ядра современной флоры. 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 голосемянное растение гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*). Его предки известны начиная с триасового периода (мезозой). Местонахождения гинкго, датируемые концом мезозоя и началом третичного периода, 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 внедряться 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 шара¹ 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, наличия или отсутствия тех или иных элементов флоры. Однако чаще всего территорию суши земного шара подразделяют на серию взаимно подчиненных областей, или *фитохорионов* (от греч. фитон — растение и хорос — пространство), выявляемых на основе сходства и различия систематического состава их флор. По мере накопления новых данных, они неоднократно уточняются. Значительный вклад в районирование Земли по составу флор внес российский ботаник А. Л. Тахтаджян в своей книге «Флористические области Земли» (1978).

¹ Флористическое районирование акватории Мирового океана было разработано много позднее, уже во второй половине XX в.

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 работах по флористическому районированию особенно важно распределение во флорах эндемиков. *Эндемики* — это виды (растений), которые нигде, кроме данной территории, не встречаются. *Эндемизм* — понятие более широкое, поскольку эндемичные виды могут для

более обширных территорий составлять и эндемичные роды и даже эндемичные семейства. 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, в аборигенной части флоры Новой Зеландии — 82 %. Из материковых флор наиболее обособлена флора Австралии — континента, давно изолированного от других значительных участков суши.

Рис. 363. ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СУШИ
(по А. Л. Тахтаджяну)

I ГОЛАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

Области:

- 1 Циркумбореальная
- 2 Восточноазиатская
- 3 Атлантическо-Североамериканская
- 4 Область Скалистых гор
- 5 Макаронезийская
- 6 Средиземноморская
- 7 Сахаро-Аравийская
- 8 Ирано-Туранская
- 9 Мадреанская

II ПАЛЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

Области:

- 10 Гвинео-Конголезская
- 11 Судано-Замбезийская
- 12 Область Карру-Намиба
- 13 Островов Св. Елены и Вознесения
- 14 Мадагаскарская
- 15 Индийская
- 16 Индокитайская
- 17 Малезийская
- 18 Фиджийская
- 19 Полинезийская
- 20 Гавайская
- 21 Новокаледонская

III НЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

Области:

- 22 Карибская
- 23 Область Гвианского нагорья
- 24 Амазонская
- 25 Бразильская
- 26 Андийская

IV КАПСКОЕ ЦАРСТВО

27 Капская область

V АВСТРАЛИЙСКОЕ ЦАРСТВО

Области:

- 28 Северо-восточноавстралийская
- 29 Юго-западноавстралийская
- 30 Центральновосточноавстралийская

VI ГОЛАНТАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

Области:

- 31 Хуан-Фернандесская
- 32 Чилийско-Патагонская
- 33 Область субантарктических островов
- 34 Новозеландская

———— Границы царств
- - - - - Границы областей

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СУШИ
(по А. Л. Тахтаджяну)

The map displays the world's landmasses divided into six major floristic regions, labeled with Roman numerals I through VI. These regions are further subdivided into numerous smaller units, each identified by a number from 1 to 34. Key geographical features such as the Arctic Circle, Tropic of Cancer, Equator, and Tropic of Capricorn are indicated with dashed lines. Major oceans and seas are labeled in Russian, including the Arctic Ocean (Северный Ледовитый океан), Atlantic Ocean (Атлантический океан), Indian Ocean (Индийский океан), Pacific Ocean (Тихий океан), and Southern Ocean (Южный океан). Specific islands and archipelagos like Greenland (Гренландия), the Aleutian Islands (Алеутские о-ва), the Hawaiian Islands (Гавайские о-ва), Madagascar (Мадагаскар), and New Guinea (Новая Гвинея) are also labeled.

Здесь из 12 тыс. видов более 9 тыс. эндемиков. Но число эндемичных семейств здесь все же меньше, чем в Восточной и Юго-Восточной Азии. Среди эндемиков ботаники стараются различать *палеоэндемики* и *неоэндемики*. Палеоэндемики имеют древнее происхождение. Это, как правило, изолированные в систематическом отношении таксоны. Количество палеоэндемиков в большей степени определяет своеобразие и древность флоры. К неоэндемикам чаще всего относят виды, реже роды, возникшие относительно 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 прежде всего связаны с обилием неоэндемиков.

К настоящему времени разработана система соподчиненных категорий разного ранга (фитохорионов), подразделяющих территорию суши на естественные флористические регионы. 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 эндемизм. Области, как правило, эндемичных семейств не имеют, но степень родového и отчасти видového эндемизма очень высока. Во флорах провинций и округов должны быть свои эндемичные виды, а часто и роды. Большинство современных исследователей подразделяют флору суши земного шара на 6 царств (рис. 363).

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 стран СНГ, — самое крупное по занимаемой площади. Оно охватывает всю Европу, внутропическую Северную Африку, всю внутропическую Азию и почти всю Северную Америку, т. е. практически всю внутропическую сушу северного полушария (отсюда название голарктис от греч. голос — весь, арктос — север). В составе голарктической флоры более 30 эндемичных семейств, в том числе уже упоминавшиеся гинкговые. 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 голосемянных и покрытосемянных, например саговниковые, араукариевые, банановые, диптерокарповые, пальмы, кактусовые и т. д.

Большая часть территории стран СНГ относится к Циркумбореальной области Голарктиса. Флора самых восточных районов нашей страны входит в состав Восточноазиатской области. Центральная Азия и Казахстан принадлежат к Ирано-Туранской флористической области, а Крым и частично Кавказ — к Средиземноморской.

Во флоре Палеотрописа известно около 40 эндемичных семейств, из которых упомянем банановые и непентосовые. Ведущее положение занимают пальмы, виды тутовых, молочайных, мареновых, бобовых.

Обильно представлены космополитные семейства — злаки и осоки.

Неотропическое флористическое царство характеризуется очень богатой флорой, к которой относится по крайней мере 25 эндемичных семейств, малоизвестных жителям Евразии, исключая может быть канновые, несколько видов которых культивируются и в России в качестве декоративных растений.

Голантарктическое царство не образует единой территории (рис. 363), но все же во флоре Голантарктиса выделяют 10 небольших эндемичных семейств и значительное число эндемичных родов.

Самое маленькое — Канское флористическое царство имеет однако очень богатую флору (около 7 тысяч эндемичных видов и более 300 эндемичных родов). Есть здесь и до 10 эндемичных семейств. Очень обычны представители рода эрика (*Erica*) из сем. вересковых.

Австралийское флористическое царство насчитывает 12 эндемичных семейств. Здесь доминируют виды акаций (*Acacia*) из сем. бобовых и многочисленные эвкалипты (из сем. миртовых), а также виды семейств протейных, миопоровых, эпакридовых и т. д.

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 облика 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 и т. п. Однако в последние десятилетия в геологии безусловную поддержку получила теория тектоники плит¹, 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

¹ Первая гипотеза (гипотеза дрейфа материков), положившая основу развития теории тектоники плит, была предложена немецким геофизиком Альфредом Вегенером в 1912 г.

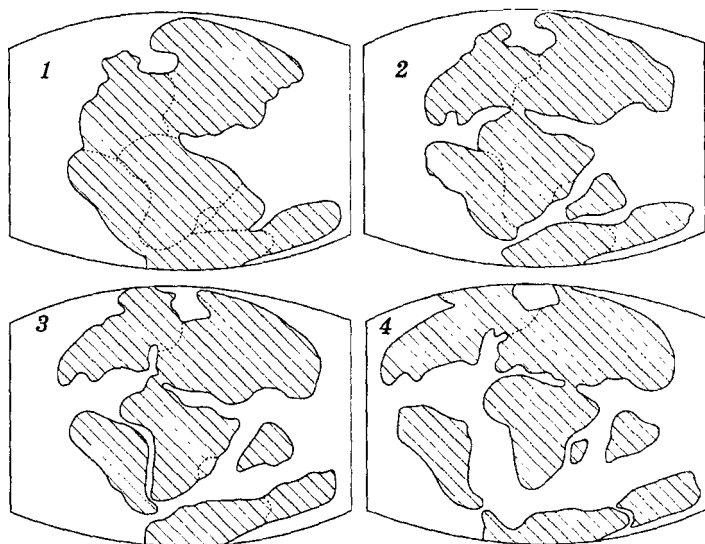


Рис. 364. Разделение единого древнего массива суши — Пангеи:

1 — конец перми, около 230 млн лет назад; 2 — конец триаса, около 195 млн лет назад;
3 — конец юры, около 140 млн лет назад; 4 — конец мела, около 70 млн лет назад

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 образуют 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, находившихся 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 570–600 млн лет назад, суша была представлена единой массой относительно небольших блоков, сосредоточенной 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. 364), 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 особое своеобразие ее флоры.

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 самостоятельная теоретическая наука, но собственно ботаническая наука о связях растительных организмов и среды их обитания — экология растений, возникшая раньше, чем оформилась теоретическая экология. Более того, именно ботаники и создали первые основы общей экологии.

Экология растений изучает влияние среды обитания на растительные объекты и в значительной степени связана с общей экологией. Экология растений — научная основа организации ресурсосведческих исследований и необходима при решении вопросов охраны природы. Объектами исследования в экологии растений служат либо отдельные растения (*аутэкология*), либо популяции (*демэкология*), либо растительные сообщества (*синэкология*).

Фактически вычленить экологию растений из общей экологии можно лишь условно, но в этом учебнике сделана попытка дать основные понятия главным образом в связи с основным объектом изучения.

В экологии растений используются разнообразные, но 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, а также понятие популяции.

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.

Термин «биосфера» ввел в 1875 г. австрийский геолог Эдуард Зюсс, но заслуга создания целостного учения о биосфере принадлежит В. И. Вернадскому (1926). Биосфера имеет сложное строение, которое здесь не рассматривается.

К существеннейшей части биосферы относится растительный покров.

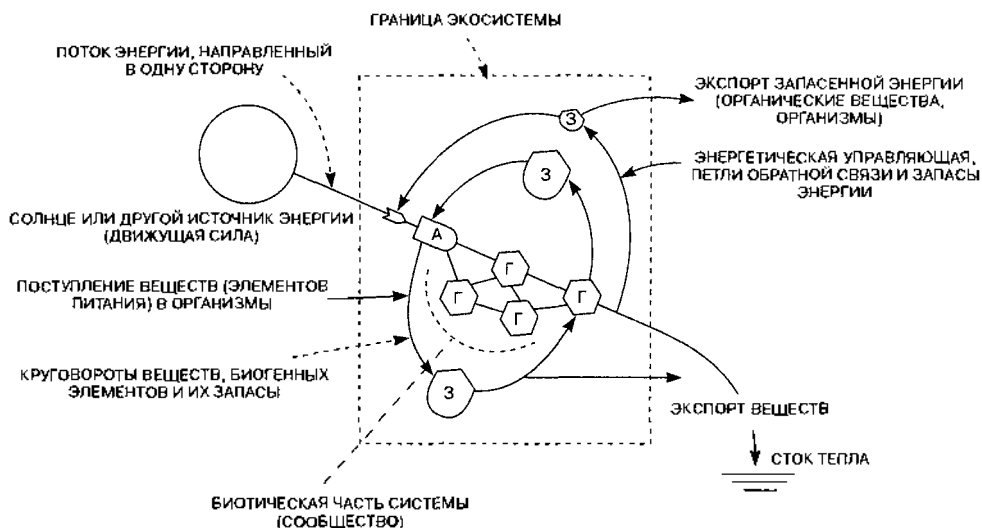


Рис. 365. Функциональная схема экосистемы. Ее составляют четыре основных компонента — поток энергии, круговороты веществ, сообщество и управляющие петли обратной связи. Сообщество представлено в виде пищевой сети, состоящей из автотрофов (А) и гетеротрофов (Г). Запасы питательных веществ обозначены буквой З

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 биомы¹ — 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 конце 70-х годов энергию полезных ископаемых и почти в 200 раз — энергию, содержащуюся в пище всех 6 млрд обитателей планеты.

Экосистема — участок биосферы различной величины, представляющий сложившуюся устойчивую общность живых и неживых компонентов, в пределах которой происходит частично саморегулирующийся внут-

ренный и внешний (с выходом в другие экосистемы) круговорот веществ и энергии (рис. 365). Понятие элементарной (наименьшей) экосистемы очень близко к понятию биогеоценоза, введенного в науку в 1940 г. русским ботаником и лесоведом В. Н. Сукачевым (1880–1967).

Экосистема любого объема складывается из многих компонентов, как биотических, так и абиотических. В ее пределах формируются цепи питания, включающие организмы-продуценты, консументы и редуценты. Абиотическую среду экосистемы можно рассматривать состоящей из двух компонентов: экотопа и биотопа. Экотоп — совокупность элементов и свойств абиотической среды не измененных биотическими компонентами экосистемы. Биотоп вклю-

¹ Биом — совокупность различных групп организмов и среды их обитания в определенной ландшафтно-географической зоне.

чают элементы абиотической среды, измененные живущими или жившими в пределах экосистемы организмами.

Существеннейшую биотическую часть экосистемы (или биогеоценоза) составляют фотосинтезирующие организмы и прежде всего протоктисты — водоросли и растения, поскольку они располагаются в начале пищевой цепи (продуценты). В ботанической литературе, в сухопутных экосистемах (биогеоценозах), элементарные ценотически связанные системы называют *фитоценозами*, а их совокупность — *растительностью*.

Обычно именно границы фитоценозов используют для определения границ элементарных экосистем (биогеоценозов).

Термин популяция используется как в экологии, так и в геоботанике. В самом общем виде популяцию можно определить как любую группу организмов одного вида, способную обмениваться генетической информацией и занимающую определенное пространство. Плотность, возрастная структура, распределение в пространстве и кривая роста — вот некоторые из характеристик популяций непосредственно связанные со средой обитания. Вид, как говорилось выше, представляет совокупность популяций, и микроэволюционные процессы осуществляются на уровне популяции.

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 место-

нахождения вида, популяции или фитоценоза.

Изменение среды обитания, вызванное как внешними (экзогенными), так и внутренними (эндогенными) причинами, приводят в конечном итоге к тем или иным изменениям в экосистеме. Отслеживание всех этих изменений (мониторинг) составляет одну из основных задач экологии, в том числе и ее части — экологии растений.

Принципиально предполагают, что изменения в фитоценозе (части экосистемы) направлены на достижения соответствия гомеостаза между его составляющими и условиями среды обитания.

Среда обитания складывается 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 создают 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

¹ Все биотические факторы тесно связаны с совокупностью абиотических факторов.



Рис. 366. Изменения жизнедеятельности организмов в зависимости от дозировки факторов. Колоколообразная кривая характеризует норму реакции растения

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 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 затруднительно. При взаимодействии факторов часто происходит их взаимозамена. Она может быть полной или частичной.

Каждый организм (а по сути и популяция) 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 шириной. В соответствии с различиями

в широте нормы реакции существуют стенопотентные, мезопотентные и эврипотентные виды. У первых узкая норма реакции, у последних — 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. 366.

На оси абсцисс отмечены величины интенсивности реакции, а на оси ординат — градиент фактора. Колоколообразная кривая, а ее форма может быть весьма различной, показывает норму реакции вида. 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 посередине.

Границы экологического потенциала могут сдвигаться в результате модификаций — индивидуальных приспособлений или мутаций, т. е. генетически обусловленных изменений. Следует указать, что наибольший прирост биомассы растения осуществляется в зоне оптимума.

В экологическом отношении вид обычно не однороден, в нем выделяются отдельные наследственные экологические расы, так называемые *экотипы*, различающиеся между собой нормой реакции и нередко морфологическими и иными особенностями. Весьма часто различные экотипы в пределах одного и того же местонахождения занимают разные ме-

стообитания. 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 постепенными, т. е. клинальными изменениями, соответствующими 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* (совокупности наследственных норм реакции на разные факторы среды) организма, популяции или вида, то существование последних становится невозможным.

В принципе растение может встречаться во всех местообитаниях, где факторы среды соответствуют его толерантности (правило Шелфорда). Однако в реальном растительном сообществе (фитоценозе) определяющим оказывается биотический фактор конкуренции, существенно изменяющий распределение растений в пространстве.

В самом общем виде конкуренция — это взаимодействие двух организмов, стремящихся получить один и тот же ресурс. *Межвидовая конкуренция* — любое взаимодействие между популяциями двух или

более видов, которое неблагоприятно сказывается на их росте и выживании. Конкурентное взаимодействие может касаться пространства, минеральных веществ в почве, света, но и подверженности болезням и т. д. Межвидовая конкуренция, независимо от того, что лежит в ее основе, может привести либо к установлению равновесия между двумя видами, либо, при более жесткой конкуренции, к вытеснению популяции одного вида популяцией другого. Близкородственные виды, ведущие сходный «образ жизни», как правило не обитают в одних и тех же местах. Объяснение экологического разделения близкородственных видов получило название принципа Гаузе, по имени русского биолога, который подтвердил в 1932 г. его существование экспериментально.

Механизмы конкурентных отношений могут быть весьма различны. В частности (это весьма обычно для растений) один из конкурирующих видов может выделять особые химические вещества, обеспечивающие ему конкурентные преимущества перед другими (явление *аллелопатии*).

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 организмов любого вида и ведущими условиями среды его обитания. В эволюционном плане в процессе приспособления к среде обитания у растений возникли разнообразные *экоморфы*, т. е. специфические морфо-физиологические типы, определяемые отношением видов к условиям среды.

Жизненная форма (термин использовавшийся еще А. Гумбольд-

том, но более строго определенный в 1884 г. датским ботаником Е. Вармингом) — это внешний облик растения, под которым подразумевают преимущественно структуры 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*, в данных условиях, *фенотипом* (термин отечественного эколога С. С. Шварца), позволяющим ему легко и без существенных перестроек переносить быстро меняющиеся условия среды обитания.

Факторы среды. 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 3.

СВЕТ

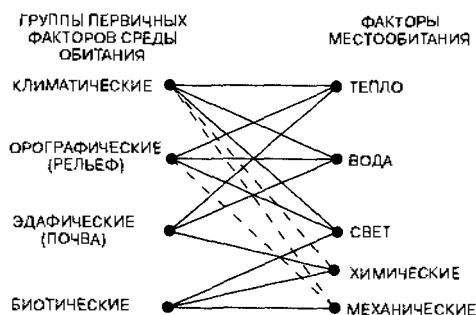
Свет — один из наиболее важных для жизни растения абиотических факторов местообитания, что определяется его ролью в процессе фотосинтеза. На рост, развитие растений и их фотосинтетическую активность влияют интенсивность солнечной радиации, качественный состав света и распределение световых условий во 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, на скальных 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 местообита-

Схема 3



ния 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 тенелюбивых. 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 скользкие 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-гелиофитов характеризуется изолатеральным типом строения листовой пластинки. Клетки теневых листьев обычно крупные, мезофиллы рыхлые, 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 безразлична 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.

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 (см. также стр. 580).

Обычно от экватора до полюса 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 *криофильные* (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. Саженьцы 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 увядают, 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

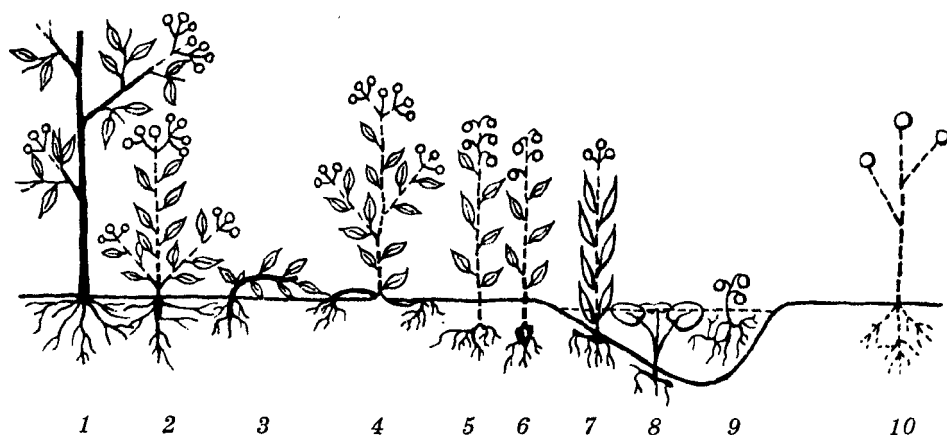


Рис. 367. Жизненные формы (экоморфы) растений:

1 — фанерофит, 2, 3 — хамефиты, 4 — гемикриптофит, 5–9 — криптофиты (5 — корневищный геофит, 6 — луковичный геофит, 7 — галофит, т. е. растение, обитающее в болоте, 8, 9 — гидрофиты), 10 — терофит. Черным отмечены остающиеся на зиму части, пунктиром — отмирающие

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 фазы активного роста и покоя. 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 морфофизиологических 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, но 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. 367).

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 снежным покровом. Сюда относятся вечнозеленые и летнезеленые кустарнички.

3. *Гемикриптофиты* (Г) — почки возобновления располагаются у самой поверхности 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

Таблица 8

Спектры экоморф в различных климатических зонах (в %)

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
Теплоумеренная зона	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

(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. Крпифиты 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. 8.

ВОДА

Любые процессы жизнедеятельности растения могут идти только в присутствии необходимого минимума воды. Будучи важнейшей составной частью тела растения, вода в то же время обуславливает 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 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 болотная (*Caltha palustris*), дербенник иволистный (*Lythrum salicaria*). Избыточная 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» — виды рода *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 осо-

бая анатомическая структура листа (так называемая кранц-структура).

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. У многих из них известен особый тип фотосинтеза (САМ-фотосинтез). 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 часть лишайников, которые вследствие этого ока-

зываются организмами-индикаторами, отражающими степень загрязненности атмосферы сернистыми соединениями. Вечнозеленые хвойные нередко 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 виды ольхи и австралийских казуарин, могут использовать неорганический азот почвы за счет азотфиксирующей 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*. Обычайшими ацидофилами европейской части России являются щавелек (*Rumex acetosella*) и дикая редька (*Raphanus raphanistrum*). Ацидофобы, или кальцефилы, 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 европейский (*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 обуславливаются 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. Фор-

мы 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 сообществ 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, например вытаптывание, вырубки и т. д.). Влияние биотических факторов не менее, а иногда гораздо более действительно, чем влияние факторов абиотической 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 главных защитных реакций растений от-

носятся 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 расте-

ний 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 микроорганизмы, а также путем аллелопатии. В конечном итоге биотические факторы, особенно фактор конкуренции, определяют взаимоотношения, исторически сложившиеся в растительных сообществах и экосистемах в целом.

Глава 16

ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОБОТАНИКИ

Геоботаника обычно рассматривается как самостоятельный раздел ботаники. Это наука о растительности Земли, то есть о совокупности растительных сообществ (фитоценозов), их составе, структуре (сложении и взаимосвязях компонентов), динамике в пространстве и времени на всей территории и акватории земного шара.

Термин «геоботаника» был предложен в 1866 г. одновременно и независимо русским ботаником и почвоведом Ф. И. Рупрехтом и австрийским ботаником Г. Гризебахом.

Синонимом геоботаники иногда считается *фитоценология*, но в действительности, фитоценологию¹ следует рассматривать как один из разделов геоботаники.

Фитоценология как раздел геоботаники имеет главным предметом изучение особенности сложения растительных сообществ, или *фитоце-*

нозов (от *греч.* фитон — растения и койнос — общий). Часть ее считают также и частью экологии — *синэкологией* (экологией растительных сообществ). Но фитоценология занимается также и динамикой растительных сообществ и классификацией их. Второй раздел геоботаники — *география растительности* (*фитоценохорология*) — занимается выяснением закономерностей и особенностей распределения *синтаксонов*, т. е. растительных сообществ любого ранга по поверхности Земли. Наконец существует и третий раздел геоботаники — историческая геоботаника, в этой книге отдельно не рассматриваемая. *Историческая геоботаника* исследует изменения растительности в геологических масштабах времени, так называемые «вековые» смены растительности и смены растительности в разные геологические эпохи (фитоценогенезис).

¹ Термин «фитоценология» ввел в 1918 г. австрийский ботаник Х. Гамс.

Г Нередко геоботанику подразделяют на общую и специальную. Общая геоботаника исследует общие закономерности сложения и распространения по поверхности Земли растительного покрова. Специальная геоботаника включает лесоведение, луговоеведение, тундроведение, болотоведение, степеведение, пустыневедение 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 методы¹. 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.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Наиболее общим понятием геоботаники является растительный покров. Под *растительным покровом* понимают всю совокупность растений, образующих растительные сообщества разных типов растительности, обитающих в пределах какого-либо участка земной поверхности вне зависимости от его величины. В этом смысле растительный покров — часть биоты, причем в большинстве случаев ее важнейшая часть.

Растительный покров — важнейший компонент биосферы, играющий основную роль в аккумуляции,

т. е. накоплении солнечной энергии, первичном синтезе органического вещества и круговороте веществ в экосистемах.

По традиции в состав растительного покрова включают все автотрофные фотосинтезирующие эукариоты, в силу того, что они в любой экосистеме выполняют роль продуцентов, тогда как животные — консументы различного порядка, а грибы и большинство микроорганизмов — редуценты.

Растительный покров создает свою среду обитания, или фитосреду, которая является его неотъемлемой частью. В толще растительного покрова все «экологические показатели», т. е. световой, температурный режимы, режим влажности и т. д., иные чем на открытом пространстве (см. выше экотоп и биотоп). Продуктом жизнедеятельности растений, как известно, является органическое вещество. При его отмирании образуется *детрит* — специфический элемент среды, один из главных компонентов, участвующих в образовании почвы.

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 обуславливается прежде всего плавностью перехода одних местообитаний в другие. Наиболее отчетливо континуум проявляется в ненарушенных массивах дождевых тропических лесов и таежных лесах Сибири. Прерывность растительности возникает главным образом на границах ландшафтов либо

¹ Для подробного ознакомления с методами геоботаники можно использовать пятитомное издание «Полевая геоботаника», 1959–1976 гг.

там, где в подвижных (динамичных) ландшафтах резко меняются условия местообитания, например на берегах водоемов, у подножий крутых скал и т. д. Поэтому расчленение растительного покрова на отдельные пространственные единицы и проведение границ между ними в известной степени условно, хотя и существует объективно. Такое разделение, на основе тех или иных принципов, необходимо в научных и прикладных целях и поэтому широко практикуется. Выделяемые элементарные 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.

В пределах одного и того же фитоценоза все перечисленные составляющие остаются в течение некоторого времени относительно стабильными, равновесными, что обеспечивает гомеостаз и соответствующего биогеоценоза. Фитоценоз может самовоспроизводиться, если не происходит существенных изменений среды обитания. В отечественной литературе наряду с термином «фитоценоз» в качестве синонима широко используется термин «растительное сообщество», что и принято в этом учебнике.

Фитоценоз — наиболее существенная часть любой экологической системы, поскольку растительный покров играет важнейшую роль в фиксации солнечной энергии. В экологии изучение фитоценозов используется для определения границ элементарных экосистем (в отече-

ственной литературе — биогеоценозов). Искусственные фитоценозы, созданные человеком в результате возделывания сельскохозяйственных культур, получили название *агроценозов*. Отражая объективно существующую реальность, фитоценоз в то же время условен как часть общего континуума растительного покрова.

Совокупность растительных сообществ населяющих Землю или отдельные ее регионы, районы, пункты называют *растительностью*. Можно поэтому говорить о растительности Земли, Австралии, Урала, Ленинградской области, Шатурского района, Бузулукского бора и т. д.

В отличие от флоры — общности растений, характеризующейся главным образом историческими связями, растительность и ее единицы представляют собой объединения, основанные преимущественно на экологических связях со средой обитания и растениями-сообитателями.

СОСТАВ, СТРУКТУРА И СТРОЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ

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 фрагменты 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 м²; при изучении лугов ограничиваются площадками в 25 м² или даже меньше. В пределах пробных

площадок учитывают все параметры, необходимые для достаточно полной характеристики исследуемого фрагмента растительности. Для изучения конкретных участков, на которых ведут необходимые замеры или подсчеты, часто используют квадратные или круглые рамки строго определенной площади (0,5–1 м²). В пределах этих рамок определяют проективное покрытие, фитомассу, видовой состав и т. д. Данные, полученные при анализе пробных площадок, — основа геоботанических описаний. При достаточном числе описаний геоботаник приступает к анализу собранной информации, после чего выявляет конкретные фитоценозы, устанавливая их границы.

Флористический состав — один из важнейших признаков и характеристик фитоценоза. Он существенным образом связан с флорой данного района. Количество видов, входящих в фитоценоз, колеблется в очень больших пределах. Один вид образует сообщество достаточно редко, но иногда число видов в сообществе достигает 100–150 (многие субтропические и тропические лесные сообщества). Флористический состав фитоценозов используется рядом геоботаников для классификации растительных сообществ.

Относительно видового богатства фитоценоза общим положением можно считать следующее: чем ближе условия среды к экстремальным, тем беднее во флористическом отношении растительный покров. В качестве примера крайне флористически бедных растительных сообществ напомним сообщества солянок на солончаках, растительность такыров и движущихся песков в полупустынях и пустынях Центральной Азии.

Важная роль в регулировании видового состава принадлежит биото-

пу, особенно если сообщества образовано сильным эдификатором. Примером тому может служить еловый лес или тростниковые «плавни». Под пологом елового леса формируются абиотические условия, резко ограничивающие видовое разнообразие. Так, в ельнике кислично-зеленомошном на площади 100 м² можно встретить не более 10–15 видов, включая мхи. Есть и так называемые мертвопокровные ельники (где число видов еще меньше).

В сообществе, как сказано, между растениями всегда складываются определенные экологические отношения. Лишь в редких случаях, когда отдельные особи растений растут разреженно, взаимовлияние растений-сообитателей друг на друга незначительно. Складывающиеся отношения по своим проявлениям очень разнообразны, но прежде всего выражаются в 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.

Напротив, высококонкурентный вид или группы видов занимают все подходящие им 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.

Фитоценозы могут быть *флористически полночленными*, т. е. в них входят все виды, способные произрастать в данных условиях, либо *неполночленными*. Под *флористически неполночленными* понимают сообщества, в состав которых входят не все виды, свойственные данному местообитанию.

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. Образно говоря, фитоценоз — это ряд ценопопуляций, «вложенных» одна в другую.

Входящие в фитоценоз виды неодинаковы по своему экологическому значению. Обычно вид или несколько видов играют главенствующую роль в определении основных биоценотических особенностей сообщества. Такие виды получили название *эдификаторов*. Помимо эдификаторов в сообществах встречаются виды, существенно не влияющие на биоценотическую среду. Они извест-

ны под названием *ассектаторов* (от лат. ассектатор — постоянный спутник). Следует отметить, что эдификаторами чаще всего оказываются виды, доминирующие по фитомассе в том или ином ярусе сообщества. Такие растения определяются как *растения-доминанты*. Ассектаторы почти никогда не являются доминантами. Всего же во флоре бывшего СССР насчитывалось по далеко не полному учету примерно 1400 доминантов и субдоминантов. Таким образом, в число доминантов и субдоминантов входило примерно 8–10 % общего состава флоры. В северных лесах обычными эдификаторами (и доминантами, если они приобладают по фитомассе¹) выступают виды ели, сосны, лиственницы, пихты, березы и т. д. Однако, например, в степных сообществах и дождевых тропических лесах эдификаторов выделить часто не удастся.

Помимо деления на эдификаторы, доминанты и ассектаторы при анализе сообществ обращают внимание на состав *экоморф* (или *экобиоморф*). В частности, речь может идти о соотношении в фитоценозе количества мезофитов, ксерофитов и т. д.; тенелюбивых и теневыносливых растений и т. п. Выявленные соотношения дают основу для экологической оценки растительного сообщества.

Представление о сообществе существенно дополняет анализ жизненных форм растений, входящих в него. Выше на стр. 551 приводилась экологическая классификация жизненных форм по Раункиеру. Эта классификация широко используется при характеристике различных фитоценозов. К настоящему време-

¹ Заметим, что единично растущая в лесу иного типа ель, сосна и т. п. не являются ни эдификаторами, ни доминантами.

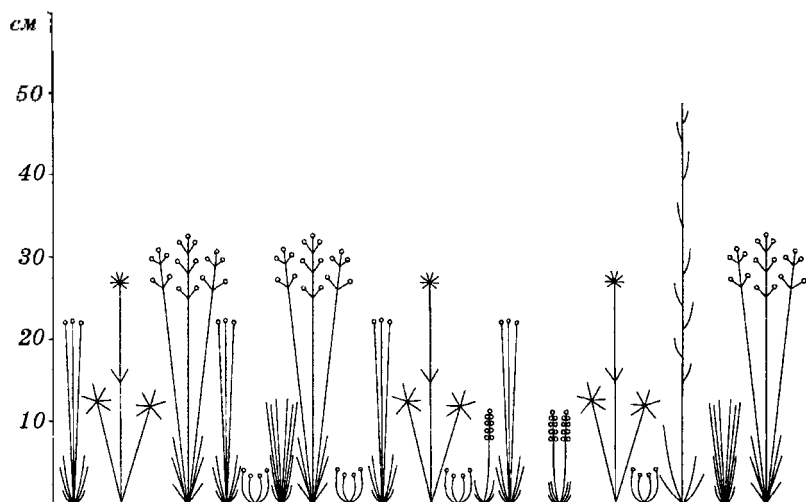


Рис. 368. Вертикальная проекция овсецово-разнотравной степи близ одного из населенных пунктов Якутии (Республика Саха). Несмотря на различия в высоте отдельных растений, фотосинтезирующий листовой аппарат сосредоточен в одном нижнем слое (по В. С. Ипатову, Л. А. Кириковой, 1997)

ни на основании соотношений числа разных типов жизненных форм составлены биологические спектры для сообществ различных областей земного шара. Такие биологические спектры позволяют разделить главнейшие типы растительности. Следует также заметить, что различные жизненные формы занимают в сообществе как правило разные экологические ниши, что позволяет им максимально использовать весь пространственный «объем» фитоценоза.

Под строением фитоценозов подразумевают пространственное размещение компонентов сообщества. Строение зависит от флористического состава, количества компонентов фитоценоза и характера связей между ними, состава жизненных форм и экоморф и т. д.

Особенности надземного строения растительного сообщества связаны преимущественно с характе-

ром расположения побегов сосудистых растений и их облиственности, а особенности подземного строения — с взаимным расположением и типом корневищ и корневых систем. Строение фитоценоза часто, наряду с флористическим составом, используется для их классификации.

Принято различать вертикальное и горизонтальное сложение фитоценозов. *Вертикальное сложение* фитоценозов может быть *непрерывным* или *прерывистым*, т. е. *дискретным*. При непрерывной вертикальной структуре особых слоев в сообществе выделить невозможно, и весь фитоценоз воспринимается как единый по вертикали (вертикальный фитоценозотический континуум). К таким вертикальным непрерывным типам растительности относятся некоторые влажнотропические леса, многие луговые и лугово-степные сообщества (рис. 368). В этих сообще-

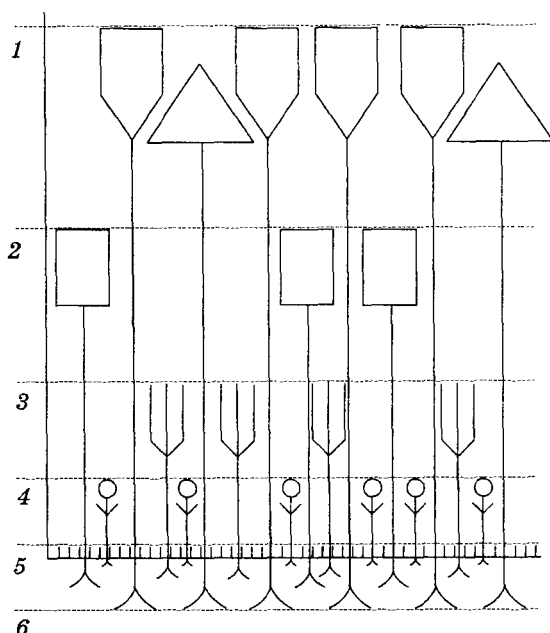


Рис. 369. Вертикальная структура (упрощено) пятиярусного лесного фитоценоза:

1 — верхний (первый) ярус древостоя, 2 — нижний (второй) ярус древостоя, 3 — ярус кустарников, 4 — ярус трав и кустарничков, 5 — ярус мхов и лишайников, 6 — подземный ярус

ствах ботаники иногда выделяют слои условно и называют их *фитоценоотическими горизонтами*.

В вертикально расчлененных, т. е. прерывистых по вертикали фитоценозах различают определенное число слоев, называемых *ярусами* (рис. 369). Ярусы, как правило, образованы разными жизненными формами, и фотосинтезирующий аппарат (листва) располагается на разных уровнях. В северных лесах чаще всего удается выделить четыре яруса: древесный, кустарниковый, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый. Однако известны и одноярусные лесные сообщества (например, мертвопокровные ельники). 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 не всегда столь определена.

Помимо вертикальной структуры фитоценоза, существует *структура горизонтальная*. Хотя считается что фитоценоз — это более или менее однородный участок растительности, однако однородность его относительна. Смена местообитаний и взаимодействие растений-сообщителителей ведет к нарушению пространственной однородности растительного покрова и возникновению *мозаичности* фитоценоза. Мозаичность свойственна большинству фитоценозов.

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 аспектот, т. е. в смене окраски растительных сообществ. 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.

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 *сукцессий*. 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 внутренней среды обитания, отличной от первоначальной (заторфовывание водоемов, изменение реакции



Рис. 370. Схема изменения типов леса в зависимости от изменений факторов почвенного увлажнения и богатства почвы (упрощенно)

почвы под воздействием поселяющихся растений, снижение или повышение содержания азота и др.).

Во многих случаях изменения носят закономерный характер. На рис. 370 упрощенно 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 местобитания и типом развивающегося в этих условиях фитоценоза. Часть этих рядов — одновременно и сукцессионные ряды, закономерно ведущие к смене и типа растительности.

В вековой динамике фитоценозов существует тенденция к возникновению относительно стабильного состояния растительности, находящейся 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. При их достаточном количестве возникает потребность «свернуть» информацию в компактную форму. При этом всегда решаются три задачи — избрание методов обработки данных, выбор той или иной иерархической или неиерархической системы син-

таксонов¹ и определение подхода к классификации.

По подходам, или, точнее, принципам, положенным в основу классификации, их можно условно разделить на четыре группы: морфолого-флористические (иногда называемые физиономическими); флористические; топологические и экологодинамические.

Практически во всех случаях основной, начальной классификационной единицей считается синтаксон, получивший название ассоциации. Однако его понимание и принципы выделения у сторонников разных подходов различны. Прочие более высокие единицы классификации, используемые исследователями при разных подходах также могут быть различными².

В России наиболее широко применяются классификации, основанные на морфолого-флористических принципах, детально разработанных для лесов и отчасти для степей. При таком подходе главное внимание уделяется сходному видовому составу доминирующих растений (доминантов) в основных ярусах фитоценоза. Этот тип классификации очень удобен при работе с растительностью, имеющей устойчивую структуру, сравнительно мало нарушенную вмешательством человека. Достоинство морфолого-флористических классификаций, для которых может быть использована и аэрофотосъемка, — ее относительная простота. За основную единицу классификации здесь принимают *ассоциацию*. Главное значение при ее выделении имеют виды-доминанты во всех основных ярусах. Ассоциации объединяют

¹ Синтаксон — классификационная единица любого типа растительного сообщества установленного ранга.

² Для всех конкретных синтаксонов в разных классификациях существуют соответствующие латинские названия.

в группы ассоциаций, группы ассоциаций в формации, далее в классы формаций и типы растительности. По мере повышения ранга синтаксонов набор признаков для их выделения постепенно уменьшается.

Один из примеров такой классификации приведен ниже. Среди хвойных лесов 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) нередко характеризуются сплошным покровом мхов из рода гилокомиум (*Hylacomium*) в мохово-лишайниковом ярусе. Это дает основание объединить обе ассоциации в группу ассоциаций ельников зеленомошных. Все типы ельников в свою очередь образуют формацию еловых лесов. Еловые, пихтовые, частично сосновые (из сосны кедровой) леса и т. д. составляют группу формаций темнохвойных лесов, или тайги. Все леса из бореальных деревьев с листьями в виде хвои объединяют в класс формаций тайги (где, кроме темнохвойной тайги, объединяются и ценозы светлохвойной лиственничной тайги). Наконец, все хвойные и лиственные леса северного полушария образуют бореально-лесной тип растительности.

Существует довольно большое число синтаксонов низкого ранга, однако количество синтаксонов высокого ранга (например, типов растительности) относительно невелико.

При флористических классификациях исходной базой для работы служит список видов, обнаруженных в фитоценозе. Обилие видов может приниматься во внимание, но обязательно значения не имеет. Систе-

ма синтаксонов включает опять-таки ассоциацию, далее союз, порядок и класс. Процесс классификации включает два этапа. На первом — в массиве геоботанических описаний выявляются группы так называемых дифференциальных видов, с помощью которых весь массив разделяется на классификационные единицы неопределенного ранга. На втором этапе устанавливаются характерные виды для синтаксонов определенного ранга. Присутствие или отсутствие характерных видов служит критерием сближения или разграничения синтаксонов.

Флористический подход принят по преимуществу в странах Западной Европы и весьма удобен при работе с растительностью, подвергшейся мощному антропогенному воздействию. Считается, что он имеет существенные преимущества при геоботанических исследованиях лугов и отчасти степей, где ярусы выделяются с трудом.

Основоположником флористического подхода считается известный швейцарский геоботаник И. Браун-Бланке (1884–1980). Существует много модификаций метода Браун-Бланке. В частности, в России этот метод получил свою интерпретацию в работах школы уфимского геоботаника Б. М. Миркина.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ЗОНЫ И ЗОНЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Расположение основных, самых крупных зон растительности в первую очередь определяется климатом. Из всех климатических факторов наибольшее влияние оказывают температура и осадки. Если бы поверхность Земли была единообразно плоской и ровной (идеальный кон-

тинент), то на ней образовались бы строго параллельные пояса зон так называемого солярного климата. Последние определялись бы только сферической формой земного шара и параметрами его орбиты. Но такое идеальное распределение климата нарушается отдельностью континентов и океанами с различной теплоемкостью, воздушными и морскими течениями. Кроме того, особенности температурных режимов отдельных территорий на континентах обусловлены их положением на той или иной высоте над уровнем моря.

Распределение осадков на Земле связано прежде всего с перемещениями воздушных масс, однако на особенности этого перемещения влияют взаимное расположение морей и суши, размещение горных хребтов и т. д.

Так возникли *климатические зоны* достаточно ясно выраженные, но далекие от строго параллельных зон солярного климата.

Эти зоны прямо определяют зональность растительности и поэтому их краткая характеристика будет приведена ниже.

Внутренняя *тропическая*, или *экваториальная*, зона охватывает полосу суши, простирающуюся по обе стороны экватора примерно до 10° с. и ю. ш. Здесь повсюду на протяжении года выпадают обильные осадки, характерны высокие температуры и крайне незначительные колебания среднемесячных температур.

Внешние *тропические зоны* прилегают с севера и юга к экваториальной зоне и простираются, соответственно, примерно до 25° с. ш. и 25° ю. ш. Здесь в течение года температуры также довольно высоки, однако период дождей, совпадающий со временем самого высокого положения Солнца над горизонтом

может сменяться относительно сухим периодом. В целом же общее количество осадков снижается симметрично к тропику Рака (северному) и тропику Козерога (южному).

Затем идет так называемая субтропическая часть суши, которая охватывает несколько подзон. Назовем прежде всего *подзону пассатов*, или *субтропическую засушливую зону*. Она расположена в районах прилегающих к северному и южному тропикам. Осадков здесь очень мало, влажность воздуха минимальная. Преобладают восходящие потоки воздушных масс, поэтому небо почти всегда безоблачное и суточные колебания температур весьма значительны. Это растительная зона обширных жарких пустынь.

Следующая подзона — *зона этезиев* (так называются некоторые ветры Средиземноморья, преобладающие с апреля по октябрь). Летом здесь климат обусловлен влиянием смещающейся к северу субтропической засушливой зоны, а зимой — перемещением с запада областей низких, атмосферных давлений. Поэтому здесь резко контрастирует дождливая зима и сухое лето.

Участки подзоны влажных субтропиков имеются только в районах, обращенных к Тихому океану.

Для *зоны теплоумеренного климата* характерны достаточно обильные осадки в течение всего года. В зависимости от территориальной близости к океану здесь имеются районы с относительно теплыми, почти безморозными и районы с холодными, но не слишком продолжительными зимами. В Южном полушарии эта, как и следующая зона, выражены слабее.

Следующая климатическая зона — *зона аридного климата* умеренных широт. Осадков здесь мало,

влажность воздуха низкая, а климат континентальный. Именно в условиях этого климата распространены умеренно жаркие пустыни.

К северу от предыдущей зоны (в Южном полушарии на равнинной суше ей нет аналогов) располагается *холодноумеренная климатическая зона*. Она занимает северные участки Западной Европы и значительные части Центральной и Восточной Европы, а также значительную часть Азии и Северной Америки. Лето здесь сравнительно теплое, а зима продолжительная и суровая.

Наконец, в областях, расположенных вокруг полюсов, где скапливаются массы холодного арктического (или антарктического) воздуха, находится *полярная зона* (арктическая и антарктическая). Для этой зоны характерны скудные осадки, очень низкие, даже летом, температуры, а также непрерывный день в летнее время.

Размеры перечисленных зон весьма различны и они расположены в пределах суши весьма асимметрично. Асимметрия климатических, а соответственно, и растительных зон, определяется неодинаковым расположением суши в обоих полушариях и отчасти морскими течениями. Из-за того, что большая часть поверхности Южного полушария покрыта водой, там преобладает океанический климат. Напротив, в Северном полушарии, особенно на огромном Евразийском континенте, прибрежные районы с океаническим климатом очень резко контрастируют с центральными районами, где климат резко континентальный.

КЛИМАТОДИАГРАММЫ

Существование на Земле крупных зон растительности, как сказано,

обусловлено климатическими факторами, и прежде всего температурой и количеством осадков. Весьма наглядное представление о возможных связях между этими двумя факторами дают, используемые в сводках крупного немецкого эколога Г. Вальтера, схемы, получившие название *климатодиаграмм* (рис. 371).

Климатодиаграммы содержат весьма обширную информацию. Сходные климатодиаграммы, даже если они построены в разных районах земного шара, свидетельствуют о сходных экологических условиях и сходных типах растительности, в первую очередь, высокого синтаксономического ранга, а также о сходстве общего внешнего облика растений.

Ниже будет описан один из технических вариантов климатодиаграмм, составленный для Москвы (зона умеренного климата), Лагоса (тропики) и Неаполя (субтропики).

По горизонтальной нулевой климатодиаграммы отложены месяцы. Это позволяет получить представление о фактических изменениях климатических факторов и растительности в течение года от зимы до зимы. Особое значение для растений имеют происхождения в течение года колебания температуры и количество выпадающих осадков, а также взаимосвязь между этими факторами.

Шкалу температур наносят на вертикальную левую сторону диаграммы. У нижнего конца шкалы приводится самая низкая из зарегистрированных абсолютная отрицательная температура.

Жирной пунктирной линией показана последовательность средних температур каждого месяца.

На правой стороне диаграммы отмечается шкала осадков. Делению на шкале осадков, показывающему 20 мм, соответствует деление, обо-

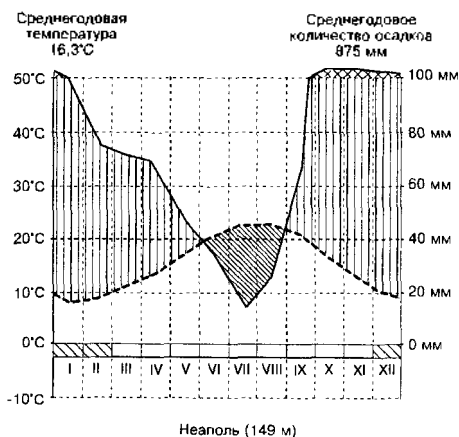
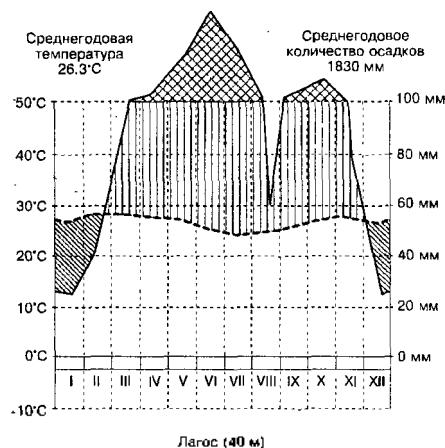
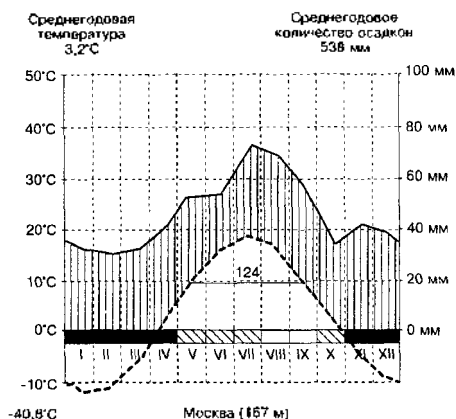


Рис. 371. Примеры климатограмм (пояснения в тексте)

значающее 10 °C на шкале температур, 40 мм — 20 °C и т. д. Непрерывной жирной линией показано среднее количество осадков, выпадающее каждый месяц.

Если кривая осадков проходит выше кривой температур, то налицо избыток влаги (гумидные условия). Такие части климатограммы заштрихованы вертикальными линиями.

Если же кривая осадков проходит ниже кривой температур, то этот участок диаграммы соответствует засушливому периоду (аридные условия). Такие участки на диаграмме штрихуются частыми косыми линиями.

Обе кривые вместе, показывающие изменения температуры и осадков, характеризуют водный баланс местности. В тех случаях, если за месяц выпадает более 100 мм осадков (как часто бывает в тропиках), то соответствующая часть диаграммы штрихуется перекрещивающимися линиями. При этом вертикальный масштаб, для удобства воспроизведения, уменьшается в 10 раз.

Наступление холодов, их продолжительность и время безморозного периода являются весьма важными факторами для жизни и развития растений.

Черные прямоугольники на диаграмме под нулевой линией показывают то время года, когда среднесуточная минимальная температура оказывается ниже 0 °C, оно соответствует холодному периоду, когда могут быть морозы. Разреженно заштрихованные прямоугольники, примыкающие к черным, показывают месяцы, в течение которых лишь абсолютная минимальная температура может быть ниже 0 °C. В это время могут быть заморозки, но они бывают не каждый год. Однако такие весенние и осенние заморозки часто оказываются

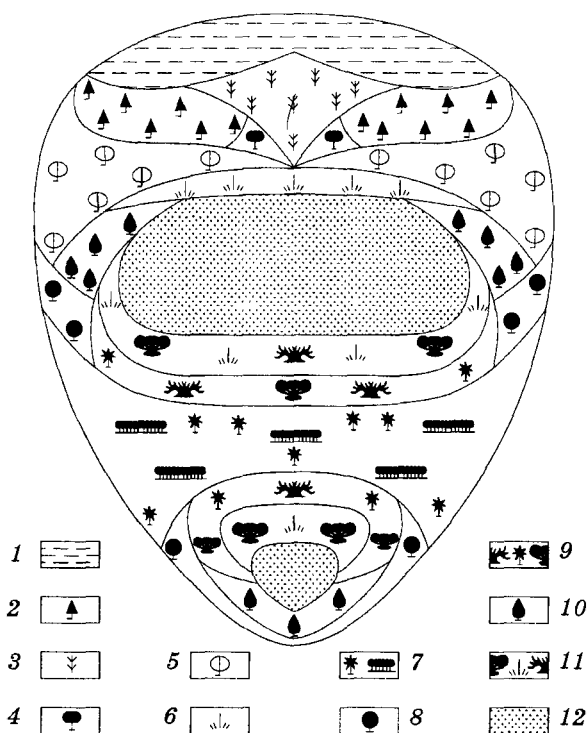


Рис. 372. Обобщенная идеальная схема растительности для материков восточного полушария:

1 — тундры, 2 — темныхвойные леса, 3 — лиственныхичные 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

ся важными и опасными для растений. Не закрашенные прямоугольники соответствуют времени года, когда морозов не бывает вообще.

ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Распределение растительности по поверхности земли подчинено определенным закономерностям. На это в начале прошлого века обратил внимание А. Гумбольдт.

В основе распределения растительности лежит *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 территорий,

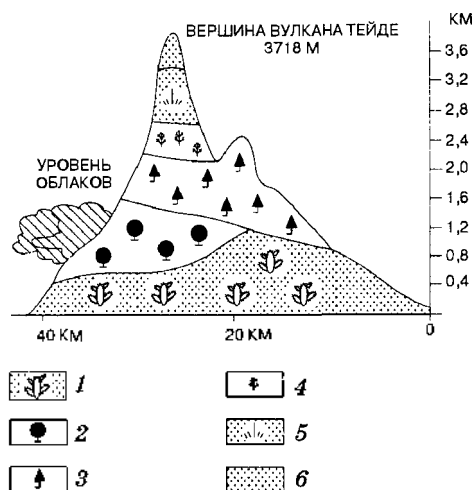


Рис. 373. Профиль острова Тенерифе (Канарские острова):

1 — полупустыни с суккулентами, 2 — лавровые леса Канарских островов, 3 — сосновые леса Канарских островов, 4 — заросли дрока (кустарник), 5 — горная полупустыня, 6 — горная пустыня

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. 372). 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 связан-

ному с климатом, такому, как водная среда обитания, засоленные почвы и т. д. Такая растительность называется *интразональной*. В значительной степени интразональна растительность пресноводных водоемов, в меньшей степени — растительность лугов, засоленных участков суши и т. д.

При районировании растительности Земли чаще всего выделяют следующие зоны: тундры, хвойных лесов, летнезеленых широколиственных лесов, степей, 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 стран СНГ.

Климат изменяется не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлении. То же самое происходит с растительностью Земли. Зональной растительности на равнинах до известной степени соответствуют высотные пояса в горах. Вертикальное размещение поясов растительности в горах создает высотную поясность (рис. 373). Число поясов в горных системах зависит от широт 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 СТРАН СНГ

В пределах стран СНГ выделяют ряд растительных зон (рис. 374). Растительные зоны очень тесно связаны с климатическими зонами.

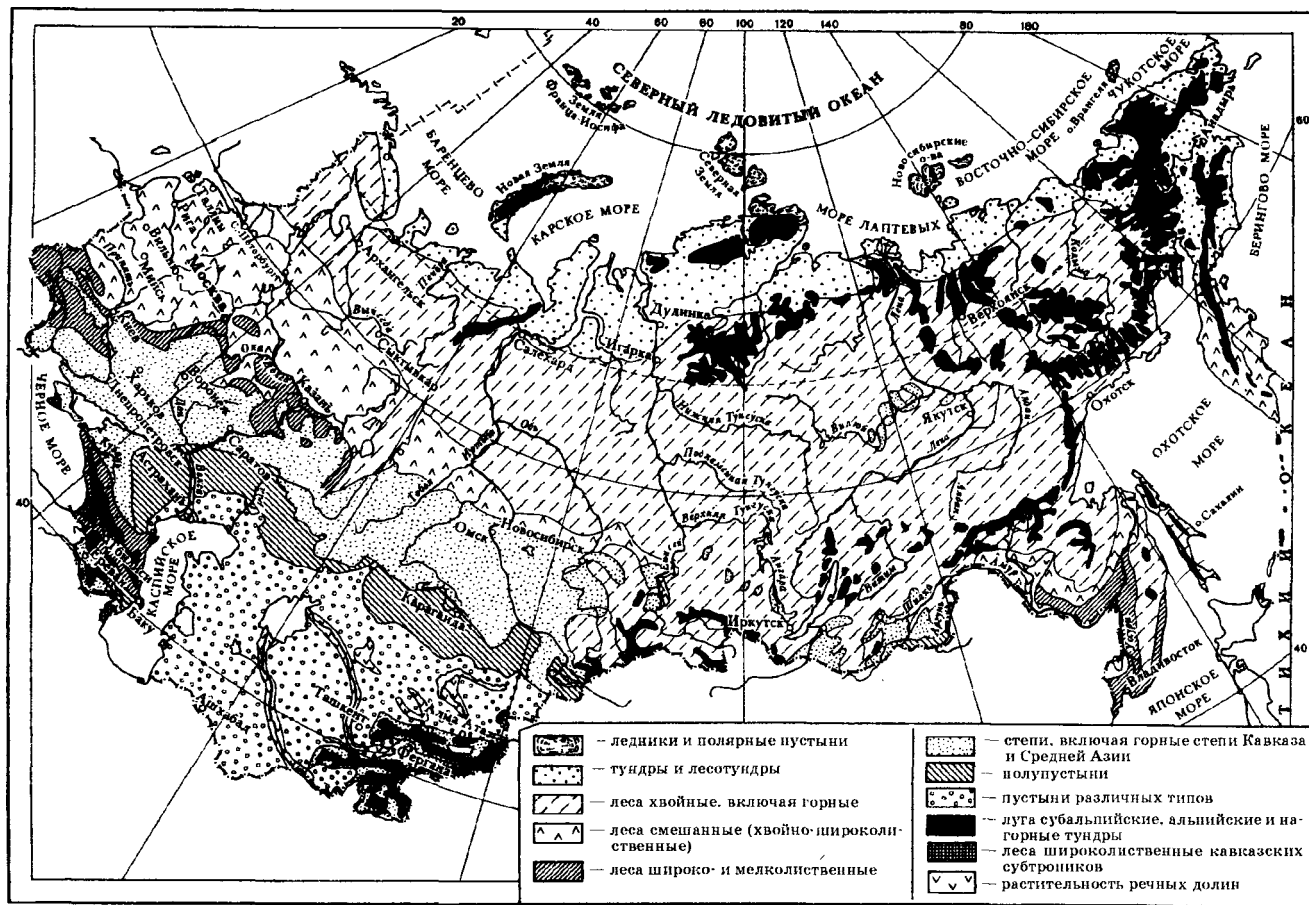


Рис. 374. Карта растительности стран СНГ и Балтии

Зона тундр и арктических пустынь занимает около 15 % территории стран СНГ, составляя около 3 млн км². Название «*тундра*» происходит из финского слова *tunturi*, что означает плоский безлесный холм. Наиболее яркая особенность тундровой растительности — отсутствие деревьев. Vegetационный период очень краткий и составляет 2–3,5 месяца. Летние температуры почти не поднимаются выше 15°. Осадков мало (130–400 мм) 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, однако, довольно

велико. В тундрах России не менее 1200 видов.

По структуре растительного покрова и флористическим особенностям различают лесотундру — зону, переходную к тайге, кустарничковую тундру, мохово-лишайниковую тундру, арктическую тундру и др. Наиболее характерные растения кустарничковой тундры — карликовые полярные виды ивы и березы, высота которых, как правило, не превышает 50 см. Особенно часты ива травянистая (*Salix herbacea*) и береза карликовая (*Betula nana*). Очень обычны в разных типах тундры дриада восьмилепестная (*Dryas octopetala*), или кыропаточная трава, княженика (*Rubus arcticus*) из семейства розоцветных и диантиса лапландская (*Diapensia lapponica*) из семейства диантисевых. 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 (чаще подосиновики). 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 са-

¹ Нередко тайгу рассматривают как подзону лесной зоны.

мая крупная по площади зона растительности земного шара. В странах СНГ она занимает 33 % территории. Существеннейшими факторами, определяющими особенности флоры и растительности тайги, можно считать среднесуточные температуры выше 10 °С, продолжающиеся менее 120 дней в году и холодный период, продолжающийся более полугода, но не более 8 месяцев, и многолетнюю мерзлоту в почве. Многолетняя мерзлота в почве занимает 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 необходим более продолжительный период активного фотосинтеза. Средний валовой запас наземной растительной массы 900–1000 ц/га, прирост 15–20 ц/га. В Восточной Сибири преобладает горная тайга, Западная Сибирь — огромная заболоченная таежная низменность.

В тайге, как правило, хорошо выражена ярусность. Первый 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 таежной зоне формируются главным образом елью обыкновенной (*Picea abies*) и елью сибирской (*P. obovata*). Эти леса развиваются на наиболее богатых почвах. Ель обыкновенная, или европейская, занимает несколько более половины площади европейской тайги. Ель сибирская доминирует на севере и северо-востоке европейской части, а затем встречается по всей Сибири. На Дальнем

Востоке России 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*), плевроциум (*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*) (табл. 9).

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-ли-

**Распространение важнейших древесных пород в разных регионах
бореальной зоны хвойных лесов России**

Род	Европейская часть России	Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Дальний Восток России
Ель (<i>Picea</i>)	Е. обыкновенная (<i>P. abies</i>), Е. сибирская (<i>P. obovata</i>)	Е. сибирская	Е. сибирская	Е. сибирская, Е. аянская (<i>P. ajanensis</i>)
Сосна (<i>Pinus</i>)	С. обыкновенная (<i>P. sylvestris</i>)	С. обыкновенная, С. сибирская, или сибирский кедр (<i>P. sibirica</i>)	С. обыкновенная, С. сибирская	С. обыкновенная, С. корейская (<i>P. koraiensis</i>)
Пихта (<i>Abies</i>)	П. сибирская (<i>A. sibirica</i>)	П. сибирская	П. сибирская	П. сахалинская (<i>A. sachalinensis</i>)
Лиственница (<i>Larix</i>)	Л. сибирская (<i>L. sibirica</i>)	Л. сибирская	Л. сибирская, Л. Гмелина (<i>L. gmelinii</i>)	Л. Гмелина, Л. камчатская (<i>L. kamtschatica</i>)
Береза (<i>Betula</i>)	Б. пушистая (<i>B. pubescens</i>), Б. повислая (<i>B. pendula</i>)	Б. пушистая, Б. повислая	Б. широколистная (<i>B. platyphylla</i>), Б. каменная (<i>B. ermanii</i>)	Б. широколистная, Б. каменная
Тополь (<i>Populus</i>)	Т. дрожащий, или осина (<i>P. tremula</i>)	Т. дрожащий	Т. дрожащий	Т. дрожащий

шайниковом ярусе доминируют виды кукушкина льна (*Polytrichum*), и затем сосняками сфагновыми. Во многих типах сосняков хорошо развит травяно-кустарниковый 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 занимает по

площади первое место (около 2,5 млн км²) среди других хвойных. 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 брусничкой, 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 обилён рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum*), называемый местными жителями багульниковом.

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 России 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 г/га в год.

На севере зоны преобладают смешанные хвойно-широколиственные леса, но в южных районах 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 и отдельными участками (только липа) встречается в Сибири. В северных частях зоны главной лесобразующей широколиственной породой является липа сердцелистная (*Tilia cordata*), а в южной — дуб черешчатый (*Quercus robur*). В европейской части России в широколиственных лесах обычны также ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*) и разные виды кленов (*Acer*). 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 лесобразующие 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 ксерофильные листопадные и сосновые леса.

Район распространения жесткой лесной растительности находится вне СНГ — в Средиземноморье, Гималаях и Китае. Склерофильные (жестколистные) 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 холодоустойчивых 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 стран СНГ 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 почвы — черноземы и темно-каштановые — 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 Центральной 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, даю-

щие 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 шерстистоваточный (*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 стран СНГ занимают главным образом территории равнинной и предгорной Центральной Азии и значительной части Казахстана. Для пустынь характерна относительно бедная растительность, как правило, не образующая сомкнутого растительного покрова.

Климат пустынь стран СНГ 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 Центральной Азии гос-

подствуют ирано-туранские элементы. 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 5 ц/га).

Принято выделять несколько типов пустынь и полупустынь: песчаные полупустыни; лёссовые, или эфемеровые пустыни; 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 Южном Казахстане и заходящая в Узбекистан. 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 покрывает до 80 % поверхности почвы. Обильно цветут однолетние эфемерные маки.

Глинистые пустыни занимают около 1/3 всей территории Центральной Азии. Они простираются от Каспийского моря на юго-восток до государственной границы стран СНГ. Из древесных растений здесь встречаются заросли черного саксаула (*Haloxylon aphyllum*). В травяном покрове доминируют различные многолетние полыни. Нередко встреча-

ются участки с господством анабазиса безлистного (*Anabasis aphylla*). У южной границы глинистой пустыни в предгорьях Тянь-Шаня, Памиро-Алая и Копетдага весной развивается плотный растительный покров из эфемеров и эфемероидов.

Солончаковые пустыни участка встречаются среди других пустынь Центральной 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 изоляции развиваются сообщества бактерий и цианобактерий.

Самые известные **песчаные пустыни** стран СНГ — Кызылкумы и Каракумы. 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) (*Ammodendron*) из семейства бобовых, 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 Центральной Азии, развивается богатая растительность, получившая название **тугайной**. Она состоит из высоких злаков, достигающих высоты 3–4 м, и редкостойных лесов из пустынных 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 голой (*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 СНГ исчерпывается охарактеризованными выше зонами, существует несколько важных интразональных ее типов. Речь здесь пойдет о луговой растительности и растительности болот.

К **луговой растительности** относят сообщества с преобладанием мезофильных и гигрофильных многолетних травянистых растений, не имеющих периода летнего (сравните со степями) покоя. Часть лугов является первичной, другая часть — вторичной. К первичным относятся преимущественно альпийские высокогорные луга.

Альпийские луга составляют часть альпийской растительности и распространены главным образом в горах умеренных широт (Карпаты, Кавказ, Алтай, Тянь-Шань). Они развиваются в условиях глубокого снежного покрова, быстрой суточной смены температуры и влажности, короткого вегетационного периода. Альпийские растения (злаки, горечавки, примулы, камнеломки и др.) в основном низкорослы (10–15 см), с небольшими листьями. Яркая окраска цветков — приспособление к опылению насекомыми и предотвращению перегрева. Альпийские луга богаты кормовыми травами, издавна используются как летние пастбища. 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 растительности. 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. Их нередко называют *суходольными*.

Луга имеют существенное биоресурсное значение, ибо представляют собой естественные пастбища, сенокосы и местами очень удобны для разведения ряда сельскохозяйст-

венных 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 интразональному 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 *низинные* 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 России 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 России известно около

полусотни. На необлесенных и слабооблесенных сфагновых болотах обильны клюква, некоторые осоки, росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia*). Из древесных растений нередко 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 ди-

кая 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 30 000 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 к 60-м годам с использо-

ванием методов генетики были получены высокоурожайные сорта пшеницы и риса, а позднее — ряда других культур. И здесь, наверно, уместно вспомнить «отца» зеленой революции великого американского селекционера Нормана Борлоуга (р. 1914). Однако это лишь отчасти выправило диспропорцию. Угроза голода, нависшая над человечеством, пока не снята. Ныне надежды устремлены на биотехнологию, бур-

ное 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.

САМЫЕ, САМЫЕ...

(из книги рекордов Гиннеса)

ПРОКАРИОТЫ

Самые древние. Возраст бактериоподобного организма *Kakabekia barghoorniana* (обнаружен в Уэльсе, Великобритания) около 4 млрд лет (сведения представляются мне сомнительными — Г. Я.).

Самые большие. Хемоавтотрофная серобактерия *Beggiatoa mirabilis* достигает 16–45 микрон ширины и образует цепочки длиной в несколько миллиметров.

Самые маленькие. Диаметр одного из видов микоплазм (*Mycoplasma laidlawii*) не более 300 миллимикрон.

Самые высотные. В 1967 г. бактерии обнаружили на высоте 41 000 м.

Самые выносливые. Некоторые археобактерии выдерживают температуру до 306 °С. Аэробные бактерии *Micrococcus radiodurans* могут выдерживать радиацию в 6,5 млн рентген, что в 10 000 раз превышает дозу смертельную для человека.

Самая смертоносная бактерия. Бактерия *Yersinia pestis* стала причиной смерти не менее 25 млн человек в Европе в XIV в. от бубонной чумы.

Самая крупная пандемия легочной чумы унесла жизни примерно 75 млн человек по всему миру во время эпидемии «черной смерти» в 1347–1351 гг.

ЭУКАРИОТЫ

Царство грибы

Самые большие. Гриб-дождевик *Galvatia gigantea*, обхватом

194,3 см найден в 1985 г. в штате Висконсин (США); съедобный гриб *Polyporus frondosus* массой 32,6 кг вырос в штате Огайо в 1976 г.; в Вашингтоне (США) в 1946 г. обнаружили трутовик *Oxyporus (Fomes) nobilissimus* размером 142 × 94 см, массой около 136 кг; трутовик *Rigidoporus ulmarius* выросший на древесине сухого вяза в Кью (пригород Лондона) в 1995 г. имел в окружности 4,8 м и размеры 1,63 × 1,4 м; единая живая масса гриба *Armillaria bulbosa*, охватывающая 15 га в одном из лесов штата Мичиган (США), весила более 100 т — примерно столько же, сколько весит синий кит.

Самые старые. Можно допустить, что некоторые массивы грибов, обнаруженные в лесах штатов Вашингтон и Мичиган (США) и вероятно выросшие из одной споры имеют возраст 1000–1500 лет.

Самые ядовитые. Виды рода мухомор (*Amanita*). Один из самых ядовитых — бледная поганка (*A. phalloides*). Смертельный исход наступает у взрослого человека при использовании в пищу 50 г свежего гриба.

Самое высокое содержание грибных спор. 161 037 спор зарегистрировано в 1 куб. м воздуха в 1971 г. около Кардиффа (Великобритания).

Самые старые лишайники. Возраст антарктических корковых лишайников с диаметром «колонии» свыше 100 мм составляет, как минимум, 10 000 лет.

Самые высокие деревья. Рекордсменом среди деревьев может считаться дугласова пихта *Pseudotsuga menziesii* (сем. *Pinaceae*) из Британской Колумбии (Канада), в 1902 г. ее высота достигла 126,5 м, известны экземпляры этого же вида высотой 115 и 119 м. Королевский эвкалипт *Eucalyptus regnans* (сем. *Myrtaceae*) в Виктории (Австралия) к 1880 дорос до высоты 114,3 м. В этом же штате якобы было измерено в 1972 г. дерево, имевшее высоту 132,6 м. Наконец, существует сообщение, что близ горы Бай Бай (все тот же штат Виктория) в 1885 г. росло дерево того же вида высотой около 143 м, однако, по-видимому, точные измерения в этом случае не проводились.

Из ныне живущих деревьев выше всех — «Дерево Мендосино» в заповеднике Монтгомери (штат Калифорния, США). В 1996 г. оно имело высоту 112,01 м, а диаметр 3,14 м. Его возраст оценивается в 1000 лет. Королевский эвкалипт на о. Тасмания по высоте близок к 100 м.

Самое маленькое цветковое растение. Вегетативное тело (листец) водного растения вольфии бескорневой (*Wolffia arrhiza*, сем. *Lemnaceae*) не превышает в диаметре 1–1,5 мм.

Самое толстое дерево. В конце XVIII в. обыкновенный каштан (*Castanea sativa*), носивший название «Дерево ста лошадей» на г. Этна (о. Сицилия) имел обхват 57,9 м. Затем дерево разделилось на три части.

Самые высокие и длинные недревесные растения. В 1904 г. в Индии срубили побег бамбука (*Bambusa arundinacea*, сем. *Poaceae*) длиной 37 м. Экземпляр кактуса — цереуса гигантского (*Carnegiea gigantea*),

обнаруженный в 1988 г. в горах Марикопы (штат Аризона, США) имеет ветви, поднимающиеся до высоты 17,67 м, а якобы другой кактус этого же вида сваленный бурей достигал высоты 24 м. Одна из орхидей (*Galeola foliata*) во влажных тропических лесах штата Квинсленд (Австралия) достигает высоты (м. б. длины? — Г. Я.) — 15 м.

Лиана филодендрон лазающий (*Phylodendron scandens*, сем. *Araliaceae*), судя по сообщениям из США в 1988 г. имела длину 339,5 м, а водоросль макроцистис грушеноносый (*Macracystis pyrifera*) вырастает за день на 45 см и достигает длины 60 м.

Самые обширные кроны. Большой баньян (*Ficus benghalensis*, сем. *Moraceae*), растущий с 1787 г. в ботаническом саду Калькутты (Индия), имеет 1 775 воздушных корней-подпорок и занимает площадь 1,2 га, имея окружность кроны 412 м.

Самые массивные растения. Сеть деревьев американского вида осины (*Populus tremuloides*, сем. *Salicaceae*), растущих от одной корневой системы на плато Уосатч (штат Юта, США), покрывает 43 га и масса ее оценивается в 6 000 т. Вегетативно размножившаяся система генетически — однородна.

«Дерево Линдси Крик» секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*), упавшее во время урагана 1905 г., как минимум имевшее объем ствола 2 549 м³ и массу 3 300 т было самым массивным деревом в мире.

Ныне растущее дерево с самой большой массой — это «Генерал Шерман», гигантская секвойя, или мамонтово дерево (*Sequoiadendron giganteum*) в национальном парке Секвойя (штат Калифорния, США). Его высота 83,82 м, а обхват ствола — 31,3 м.

Самое быстрорастущее дерево. Альбиция серповидная (*Albizia falcata*, семейство *Fabaceae*, подсемейство *Mimosoideae*), посаженная в штате Сабах (Малайзия) в 1974 г., выросла за 13 месяцев на 10,74 м, т. е. вырастала в среднем на 2,8 см в день.

Самое быстрорастущее растение. Некоторые виды бамбука растут со скоростью 91 см в день.

Самые быстрорастущие гидрофиты. Образующий водный ковер папоротник-гидрофит салвиния ушковатая (*Salvinia auriculata*) был обнаружен при заполнении водохранилища Кариба на границе Замбии и Зимбабве. За 13 месяцев он покрыл площадь в 518 км², а к 1963 г. захватил площадь в 1 002 км².

Самые старые. «Вечный бог», мамонтово дерево, растущее в Национальном парке мамонтовых деревьев (штат Калифорния, США) имеет, как полагают, возраст, около 12 000 лет. Оно имеет высоту 72,5 м и диаметр 5,97 м.

Сосна долговечная (*Pinus longaeva*) в штате Невада (США) прожила 5 100 лет, ныне живущему в Белых горах (штат Калифорния, США) представителю этого же вида, называемому «Мафусаилом», по-видимому, около 4 600 лет.

Самые древние. Древнейший из ныне живущих видов гинкго двулостный (*Ginkgo biloba*, сем. *Ginkgoaceae*) сформировался еще в юрском периоде, 160 млн лет назад.

Самые жизнеспособные. Из семян люпина арктического (*Lupinus arctica*, сем. *Fabaceae*), найденных в 1954 г. в илистых осадках на Юконе (Канада), в 1966 г. были выращены нормальные растения. По данным радиоуглеродного анализа этому посадочному материалу было не менее 10 000 лет.

Самые северные. До 83° северной широты поднимаются арктическая карликовая ива (*Salix arctica*) и укореняющийся мак (*Papaver radiatum*).

Самые южные. В 1981 г. на о-ве Изгнания в Антарктике под 68°21' южной широты обнаружили злак дешампсию антарктическую (*Deschampsia antarctica*).

Самые высокогорные. На горе Камет в Гималаях на высоте 6 400 м растут эрманиопсис гималайский (*Ermaniopsis himalaiensis*, семейство *Brassicaceae*) и лютик лопастной (*Ranunculus lobatus*, семейство *Ranunculaceae*).

Самые глубоководные протоктисты — водоросли. У Багамских островов на глубине 269 м, где поглощается 99,9995 % солнечного света, в 1984 г. нашли красные водоросли.

Самый крупный цветок. Раффлезия Арнольда (*Rafflesia arnoldii*, сем. *Rafflesiaceae*) на о. Суматра (Индонезия) имеет цветок диаметром 91 см и массой около 11 кг.

Самое большое соцветие. Вертикальная метелка пуйи раймонда (*Puya raimondii*, сем. *Bromeliaceae*) из Боливии может достигать в высоту 10,7 м и диаметра 2,4 м. В таком соцветии может быть до 8 000 белых цветков.

Самые крупные плоды и семена. Плод сейшельской пальмы (*Lodoicea maldivica*) с одним семенем имеет массу до 20 кг, семена американского дерева моры маслоносной (*Mora oleifera*, сем. *Fabaceae*, подсем. *Mimosoideae*) достигает 18 см в диаметре.

Плоды другого бобового энтады фасолевидной (*Entada phaseoloides* = *E. scandens*, сем. *Fabaceae*, подсем. *Mimosoideae*) могут достигать 2 м в длину.

Самые мелкие семена. Семена эпифитных орхидей — самые мелкие в растительном мире: один грамм семян содержит их 992,25 млн штук.

Самые большие листья. Пальмы рафия муконосная (*Raphia farinifera* = *R. ruffia*) с Маскаренских о-вов (Индийский океан) и р. бамбуковая (*R. taedigera*) из Амазонии (Бразилия) имеют рассеченные листья, листовые пластинки которых достигают 20 м, а черешок 4 м.

В 1966 г. в Сабахе (Малайзия) обнаружили алоказию крупнокорневищную (*Alocasia macrorrhiza*, сем. *Araceae*), цельный лист которой имел длину 3,02 м, ширину 1,92 м и общую поверхность — 3,17 м².

Самая тяжелая древесина. Самая тяжелая древесина у так называемого южноафриканского железного дерева (*Olea laurifolia*, сем.

Oleaceae). Ее плотность достигает 1 490 кг/м³.

Самая легкая древесина. Самые легкие древесины у кубинского бобового (*Aeschynomene hispida*) и африканского вида того же рода *A. elaphroxylon*, имеющего местное название амбач. Их плотность лишь 40–44 кг/м³. Древесина охромы пирамидальной (*Ochroma pyramidale*, сем. *Bombacaceae*), так называемой бальсы — самой легкой коммерческой древесины составляет от 40 до 384 кг/м³. Плотность пробки — 240 кг/м³.

Самая прочная древесина. Самой прочной древесиной обладает береза Шмидта (*Betula schmidtii*, сем. *Betulaceae*), растущая на российском Дальнем Востоке. Она в 1,5 раза прочнее чугуна, а прочность на изгиб приближается к прочности железа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бавтуто Г. А., Еремин В. М. Ботаника: Морфология и анатомия растений: Учеб. пособие. — Минск, 1997.
- Биологический энциклопедический словарь. — М., 1986.
- Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Т., Серебрякова Т. И., Шорина Н. И. Ботаника: Анатомия и морфология растений. — М., 1988.
- Жизнь растений: В 6 т. / Под ред. чл.-корр. АН СССР А. А. Федорова. — М., 1974–1982. Т. 1–6.
- Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка / Под ред. А. Л. Буданцева и Г. П. Яковлева. — СПб., 2000.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. Изд. СПбуниверситета. — СПб., 1997.
- Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. — М., 1989.
- Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира: В 2 ч. Ч. 1. — СПб., 1994; ч. 2. — СПб., 1997.
- Мюллер Э., Лёффлер В. Микология: Пер. с нем. — М., 1995.
- Одум Ю. Экология: В 2 т. Пер. с англ. — М., 1986.
- Растительный мир Земли: В 2 т. / Под ред. Ф. Фукарека. Пер. с нем. — М., 1982.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2 т. Пер. с англ. — М., 1990.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. — Л., 1978.
- Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. — Л., 1987.
- Чебышев Н. В., Гринёва Г. Г., Кобзарь М. В., Гулянков С. И. Биология: Учебник. — М.: ВУНМЦ, 2000.
- Эсау К. Анатомия семенных растений: В 2 кн. Пер. с англ. — М., 1980.
- Яковлев Г. П., Челомбитко В. А. Ботаника: Учеб. для фармац. институтов и фармац. фак. мед. вузов. — М., 1990.
- Яковлев Г. П., Аверьянов Л. В. Ботаника для учителя: В 2 ч. Ч. 1. — М., 1996; ч. 2. — М., 1997.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

- Абсцизовая кислота 175
Автогамия 202
Автоспора 283
Автохория 222
Автохоры 222
Агар-агар 275, 285
Агроценоз 558
Адаптация 244, 547
Аденозиндифосфат (АДФ) 43
Аденозинтрифосфат (АТФ) 43
Акватория 528
Аксостиль 258
Активный транспорт 114
Акцептор 104
Алейроновые зерна 62, 62
Алкалоиды 44, 60
Аллелопатия 547, 559
Аллогенез 245
Аллохория 222, 223
Аллохоры 222
Альбинизм 189
Альгин 278, 285
Альгинаты 285
Альгология 31
Альдозы 43
Амилопласты 61
Аминокислоты левовращающие 16
Амфигастрий 315
Анаболизм 17
Анаморфы 288
Анатомия 20, 31
Анафаза 58
Андроцей 190–195
— двубратственный 192, 192, 443
— однобратственный 192, 443
— олигомерный 191
— полимерный 191
Анемофилия 204
Анемохория 223
Анемохоры 223
Анеуплоидия 56
Антела 209
Антенные молекулы 103, 103
Антеридий 180, 183
Антибиотики 289
Антиподы 200
Антоцианы 60
Антропохория 223, 225
Антоэкология 203
Алекс 123
Апертура поры 67, 204, 204
Апланоспора 270
Алокарпий 216
Аломиксис 181, 205
Аполласт 115, 116
Апотеций 283
Алофиза 317
Аппарат Гольджи 47
Ареал 528
— космополитный 531
— , периферические форпосты 531
— разорванный (дизъюнктивный) 531
— сплошной (замкнутый) 531
— , центр 533
Ареола 153, 385
Ариллус 228, 228
Арогенез 245
Ароморфоз 225
Артростора 288
Архебактерии 29, 250
Археогоний 180, 183
— , брюшко 183, 184
— , шейка 183, 184
Архей 20
Археспорий 193
Аск (сумка) 293
Аскогон 293
Аскокарп 293
Аскопора 293
Ассектатор 560
Ассимиляция 253, 272, 273
Ассоциация 564
Атактостела 137, 139
Ауксины 140, 175
— , тормозящая роль 175
Ацидофилы 554
Ацидофобы 554
Аэренхима 94
Аэробное дыхание 22
Аэробный хемосинтез 22

¹ Полужирным шрифтом выделены номера страниц с иллюстрациями.

- Базальное тельце 63
- Базидия 289, 295
- Базидиокарп 295
- Базидиоспора 289, 295
- Бактерии 251
- Бактериология 29, 258
- Бактериохлорофилл 101
- Барохоры 222
- Белки 15, 42
 - запасные 62
 - транспортные (белки-переносчики) 114
- Биогеография 526
- Биогеоценоз 20
- Биогеоценология 20
- Биологическая мембрана 45
- Биоморфа 169
- Биосфера 543
- Биота 526
- Биотоп 544
- Биохимия растений 31
- Биоценоз 22
- Боб 218, 443
- Болото 579
 - верховое 579
 - гипново-травяное 579
 - низинное 579
 - сфагновое 579
 - травяное 579
- Ботаника 30
- Ботаническое ресурсоведение 31
- Брактея 206
- Бриология 31, 312
- Брожение 109
- Бутон 186

- Вайя 146, 328, 328**
- Вакуоль 59
 - лизосомная 60
- Веламен 168
- Венчик 189
 - , зев 190
 - , отгиб 190
 - раздельнолепестный 190
 - сростнолепестный 190
 - , трубка 190
- Ветвление 118
 - боковое 118
 - верхушечное 118
 - дихотомическое 118, 118
 - моноподиальное 118, 118
 - симподиальное 118, 119
- Видообразование 244
- Вид(ы) 244
 - аллопатрические 244
 - биологический 244
 - викарирующие 531
 - мезопотентные 546
 - симпатрические 244
 - стенопотентные 546
 - эврипотентные 546
- Викаризм 531
- Вироиды 247
- Вирусы 246
- Вислоплодник 220, 464
- Витамины 43
- Включения 60
 - белковые 62
 - внутриклеточные 60
- Влагалище листовое 148, 149
- Вместилища выделений 97
 - лизигенные 97
 - схизогенные 97
- Водоросли 265
 - бентосные 23, 269
 - льда и снега 269
 - наземные 269
 - планктонные 23, 267
 - почвенные 269
- Воздушные мешки 352
- Волокна 91
 - древесинные 91, 91
 - либриформа 91
 - лубяные 91
- Волоски 77
 - головчатые железистые 77, 78, 98
 - корневые 79, 79, 161
- Воск 65
- Вторичная структура корня 165
- Вторичное тело растения 140
- Вторичное утолщение клеточной стенки 67
- Выводковые корзиночки 316
 - почки 316
 - тельца 316

- Габитус 124, 169
- Гадей 20
- Галофиты 554
- Гаметангий 171, 183
- Гаметангиогамия 289
- Гаметогенез 183
- Гаметофитот 271
- Гаметофит 178, 183
- Гаметофор 313
- Гаметы 121, 179

- Гаррига 576
 Гаусторий 121, 313
 Гейтоногамия 202
 Гексозы 43
 Гелиофиты 548
 Гелофиты 548, 552
 Гемикриптофиты 551
 Гемицеллюлозы 44, 64
 Генетика 20
 — популяционная 20
 Генетическая спираль 126
 Генотип 241
 Генофор 38, 248
 Генсистематика 237
 Геоботаника 20, 31, 527, 556
 — историческая 556
 География ботаническая 526
 — — историческая 541–542
 — флористическая 527
 — растений 31, 528
 — растительности 556
 Геотропизм положительный 160
 Геофиты 502, 551
 Гербаризация 239
 Гербарий 239
 Гесперидий 219, 447, 448
 Гетерогамия 180
 Гетерокариоз 289
 Гетерокарпия 415
 Гетероморфизм 391
 Гетероспермия 227
 Гетеростилия 202, **203**
 Гетерофиллия 152
 Гиалоплазма 44
 Гиббереллины 140, 175
 Гибридизация 238
 Гигрофиты 552
 Гидатоды 96, 552
 Гидрофилия 204, 500
 Гидрофиты 552
 Гидрохория 223
 Гидрохоры 224
 Гимениальный слой 293
 Гимений 293
 Гименофор 297
 Гинецей 195–198, **198**
 — апокарпный 197
 — лизикарпный 198
 — монокарпный 197
 — паракарпный 197
 — псевдомонокарпный 198
 — синкарпный 197
 — ценокарпный 197
 Гиностемий (колонка) 374, 512
 Гипантий 187, 434
 Гиподерма 74
 Гипокотиль 121, 229
 Гипотеза происхождения цветка 185
 — псевданктиевая 185, **185**
 — стробиллярная 185, **185**
 — теломная 186
 — фолиарная 186
 — эванктиевая 185, **185**
 Гистология 20
 Гистоны 38
 Гифы 286
 — аскогенные 293
 Глеба 299
 Гликозиды 43, 44
 Гликолиз 109
 Гликопротеиды 42
 Глиоксисомы 48
 Глобониды 63
 Глохидии 385
 Глюкоза 43
 Годичное кольцо 144
 Головка 208
 Головня пыльная 301, **301**
 Гологенез 18
 Гранатина 439
 Граны 51
 Грибница 286
 Грибы 28, 285
 — микоризные 296
 Группа альдегидная 43
 — кетонная 43
 Гуминовые кислоты 554
 Гумус (перегной) 554
 Гуттация 96

Давление осмотическое 113
 — тургорное 60, 113
Дарвинизм 240, 242
Деление клеток 72
 — антиклинальное **71, 72, 140**
 — периклинальное **71, 72, 140**
 — тангенциальное 72
Дендрология 31
Деревья 169
Детрит 557
Диаспора 222
Дивергенция 245
Дизъюнкция 531
Дикарион 55, 293
Диктиосома 47
Диморфизм 151

Дискретность физическая (функциональная) 15
 Дитирс 211
 Диффузия 113
 — облегченная 114
 Дихазий 210
 Дихогамия 202
 ДНК-систематика 237
 Доминанты 560
 Древесина 84, **85**, 143, 144
 — , заболонь 145
 — кольцесосудистая 84
 — рассеяннососудистая 84
 — , тили 85, 145
 — , ядро 85, 145
 Древесные лианы (лиановидные деревья) 170
 Друзы **62**, 63
 Дыхание 109
 — клеточное **100**, 101

 Естественный отбор 240, 242
 — групповой 242
 — движущий 243
 — дизруптивный 243
 — индивидуальный 242
 — стабилизирующий 243

 Жгутик 63, 252
 — периплазматический 258
 Железки 78, 98
 — пищеварительные 100
 Желудь 221
 Жизненная форма 169, **170**, 547
 Жилкование 152
 — вильчатое 153
 — дихотомическое 153
 — дуговидное 153, **153**
 — пальчатокраебежное 153
 — пальчатопетлевидное 153, **153**
 — пальчатосетчатое 153, **153**
 — параллельное 153, **153**
 — перистокраебежное 153
 — перистопетлевидное 153, **153**
 — перистосетчатое 153, **153**

 Завиток 210
 Завязь 195, **196**
 — верхняя 197
 — нижняя 197
 — полунижняя 197
 Законы симметрии 174
 Запасающие вещества 228, 229

Зародыш 121, 225, 229
 — недоразвитый 229
 Зародышевый корешок 121, 158, 229
 — мешок 180, 199
 — стебелек 229
 Заросток 310, 321, 322, 326, 329
 Защитные вещества 44
 Земляничина 216, 435
 Зерновка 222, 519
 Зигота 121, 179
 Зона кущения 517
 Зонтик (простой) 208
 — сложный 209
 Зонтичек 210
 Зооспора 179, 270
 Зоохория 224, **225**

 Идиобласты 91, 97
 Извилина 210
 Изидия 307
 Изогамия 179
 Изопренпроизводные 44
 Изотоническая среда 113
 Икебана 211
 Индузий 329
 Инициали 68
 — веретенovidные 140
 — лучевые 140
 — паренхимные 72
 — прозенхимные 72
 Инициальное кольцо 125
 Интегумент 198
 Интина 194, 352
 Инулин 43, 496

 Калачики 220
 Калиптра 315
 Калиптроген 160
 Каллус 71
 Кальцефилы 554
 Камбий 71, 71
 Камедь 43
 Кантарофилия 204
 Капли липидные 61
 Каприфига 424
 Кардинальные точки 546
 — максимума 546
 — минимума 546
 — оптимума 546
 Кариоплазма 55
 Кариотип 56, 237
 Каротиноиды 53
 Карпогон 274

- Карпология 31
- Карпоспора 274
- Карпофор 220, 464
- Карункула 228, **228**
- Катаболизм 17
- Каудекс 131
- Каулифлория 124, 206
- Кетозы 43
- Кинетосома 39, 63
- Кисть (простая) 207
 - сложная 209
 - корзиноч 210
- Кладодии 132
- Классификация 30, 232
- Клейстогамия 202
- Клейстотетидей 293
- Клетка(и) 37
 - грибная 40
 - , дифференцировка 18, 68, **69**, 173
 - животная 40
 - инициальные 68
 - обкладочные 156
 - паренхимные 41
 - прозенхимные 41
 - производные 68
 - прокариотическая 38
 - пропускные **163**, 164
 - растительная 40
 - -синергиды 200
 - соматическая 41
 - -спутницы **86**, 87
 - эукариотическая 38
 - , ядро 54
- Клеточная стенка 64, **65**
- Клеточный сок 59
- Климакс 564
- Климатическая зона 566
 - аридная умеренных широт 566
 - пассатов 566
 - полярная 567
 - субтропическая засушливая 566
 - теплоумеренная 566
 - тропическая 566
 - холодноумеренная 567
 - экваториальная 566
 - этезиев 566
- Климатодиаграмма 567
- Климатрон 543
- Клон 177
- Клубеньки 168, **169**, 177
- Клубнекорень (стеблекорневой тубероид) 511
- Клубнелуковица 131, 177
- Клубень 130, **130**
- Колленхима 89–90, **90**
 - пластинчатая 90
 - рыхлая 90
 - уголковая 89
- Колонка 374
- Колос (простой) 207
 - сложный 209
- Колосок 518, **518**
- Колючки **130**, 132
- Комплекс Гольджи 47
- Конвариантная редупликация 19
- Конвергенция 120, 245
- Конидиеносец 288
- Конидии 288
- Конкуренция 547
 - внутривидовая 559
 - межвидовая 547
- Консументы 18, 23
- Конус нарастания 70, **70**
- Конъюгация 179, 270
- Кора 143
 - внутренняя 143
 - вторичная 167
 - наружная 143
 - первичная 135, 162
- Корень(ни) 157
 - боковые 158, **159**
 - воздушные 167
 - втягивающие 168
 - главный 158, **159**
 - досковидные 168
 - дыхательные 168
 - запасающие 168
 - , зоны 160–162, **161**
 - контрактильные 168, 502
 - , метаморфозы 167–169
 - питающие 160
 - , пневматофоры 168
 - поверхностные 160
 - полускелетные 162
 - придаточные 158, **159**
 - скелетные 162
- Корзинка 208
- Корка 81, **81**
- Корневая система 158
 - аллоризная 159
 - ветвистая 158
 - вторично-гоморизная 159
 - мочковатая 158, **159**
 - первично-гоморизная 159
 - поверхностная 160
 - стержневая 158, **159**

- универсальная 160
- Корневище 129, **130**
- Корнеклубень 169
- Корнеплод 169
- Коробочка 219, **219**
- локулицидная 219
- септицидная 219
- Корреляция 174
- Космополиты 531
- Костянка 218
- Кочан 132
- Кранц-анатомия **156, 157**
- Кранц-структура **156, 157**
- Крахмал 43, 61
- вторичный 61
- первичный 61
- Крахмальное зерно 61, **61**
- полусложное 61, **61**
- простое 61, **61**
- сложное 61, **61**
- Кремнезем (карбонат кальция) 63
- Криптофиты 551
- Кристаллоиды 63
- Кроссинговер 181
- Крылатка 213, 223, **224**
- Ксеногамия 202
- Ксерофиты 553
- Ксилема 82–85
- вторичная 140
- первичная 136
- Ксилофилы 296
- Кумарин 212
- Купула 372
- Кустарники 170
- Кустарнички 171
- Кутикула 73
- Кутин 43, 65
- Ламелла 51**
- Латекс (млечный сок) 98, 496
- Лейкопласты 50
- Лепесток 189, **190**
- , ноготок 189
- , отгиб 190
- , пластинка 189
- Лес(а) 572
- жестколистственные 576
- летнезеленые 375
- мелколистственные 575
- склерофильные 576
- смешанные 575
- хвойно-широколиственные 575
- хвойные 572
- широколистственные 575
- Лесостепь 576
- Летучка 213, 223, **223**
- Лиана 170
- Либриформ 91
- Лигнин 65
- Лигнификация 65
- Лизосомы 48
- Липиды 43
- Липопротеиды 42, 45
- Лист 146, **148**
- амфистоматический 156
- гипостоматический 156
- дорсивентральный 155
- дугонервный 153
- изолатеральный 155
- лопастный 152, **152**
- непарно-перистосложный **149, 150**
- пальчатонервный 153
- пальчатосложный **149, 150**
- параллельнонервный 151
- парно-перистосложный **149, 150**
- пельтатный 377
- перистонервный 153
- перистосложный **149, 150**
- питающий 310
- простой 149
- раздельный 152, **152**
- рассеченный 152, **152**
- сидячий **148, 149**
- сложный **149, 149**
- спороносный 310
- теломный 310, **310**
- тройчатосложный **149, 150**
- центрический 155
- черешковый **148, 149**
- энационный 146, 310, **310**
- эпистоматический 156
- эрикоидный 403
- Листец 523
- Листовая мозаика 126, **127**
- пластинка **148, 149**
- подушечка 149
- Листовка 218
- Листовой бугорок 146
- рубец 123, **124, 147**
- след 138
- прорыв 138
- Листовые зачатки 121
- примордии 125, 146, **147**
- Листопад 147
- Листорасположение 125, **126**
- мугновчатое 126, **126**

- очередное 125, **126**
- спиральное 125, **126**
- супротивное 125, **126**
- Листосмыкание 186, **186**
- Лихенология 303
- Лишайник(и) 303
- гетеромерные 305
- гомеомерные 305
- , кислоты 307
- корковый **304**, 305
- кустистый **304**, 305
- листоватый **304**, 305
- накипной **304**, 305
- Лобулы 307
- Лодукула 518
- Ломасомы 287, **287**
- Луб мягкий 144
- твердый 144
- Луг 578
- альпийский 579
- материковый 579
- пойменный 579
- равнинный 579
- среднегорный 579
- суходольный 579
- Луковица **130**, 131, 177, 502
- Луковички 177, 502, 505
- Лучи сердцевинные 84

Маквис 576

Макроэволюция 19, 240, 245

Макроэлементы 16

Маргинальный (краевой) рост 146

Матрикс 44, 64

- митохондрий 49
- цитоплазмы 44

Мацерация 64

Мегагаметогенез 199

Мегаспорангий 179

Мегаспорогенез 199

Мегаспорофилл 183

Мегаспора 179, 199

Мегастробил 343

Междоузлие 121, 122

Мезодерма 163

Мезокарпий 213

Мезомы 309

Мезофилл 154

Мезофиты 553

Мезохоры 532

Мейоз 58

Мейоспорангий 182

Мейоспора 178

Мерикарпий 220

Меристематическая активность 68

Меристема(ы) 69–72, **72**

- апикальные (верхушечные) 70, **70**
- вторичные 79
- интеркалярные (вставочные) 71
- латеральные (боковые) 70
- основная 70
- первичные 70
- периферическая 125
- раневые 71

Местонахождение 528

Местообитание 545

Метаболизм 15

- вторичный 17
- первичный 17

Метамер 122

Метамерия 120

Метаморфоз 120

Метафаза 58

Метелка 208

- зонтиков 210
- корзинок 210

Метод систематики 236

- географический 238
- гибридологический 238
- кариологический 237
- морфолого-географический 239
- онтогенетический 237
- палинологический 238
- сравнительно-анатомический 237
- сравнительно-морфологический 237
- сравнительно-цитологический 237
- физиологический 238
- эколого-генетический 238
- экспериментальный иммунохимический 238
- эмбриологический 237

Механохоры 222

Мешочек 222

Микология 30, 262

Микориза 167, **168**

Микоспорины 289

Микотоксины 289

Микотрофы 167

Микроорганизмы грамотрицательные 255

- грамположительные 259

Микропила 198, 353

Микропилярный след **227**, 228

Микроспорангий 179

Микроспорогенез 193

Микроспорофилл 183

- Микроспора 179
- Микростробил 343
- Микротрабекулярная решетка 44
- Микрофибриллы 64
- Микрофоссилии 20
- Микроэволюция 19, 240
- Микроэлементы 16
- Миксотеста 227
- Минеральное питание 115
- Мирмекохоры 225
- Митоз 57, 178
- Митоспора 178
- Митотическое веретено 58
- Митохондрии 49
- Мицелий 118, 286
 - воздушный 286
 - дикариотический 287
 - септированный (перегородчатый) 287
 - субстратный 286
 - ценоцитный 287
- Млечники 98
 - нечленистые 97, 98
 - членистые 97, 98
- Млечный сок 98
- Многокостянка 216
- Многолистовка 216
- Многоорешек 216
- Модификация 241
- Мозолистое тело 87
- Молекулярная биология 20
- Монокарпий 216
- Монокарпик 174
- Мономер 43
- Моносахариды 43
- Монотирс 211
- Монохазий 210
- Морфогенез 173
- Морфология 20, 31
- Мутации 241
 - генные 241
 - геномные 241
 - хромосомные 241
- Мхи 312
 - ортотропные 317
 - плагиотропные 317
- Надсвязник 192
- Название биномиальное 236
 - униномиальное 235
- Насос натриево-калиевый 114
 - протонный 114
- Нектарник (нектарий) 98, 99, 193
- Нитрофилы 554
- Номенклатура 30, 233
 - бинарная 236
- Норма реакции 546
 - фенотипическая 241
- Нуклеоид 38
- Нуклеиновые кислоты 15, 42
- Нуклеопротеиды 42, 56
- Нуцеллус 198
- Области аридные 552
 - гумидные 552
- Обмен веществ 15
 - первичный 17
- Оболочка клетки 67
 - вторичная 67
 - первичная 67
- Объемный поток 113
- Однокостянка 218
- Однолистовка 218
- Одноорешек 218
- Одревеснение 65
- Окислительное фосфорилирование 50, 112
- Околоплодник 213, 214
 - внутренний 213
 - наружный 213
 - средний 213
- Околоцветник 188–190
 - венчиковидный 188
 - двойной 188
 - простой 188
 - чашечковидный 188
- Окончания корней 162
 - ростовые 162
 - сосущие 162
- Оксалат кальция 63, 117
- Олигомеризация 120
- Олигомер 43
- Онтогенез 18, 173
- Оогамия 180
- Оогоний 180
- Ооспора 283
- Оплодотворение 204
 - двойное 204, 205, 360
 - внутреннее 340
- Оптимальный фенотип 548
- Опыление 180, 202
 - абиотическое 203
 - биотическое 203
 - перекрестное 202
 - соседственное 202
- Организмы автотрофные 17

- гетеротрофные 17
- гетероталломные 263
- гомоталломные 263
- доядерные 247
- клеточные 247
- неклеточные 246
- Органогенез 121
- Органоиды (органеллы) 38
- Органы 119
 - аналогичные 120
 - вегетативные 119
 - генеративные 182
 - гомологичные 120
 - ортотропные 120
 - плагиотропные 120
 - репродуктивные 119, 182
- Орех 221
 - крылатый 221
- Орнитофилия 203
- Ортостиха 126
- Осевой (центральный) цилиндр 136, 164, 164
- Осмоз 60, 113
- Осмофоры 99
- Основание листа 148
- Особи зрелые 174
 - имматурные 174
 - молодые 174
 - средневзрослые 174
 - старые 174
- Ось(и) 342
 - дихазия 210
 - скелетные 129
 - соцветия 206
- Отводки 177
- Отделительный слой 147
- «Открытая» система роста 133
- Очаги древнего земледелия 34

- Палеоботаника 31**
- Палинология 31
- Панмиксия 20
- Панцирь 276, **276**
- Папоротники 327
 - лептоспорангиатные 332
 - семенные 343
 - эуспорангиатные 331
- Паразиты 286
- Параллелизм 245
- Парамилон 272
- Парамуральные тельца 49, 287, **287**
- Пара пор 67
 - окаймленная 67

- простая 67
- Парасексуальный процесс 289
- Парастиха 126
- Парафизы 317
- Паренхима 136
 - губчатая 154, **154**
 - лубяная 87
 - палисадная 154, **154**
 - складчатая 155
 - столбчатая 154, **154**
- Паренхимные элементы флоэмы 87, 135
- Партенокарпия 447
- Партикулы 131
- Партикуляция 131
- Пектиновые вещества 44, 65
- Пектины 65
- Пелликула 196, 270
- Первичные поровые поля 67
- Передаточные клетки 93, 94
- Перекасти-поле 224, 387, 391
- Перидерма 79, **80**
- Перикарпий 213
- Перимедуллярная зона 137
- Перисперм 226, 228
- Перистом 317
- Перитеций 293
- Перихеций 315
- Перицикл 79, 136, 164, **164**
- Пероксисомы 48
- Перула 186
- Пестик 195, **195**
 - простой 195
 - сложный 195
- Линоцитоз 38, 114
- Пиренарий 220
- Пиреноид 270
- Пирофиты 555
- Плазмалемма 41
- Плазмиды 49
- Плазмодесменные каналы 67
- Плазмодесмы 46, 67
- Плазмодий 264
- Плазмолиз 60, 114
- Плакор 569
- Планктон 267
- Пластиды 50
- Пластохрон 125
- Пластоцианин 104
- Плацента 197
- Плацентация 197, **197**
 - аксиальная 197
 - базальная 197

- осевая 197
- париентальная 197
- постенная 197
- свободная центральная 197
- Плейотирс 211
- Плейохазий 211
- Плод(ы-) 212, 360
- апокарпии **215, 216**
- дробный 218
- монокарпии **215, 216**
- псевдомонокарпии **217, 221**
- ценокарпии **217, 218**
- членистый 214
- , шов 214
- Плодик 213
- Плодолистик (карпелла) 195
- Плюмула 121, 229
- Плюска 221
- Побег(и) 122
- ассимилирующий 129
- восходящий 128, **128**
- выющийся 129
- главный 122
- годичный 127
- зародышевый 122
- лазающий 129
- , метаморфоз 129–132
- обогащения 124
- ползучий 128, **128**
- приподнимающийся 128, **128**
- прямостоячий 128, **128**
- стелющийся 128, **128**
- удлинённый **124, 129**
- укороченный **124, 129**
- цепляющийся 129
- элементарный 128
- Подвесок 226
- Подвой 178
- Покой растений 173, 551
- семян 230
- физиологический 230
- Покрывальце 329
- Поликарпики 174
- Полимеризация 120
- Полиплоидия 56
- Полирибосомы (полисомы) 46
- Полисахариды 43
- Полифенольные соединения 43
- Поллиний 512
- Поллиний 477, 512
- Половой процесс 179–181
- гетерогамный 180
- изогамный 189
- оогамный 180
- Полукустарники 171
- Полукустарник-лиана 171
- Полукустарнички 171
- Полупустыня 577
- лёссовая 577
- песчаная 577
- Полярность 184
- Популяция 241, 545
- Поровая камера 67
- мембрана 67
- Поровые каналы 57
- Поры 67
- окаймленные 67
- простые 67
- Потенциал водный 113
- осмотический 113
- Початок 207
- Почечка 121, 229
- Почечный покров 186
- Почка(и) 122
- адвентивная 124
- боковая 123
- вегетативная 122, **123**
- вегетативно-генеративная 122, **123**
- верхушечная 123
- выводковые 187
- генеративная 122, **123**
- закрытые 123, **123**
- зимующая 124
- обогащения 124
- открытые 123, **123**
- пазушная 123, 150
- покоящаяся 124
- придаточная 124
- смешанные 186, 206
- спящая 123
- цветочные 186, 206
- Пояски Каспари 136, 163, **163**
- Привенчик (коронка) 190, **190**
- Прививка 178
- Привой 178
- Прилистники **148, 149**
- Присемянник 228
- Прицветник 187, 206
- Пробка 80
- Пробные площадки 558
- Провакуоль 59
- Проводящие пучки 82, **88, 88–89**
- биколлатеральные 88
- закрытые 88
- коллатеральные 88, 165
- концентрические 88

- открытые 88
- радиальные 89, 164
- Продукты вторичного метаболизма 94, 95, 108, 117
- первичного метаболизма 108, 117
- Продуценты 18
- Прокамбий 70, 135
- Прокариоты 247
- Проламеллярные тельца 50
- Пропластиды 50
- Проросток 174
- Протандрия 202
- Протеиды 42
- Протеины 42
- Протеолитические ферменты 375
- Протерозой 22
- Протогиния 202
- Протодерма 70
- Протоктисты 262
- Протонема 313
- Протопласт 41
- Профаза 58
- Процесс свободного скрещивания 20
- Процессы фотосинтеза 102, **106**
- световой 102
- темновой 102
- Пряжковидный мостик 295, **296**
- Псаммофиты 555
- Псевдобульба (туберидий) 511
- Псевдомицелий 287
- Псевдопериант 315
- Псевдоподий (ложная ножка) 317
- Птеридология 31
- Пузырьки Гольджи 47
- Пустыня 577
- арктическая 572
- глинистая 577
- песчаная 578
- солончаковая 578
- Пыльник 192, **193**
- Пыльцевая трубка 194
- Пыльцевое зерно 180, 193, **194**
- Пыльцевход 353
- Радиальная симметрия 133**
- Развитие 18, 172
- индивидуальное 18
- Размножение 19, 176
- бесполое 19, 176
- вегетативное 176
- половое 19, 176
- Растения 28, 308
- геокарпные 223
- голосемянные 341
- гомеогидротермные 552
- двудольные 236, 265, 369
- двудомные 200
- двулетние 171
- длиннокорневищные 130, 171
- древесные 169
- кистекорневые 171
- клубнеобразующие 171
- короткорневищные 130, 171
- криофильные 550
- микотрофные 167
- многолетние 171
- однодольные 236, 365, 497
- однодомные 200
- однолетние 171
- пойкилогидротермные 552
- покрытосемянные 359
- полудревесные 169
- светолюбивые 548
- семенные 309, 340
- споровые 309
- стержнекорневые 159
- теневыносливые 549
- тенелюбивые 548
- термофильные 550
- травянистые 169
- хвойные 350
- цветковые 184, 359
- ювенильные 174
- Растительное сообщество 558
- Растительность 545, 558
- зональная 572–578
- , зональность 569, 570
- интразональная 570, 578
- , классификация 570–580
- луговая 578
- , поясность 569
- тугайная 578
- Растительные ресурсы 33
- Растительный покров 544, 557
- , непрерывность (континуум) 557
- Раструб 149, 392
- Рафиды 62, 63
- Рахис 149, 150, 328, **328**
- Реакционный центр 103, **103**
- Реакция окислительного фосфорилирования 50
- Регма 220
- Редукция 120
- Редуценты 18
- Реликт 536
- Реснички 63

- Ретикулум 45
- Рецептакул 329
- Рибосомы 47
- Ризины 306
- Ризодерма 78
- Ризоиды 310
 - , клубеньки 317
- Ризомоид 120, 309
- Ризофор 323, **323**
- Ритидом 81
- Рост 18, 172
 - апикальный 172
 - базальный 172
 - интеркалярный 172
 - маргинальный (краевой) 146
 - поверхностный 146
 - , ритмичность 172
 - усиления 138
- Рыльце 196, 359
- Самовоспроизведение 19**
- Самоопыление 202
- Саморегуляция 15
- Сапротрофы 253, 286
 - почвенные 296
- Саркотеста 227
- Сахара правовращающие 16
- Сахароза 43
- Связник 192
- Секреты 94
- Семена белковые 229
 - крахмалистые 229
 - масляные 229
- Семенная кожура 227
- Семофилез 245
- Семя 180, 225
 - , всхожесть 230
 - , придатки 228
 - , прорастание 230
 - , ребро 228
 - , рубчик 227, **227**
 - , шов **227**, 228
 - , щиток 229
- Семядоли 121, 229
- Семязачаток (семяпочка) 198, **199**
 - амфитропный 199
 - анатропный 199
 - атропный 199
 - гемитропный 199
 - кампилотропный 199
 - ортотропный 199
- Семянка 221
- Семяножка 198
- Сердцевина 135, 143
- Сердцевинные лучи 87
 - вторичные 166
 - первичные 166
- Сережка 207
- Серодиагностика 238
- Сиконий 425
- Симбиоз 23, 27, 167, 257, 276, 303, 309, 556
- Синангий 324
- Синтаксон 556, 564
- Система корней 118
 - побегов 118
 - талломов (слоевищ) 118
- Систематика 20, 30, 232
- Системы 233
 - генеалогические 234
 - естественные 234
 - искусственные 233
 - фенетические 234
 - эволюционные 234
- Ситовидные поля 86
 - трубки 86
 - клетки 86
- Скарификация 230
- Склерейды 91, **92**
- Склеренхима 90–91, 136
- Склеротеста 227
- Склероции 294
- Слизь 43
- Слоевище 267
- Смена аспектов 563
- Смлоотделительная система 145
- Смолы 98
- Смоляные ходы 97
- Соматическое деление 58
- Соматогамия 289
- Сообщества климаксные 564
- Соплодие 222
- Соредий 307
- Сорус 183, 329
- Сосуды 82
 - кольчатые 83, **84**
 - лестничные 83, **84**
 - , перфорации 82, **83**
 - спиральные 83, **84**
- Соцветие 204, 205, **206**
 - агрегатное 210
 - ботриоидное 207
 - брактеозное 206
 - закрытое 207
 - открытое 207
 - парциальное 207

- простое 206
- сложное 206
- фрондозное 206
- цимоидное 207
- эбрактеозное 206
- Спайка (комиссура) 464
- Сперматозоид 180
- Спермаций 274
- Спермий 194
- Спермодерма 227
- Спора(ы) 178
 - экзогенные 178
 - эндогенные 178
- Спорангиеносец 178, 178, 288
- Спорангий 178, 182
 - , рубчик (кольцо) 332
- Спорангиофор 324
- Споровые растения 309
 - равноспоровые 310
 - разноспоровые 310
- Спорогенез 182
- Спорогон 313
- Спородерма 194
- Спорокарпий 339
- Спорофитот 271
- Спорофилл 183
- Спорофит 180, 182
 - зародышевый 180
- Способность к самовоспроизведению 15
- Среда обитания 545
- Срединная пластинка 58, 64
- Стаминодий 193
- Ствол 129
- Стволик 129, 133, 170
- Стебель 132
- Стела 136
- Стелярная теория 139
- Стенохоры 532
- Степь 576
 - кустарниковая 576
 - луговая 576
 - настоящая 576
- Стеригмы 300
- Стигма 272
- Стилоиды 63
- Стланцы 170
- Столбик 196
- Столон 130
- Стоматография 75
- Сторона листа 148
 - абаксиальная 148
 - адаксиальная 148
- брюшная 148
- спинная 148
- Стратификация 230
- Стробил 183
- Строение корня 162–167
 - вторичное 165
 - первичное 162
- Строматолиты 20
- Стручок 220
- Стручочек 220
- Суберин 65, 163
- Суккуленты 553
 - листовые 131, 553
 - стеблевые 132, 553
- Сукцессия 563
- Суспензор 226
- Сучья 129
- Сферосомы 48
- Схизокарпий 218, 220
 - двукрылый 220
- Сциофиты 548
- Тайга 572–575
- Таксон 235
 - монотипный 191
- Таксономические категории 235
- Таксономия 232
- Таллом 267
- Танниды 43, 60
- Талетум 193
- Тека 275
- Телом 120, 309
- Телофаза 58
- Температура 550
 - , абсолютный максимум 550
 - , абсолютный минимум 550
 - среднегодовая 550
 - средняя 550
- Теория клеточная 37
- Теория эволюции синтетическая 240
- Термический (тепловой) пояс 550
 - субтропический 550
 - тропический 550
 - умеренный 550
 - холодный 550
- Терофиты 552
- Территория 528
- Тетрозы 43
- Тилакоиды 51
- Типы роста клеток меристем 72
 - интрузивный (интерпозиционный) 72
 - симпластический 72

- Тирс 210
 — головковидный 211
 — закрытый 211
 — зонтиковидный 211
 — кистевидный 211
 — колосовидный 211
 — открытый 211
 — сережковидный 211
 Ткани 68
 — арматурные 89
 — ассимиляционные 93
 — водоносные 94
 — воздухоносные 94
 — всасывающие 161
 — выделительные 94–100
 — запасающие 93–94
 — механические 89–92
 — образовательные 69
 — основные 92–94
 — , передаточные клетки 93, 94
 — покровные 72–81
 — постоянные 69
 — проводящие 81–89
 — секреторные 94–100
 — — внутренней секреции 95, 97
 — — наружной секреции 95
 Ток ассимилятов (нисходящий) 81, 115
 — транспирационный (восходящий) 81, 115
 — цитоплазмы 42
 Толерантность 547
 Тонопласт 41, 59
 Тор 187
 Тотипотентность 173
 Травы 169
 — двулетние 171
 — многолетние 171
 — однолетние 171
 Транспирация 116
 — кутикулярная 117
 — устьичная 116
 Транспорт ассимилятов 82, 115
 — ближний 82, 115
 — дальний 82, 115
 Трахеиды 82
 — кольчатые 83
 — лестничные 84
 Триозы 43
 Трихобласты 79, 79
 Трихогина 274
 Трихомы 77, 77
 Тундра 572
 Тургорное давление (тургор) 60
 Тыквина 219
 Тычинка 190, 193
 Тычиночная нить 192
 Углеводы 43
 Узел 122
 Ундулиподий 39, 63
 Усик 132
 Условия существования 546
 Устьица 74, 75, 116
 — погруженные 75
 — , тип 75, 76
 Устьичные крипты 75
 Устьичный аппарат 75
 Усы 177
 Утолщение кортикальное 138
 — медуллярное 138
 Фагоцитоз 38, 114
 Фактор среды 545, 548
 — — абиотический 545
 — — антропогенный 545, 555
 — — биотический 545, 555
 — — , вода 552
 — — зоогенный 545, 555
 — — климатический 545
 — конкуренции 547
 — лимитирующий 547
 — — механический 554
 — — орографический 545
 — — , свет 548
 — — , тепло 550
 — — топографический 545
 — — фитогенный 545, 555
 — — химический 553
 — — эдафический 545
 Фанерозой 23
 Фанерофиты 551
 Феллоген 71, 79
 Феллодерма 79
 Фенотип 241
 Фенотипическая изменчивость 241
 Ферменты 42
 Фибриллы 64
 Физиологическая самонесовместимость 203
 Физиологические часы 176
 Физиология 20, 31
 Физоды 279
 Фикобилины 54
 Фикобилипротеиды 54
 Филлодии 132, 149
 Филлокладии 130, 132, 509

Филлотаксис 125
 Филогенез 173, 245
 Филогенетика 233
 Филогения 30, 233
 Фимбрии 63, 252
 Фитин 228
 Фитогормоны 17, 43, 174–175
 Фитохорион 537
 Фитоценоз 543, 556
 —, динамика 563
 —, мозаичность 562
 —, структура 561
 — — вертикальная 561
 — — горизонтальная 562
 — — непрерывная 561
 — — прерывистая (дискретная) 561
 — флористически неполночленный 560
 — флористически полночленный 560
 Фитоценология 556
 Фитоценотический горизонт 562
 Фитоценохорология 556
 Флавоноиды 59
 Флагеллин 39
 Флора 533
 — конкретная 534
 —, инвентаризация 534
 Флористический спектр 535
 Флоэма 85–87, **86**
 — вторичная 85, 140
 — первичная 85, 136
 Фосфолипиды 45
 Фотолиз 104, **104**
 Фотопериодизм 175, 549
 Фотопериодическая реакция (ФПР) 549
 Фотосинтез 101
 — анаэробный 101
 — аноксигенный 21
 — аэробный 101
 Фотосинтетически активная радиация (ФАР) 548
 Фотосистема 53
 Фототропизм 175
 Фототрофы 253
 Фотофосфорилирование 104
 — нециклическое 105
 — циклическое 105, **105**
 Фрага 216, 435
 Фрагментация 270
 Фрагмопласт 58
 Фрета 51
 Фригана 576

Фруктификация 350
 Фруктоза 43
 Фрустула 276, **276**
 Фульвокислоты 554
 Фуникулус 198, 227

Халаза 199
 Халазальный след **227**, 228
 Хамефиты 551
 Хвоя 351
 Хемосинтез 253
 Хемосистематика 238
 Хемотрофы 253
 Хиноны 104, 112
 Хитин 287
 Хламидоспора 288
 Хлоренхима 93
 Хлоропласты 50
 Хлорофилл 52
 Хологамия 179
 Хохолок (паппус) 189, 496
 Хроматиды 38, 56
 Хроматин 55
 Хроматофоры 270
 Хромопласты 50
 Хромосома 38, 56

Цветок 184, **184**
 — актиноморфный **187**, 188
 — асимметричный **187**, 188
 — ациклический 187
 — гаплостемонный 192
 — гемициклический 187
 —, диаграмма 201, **201**
 — диплостемонный 191
 — женский 200
 — зигоморфный **187**, 188
 — махровый 187
 — мужской 200
 — обоеполый 200
 — однополый 200
 — раздельнополый 200
 — спироциклический 187
 —, формула 200
 — циклический 187
 Цветоложе 187
 Цветоножка 187
 Целлюлоза (клетчатка) 43, 64
 Ценобий 220, 483, 488
 Ценопопуляция 560
 Центромера 56
 Центры происхождения культурных растений 34

Цепь электротранспортная 112

Циатий 211, 422

Цикл Кальвина 106, **107**

— Кребса 111, **111**

— парасексуальный 289

Циклоз 38, 42

Цимоид 210, 211

Цинародий 216, 435

Цистолиты **62**, 63

Цитокинез 57

Цитокинины 175

Цитология 20, 37

Цитоплазма 42, 44

Цитоскелет 45

Цитохромы **103**, 104, 112

Чага 298

Части цветка 187

— репродуктивные 187

— стерильные 187

— фертильные 187

Чашелистик 188

Чашечка 188

— раздельнолистная 188

— сростнолистная 188

Черенок 177

— корневой 177

— листовой 177

— побеговый 177

— стеблевой 177

Черешок 148, 157

Чехлик корневой 160

Чечевички 80

Чешуя колосковая 518

— кроющая 352

— почечная 123

— семенная 352

— цветковая 518

Шипы 78, 132

Шишка 352

— женская 352

— мужская 353

Шпорец 190, **190**, 406

Штамм гетерокарионтический 289

— гомокарионтический 289

Щиток **208**

— сложный 209

Эволюционное учение 240

Эволюционно-морфологические ряды

364

Эволюция 18

— биологическая 240

— сопряженная 203

— филетическая 245

Эврихоры 532

Эвстела 137, **137**

Эдификатор 560

Экваториальная (метафазная) пластинка 58

Экзина 194, 352

Экзодерма 162

Экзооохория 224

Экзокарпий 213

Экзоцитоз 114

Экологические ряды 564

Экология 20, 31, 527, 543

—, аутоэкология 543

—, демэкология 543

—, синэкология 543

Экоморфа 547

Экономическая ботаника 31

Экосистема 544

Экотип 546

Экотоп 544

Экслав 531

Элатеры 316

Элементы 16

— биогенные 16

— лучевые 84

— трахеальные 84

Элементы флоры 535, 536

— автохтонные 536

— аллохтонные 536

— генетические 535

— географические 535

— реликтовые 536

Эмбриогенез 121, 229

Эмбриология 31

Эмергенцы **77**, 78

Эндемизм 538

Эндемики 538

—, неозндемики 540

—, палеозндемики 540

Эндодерма 136, 163, **163**

Эндооохория 225

Эндокарпий 213

Эндоплазматическая сеть 45

— агранулярная (гладкая) 46

— гранулярная (шероховатая) 46

Эндосимбиоз 26

Эндосперм 204, 226, 228

— руминированный 228

Эндотеций 193

- Эндоцитоз 114
Энзимы 42
Энтомофилия 203
Эон 20
— архейский 20
— гадейский 20
— протерозойский 22
— фанерозойский 23
Эпиблема 78, 162
Эпидерма (эпидермис, кожа) 73, **74**
Эпикотиль 121, 229
Эпифиты 77, 324, 327, 386, 413, 424, 556
Эпифрагма 317
Этап онтогенеза 174
— виргинильный 174
— генеративный 174
— догенеративный 174
— латентный (скрытый) 174
— сенильный 174
— старческий 174
Эргастические вещества 43
Эрем 220, 483, 488
Этилен 175
Этиопласты 50
Этноботаника 31
Эукариоты 260
Эфемероиды 552, 553
Эфемеры 171, 553
Эфирно-масляные каналы (канальцы) 97
Эфирные масла 98
Яблоко 221
Ягода 219
Ядерный сок 55
Ядрышки 55
Язычок (лигула) 515, 517
Яйцеклетка 180, 200
Ярус 562

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ

- Аверроа 451
 Авиценния 489
 Авокадо 219, 372, **372**
 Агава 507
 — сизалевая 507
 Агавовые 507
 Агариковые 298
 Адамов корень, см. Тамус обыкновен-
 ный
 Адениум 474
 Адиантовые 333
 Адиантум венерин волос 333, **334**
 Адокса 191
 Адонис 216, 381
 — летний 554
 Азолла 340
 Азолловые 340
 Аир обыкновенный 522, **522**
 Аистник цикutowый 451, **452**
 Айва 436
 Акантопанакс сидячецветковый 462
 Акантосициос ошестиненный 411
 Акация 132, 441, 442, 541
 — вооруженная 443
 — подбеленная **157, 441, 444**
 Аконит 189
 Акростихум золотистый 333
 Актинидиевые 401
 Актинидия китайская 401
 — коломикта 401, **401**
 — многодомная 401
 — острая 401
 Алария **278**
 Алектория 307
 Алзофила 336
 Алисматиды 365, 497
 Алиссум 416
 Алканна красильная 484
 Алоизия 489
 Алоэ 132, 503
 Алтай лекарственный **418, 419**
 Альдрованда пузырчатая 432
 Альтернания 302
 Амарант 389
 — запрокинутый **389**
 — хвостатый 389
 Амарантовые 388
 Амариллисовые 503, 506
 Амброзия 493
 Анабазис безлистный 578
 Анабена **256, 257**
 — азоллы 340
 Анакардиевые 448
 Ананас 513
 Ангиоптерис 331
 — вознесенный **332**
 Андрахна круглолистная 421
 Аневрофитовые 330
 Анис 463
 Анхуза лекарственная 482
 Анчар 425
 Анютины глазки 407
 Апельсин 447, **447, 448**
 Апельсин горький, см. Померанец
 Аралиевые 462
 Аралия 462
 Араукария 351
 Арахис подземноплодный 223, 443,
 444
 Арбуз съедобный 411
 Арециды 365, 520
 Арника горная 497
 Ароидные, см. Аронниковые
 Аронниковые 522
 Артишок 496
 Артишоковые 495
 Археобактерии 29, 250
 Археоптерисовые 330
 Аскомицеты 291
 Аскомицеты 291
 Аспарагус 508
 Аспергилл **302, 303**
 — паразитический 302
 Асплениевые 337
 Асплениум 337
 — волосовидный 338
 — гнездовой 338
 — зеленый 338
 — луковиченосный 338
 — постенный 338

¹ Полужирным шрифтом выделены номера страниц с иллюстрациями.

— северный **328, 337, 338**
Астериды 365, 490
Астра 497
Астрагал 214, **441, 572, 578**
— шерстистоцветковый 576
Астровые 492, 495
Астрофитум 386
Асфоделовые 503
Афанизоменон **256**
Африканское просо 520
Ахлия 263

Багрянки 265, 272
Багульник 403
— болотный 402, **402, 403**
Бадан толстолистный 430
Базидиомикоты 295
Базидиомицеты 296
Баклажан 480
Бактерии настоящие 29, 251
Бальзамин, см. Недотрога бальзамино-
вая

Бальзаминовые 453
Бамбук 518
Бамбуковые 517
Бамия 419
Банан 212, 213, 513
— текстильный 513
— японский **514**
Банановые 513
Баобаб 420, **420**
Баобабовые, см. Бомбаксовые
Баранец 321
— обыкновенный 321, **321**
Баранчики, см. Первоцвет весенний
Барбарис 219
— обыкновенный 379, **379**
Барбарисовые 379
Барвинок 474
— малый 475, **475**
Барклайевые 376
Бархат амурский 144, 447
— сахалинский 447
Бархатное дерево 447
Бархатцы 497
Батат 481
Башмачок 510
— венерин 485
Бегониевые 413
Бегония 413
— гибридная **413**
— королевская 413
— металлическая 413

Безвременник великолепный 501
— осенний 501
Белена черная 219, 479
Белладонна 480
Белокрыльник 522
Белоцветник 506
Белый гриб **297, 298**
Беннеттитовые 344
Бергамот 448
Береза 221, 396
— даурская 397
— карельская 397
— карликовая 396, 536, 572, 580
— Максимовича 397
— повислая 135, 396, 397
— пушистая 396
— Эрмана 397
Береза каменная, см. Береза Эрмана
Березовые 396
Бересклет 454
— бородавчатый 454
— европейский 455, **455**
— Маака 454
Бересклетовые 454
Берест, см. Вяз граболистный
Бессмертник песчаный 497
Бешеный огурец, см. Эквалиум пружин-
нистый
Билимби 451
Бирючина обыкновенная 477
Бледная поганка 299
Блехновые 335
Бобовые 218, 236, 440
Бобы конские **166, 441, 443, 444**
Богородская трава, см. Чабрец
Бодяк 493
Болетовые 298
Болиголов пятнистый 465
Болотник 490
— болотный 490, **490**
Болотниковые 487, 490
Бомбаксовые 420
Борец синий 381
Борщевик 463
Боярышник 132
Бриония белая 412
Бромелиевые 513
Брусника 219, 402
— крупноплодная 403
Брусничные 402
Брюква 416
Бубенчик 491
— дангшен 492

- Бугенвиллия 384
 Будра 487
 Бузина **123**, 366
 — канадская 467
 — травянистая 467
 — черная 236, 466, 467
 Бузиновые 465
 Бук 575
 — лесной 396, **396**
 Букашник горный 491
 Буквица 487
 Буковник обыкновенный **337**
 Буковые 395
 Бурачник 484
 — лекарственный 483, **483**
 Бурачниковые 482
 Буция головчатая 520

В
 Вакциниум 403
 Валериана 467
 — лекарственная 188, 467, 468, **468**
 Валериановые 467
 Валлиснерия 499
 Ванда 512
 Ваниль плосколистная 512
 Василек 493, 495
 — луговой **496**
 — синий **191**
 Василисник 380
 — вонючий 381
 Ваточник, см. Ластовень сирийский
 Вахта трехлистная 474, **474**
 Вахтовые 473
 Вейгела 467
 Вельвичиевые 347, 348
 Вельвичия удивительная 348, **348**
 Вербейник монетолистный 404, **405**
 Вербена лекарственная 490
 Вербеновые 487, 489
 Верблюжья колючка 209, 553
 Верес, см. Можжевельник обыкновен-
 ный
 Вереск 403
 — обыкновенный 403
 Вересковые 401, 402
 Вероника 484, 485
 — дубравная **191**, 485
 — простертая 209
 Веселка 299
 — обыкновенная 299, **300**
 Ветла, см. Ива белая
 Вех 464
 — ядовитый 224, 465

 Вешенка 298
 Виктория королевская 148, 375
 Вильямсония Стюарда **345**
 Виноград 170, **191**, 213
 — амурский 460
 — Изабеллы 461
 — культурный 135, 460, **460**, 461
 — лесной 461
 Виноградные 460
 Вирусы 246
 Витекс 489
 Вишня **123**, 433
 Водокрас обыкновенный **124**, 498, **498**
 Водокрасовые 498
 Водоросли 265
 — бурые 277
 — диатомовые 276
 — зеленые 280
 — красные 272
 — настоящие 265
 Водосбор 380
 Водяная звездочка, см. Болотник
 Водяная звездочка, см. Болотник бо-
 лотный
 Водяная чума, см. Элодея канадская
 Водяника 404
 — черная 404, **404**
 Водяниковые 404
 Воловик, см. Анхуза лекарственная
 Володушка 464
 Волчник алтайский 427
 — обыкновенный 427, **428**
 Волчниковые 427
 Волчье лыко, см. Волчник обыкновен-
 ный
 Вольвариелла съедобная 298
 Вольвокс 282
 — золотистый **282**
 Вольфия бескорневая 523
 Воробейник 484
 Воронец 218, 380
 Вороний глаз четырехлистный 510,
510
 Воронихиния **256**
 Ворсянковые 465, 468
 Выюнковые 480
 Выюнок 482
 — полевой 480, 481, **481**
 — скаммоний 482
 — трагакантовый 481
 Вяз **127**, 423
 — гладкий 423, **423**
 — граболистный 423

- шершавый 423
- японский 424

Галантус снежный 506, **507**

Галинсога 493

Гамамелидида 365, 393

Гамамелис вирджинский 394

Гаммелисовые 393, 394

Галлопаллус изящный 56

Гармала 578

Гастерия **126**, 503

Гастеромицеты 299

Гвайюла 497

Гвоздика 387

— китайская 388

— пышная 387

Гвоздичное дерево, см. Сизигиум ароматный

Гвоздичные 384, 387

Гевея бразильская 98, 422

Гелиотроп 484

Гельминтостахис 330

Гематомма ветровая **304**

Георгин 497

Гераниевые 450, 451

Герань **187**

— лесная 451

— луговая 451

— сибирская 451

Гербера 497

Гиацинт 504

Гиацинтовые 504

Гибискус 418

— китайская роза 418, 419

— сирийский 419

Гилокомиум 319, 565, 573

— блестящий **319**

Гименомицеты 296

Гименофилл 338

Гименофилловые 338

Гимнодиниум 269

Гимнокалициум 386

Гинкго двулопастный 346, **347**, 536

Гинкговые 346

Гилекойные 381

Гипекоум 381

Гиполеписовые 336

Гладиолус 501

Гледичия 132

Глейхениевые 335

Глейхения 335

Глеотрихия **256**

Глициния **444**

Глухая крапива, см. Яснотка белая

Гнетовые 347

Гнетум 347

— гнемон 348

— ула 348

Годеция **440**

Головач продолговатый **300**

Голокучник Линнея **328**, 337, **337**

Голосемянные 308, 341

Голубика 402

Гомфрена шаровидная 389

Горец 391, 393

— живородящий 177, 392

— земноводный 392, **392**

Горечавка 472

— желтая 473

— крестовидная 472

— легочная 472, **473**

Горечавковые 469, 472

Горицвет 380

— весенний 380, 381, 576

Горичник 464

Горлянка, см. Лагенария

Горноколосник 132

Горох **92**, 218, **226**, 442, **442**, 444

Горошек **187**

Горчица белая 416

— сарептская 416

— черная 416

Граб 575

— сердцелистный 575

Граммитисовые 335

Гранат обыкновенный 439, **439**

— сокотранский 439

Гранатовые 439

Гребенщик, см. Тамариск

Гребенщиковые, см. Тамарисковые

Гревия 417

Грейпфрут 448

Гренландия 499

Гречиха 212

— посевная 393

— сахалинская 393

Гречишные 391

Гриб картофельный 263

Грибы 29, 285

— головневые 301

— несовершенные 301

— ржавчинные 301

— сумчатые 291

Гроздовник 330

— многораздельный 330

Гроздовник полулунный 330, **331**

Груша **92**, 221, 433
— обыкновенная 134
Грушанка 573
Грыжник 387
— голый **128**
Губоцветные 236, 487
Гусиный лук желтый 502, **503**

Давадлиевые 338
Дальбергия **444**
Даная 509
Двудольные 236, 365, 369
Девичий виноград прикрепленный 460
— пятилисточковый 460
Дейтеромицеты 301
Делессерия **274**, 275
Делоникс королевский 444
Дельфиниум 218
Дендробиум 512
Дендросициос сокотранский 411
Дербенник иволистный 203, 438, **438**,
552
Дербенниковые 438
Дерево путешественника 514
Дерен шведский 461, **461**
Держи-дерево 457
Джекфрут 425
Джужгун 578
Джугт 417
— длинноплодный 418
— короткоплодный 418
Джугт белый, см. Джугт короткоплодный
Диаленсия лапландская 572
Диатомеи 276
Дивала 387
— однолетняя **388**
Дикраноптерис 335
Дикранум 319, 573
Диллениевые 398
Дилленииды 365, 398
Диллениа 398
— индийская 398
Динофиты 275
Динофлагелляты 275
Диоскорейные 509
Диоскорея 509
— кавказская 510
— японская 509
Диплазиум сибирский 337
Диптерисовые 335
Дицентра 381
Дождевики 299, **300**
Донник лекарственный 212

Дорема 578
Доядерные организмы 247
Древогубец 454
— круглолистный 455
Дремлик 510
Дриада восьмилепестная 572
Дрожжи 293
— пекарские 294
Дуб **123**, 221
— красильный 396
— монгольский 575
— обыкновенный 223, 395, **530**, 575
— пробковый 144, 396
— скальный 575
Дуб черешчатый, см. Дуб обыкновен-
ный
Дудник 171, 463
Дуриан цибетиновый 421
Дурман 479
Дурнишник 493
Душистый горошек 444
Дымянковые 381
Дынное дерево 408
Дыня 411

Ежевика 433
Ежеголовник 524
— всплывающий 524, **524**
— малый 524
— прямой 524
Ежеголовниковые 524
Ель 351, 356
— аянская 573
— европейская 134, **342**, 355, **355**,
356, 573
— сибирская 356, 573
Ель обыкновенная, см. Ель европейская

Жарки, см. Купальница
Жасмин 478
— кустарниковидный 477
— самбак 479
Жгутиконосцы 272
Железное дерево, см. Парроция пер-
сидская
Желтушник седоватый 416
Женьшень 208, 221, 462, **462**, 463
Живокость 189
— высокая **380**
Живучка 487
Жимолостные 465
Жимолость 466
— алтайская 466

- вьющаяся 467
- душистая 466
- Королькова 466
- обыкновенная **465, 466**
- Палласа 466
- татарская 466
- японская 466
- Жирардиния 426
- Житняк 576
- Жостер 457
- даурский 457
- слабительный 132, 457, **457, 458**

Зайцегуб опьяняющий 489

Заманиха 462
 Звездовик 300
 Звездчатка 211, 387
 — средняя 387, 532
 Зверобой 400
 — крапчатый 401
 — продырявленный 219, 400, **400**
 Зверобойные 400
 Зеленчук 487
 — желтый **155**
 Земляная груша, см. Топинамбур
 Земляника 216, 433, **433, 435**
 Земляной орех, см. Арахис подземно-
 — плодный
 Зигокактус 386
 Зигомикоты 290
 Зигомицеты 290
 Зигоптерисовые 330
 Зизифус юба 458
 Злаки 236, 517
 Змеевик 579
 Золотой корень, см. Родиола розовая
 Золототысячник красный 472, 473
 Зонтичные 236, 462, 463
 Зорька 388
 Зостерофилловые 308, 312
 Зостерофиллум 312, **312**
 Зубянка 177

Ива 187, 207, 408

- белая 408
- козья 409, **409**
- травянистая 572
- Иван-чай 207, 439, 440
- узолистный 439, **440**
- Ивовые 408
- Иглица 132, 509
- понтийская **509**
- Иглицевые 509

Икотник серый 416

Ильм, см. Вяз
 Ильмовые 423
 Имбирные 513
 Имбирь 513
 Индигофера красильная **444**
 Индийский нард 468
 Инжир 424
 Ипекакуана 472
 Ипомея 482
 — водная 482
 — пес-капре 481
 — слабительная 384, 482
 Ирезине 389
 Ирис 501
 — болотный 501, **502**
 — мечевидный 502
 Ирисовые 501
 Исландский мох 307
 Истод 453
 — сибирский 453
 — хохлатый 453, **454**
 Истодовые 453

Кабомба 376

Кабомбовые 376
 Какао 206, 220, 419, **420**
 Кактусовые 385
 Каламиты 324
 Каланхоэ 429
 — Дегремона 429
 Календула 212, 497
 — лекарственная **191**
 Калиматотека 344
 Калина обыкновенная 465, 466
 Калиновые 465
 Каллистемон лимонный 437
 Каллитамнион **274**
 — щитковидный 274
 Калопанакс семилопастный 462
 Калужница 216
 — болотная 379, 381, 552
 Кальцеолярия 485
 Камелия японская **92**
 Каменное дерево, см. Каркас
 Камнеломка болотная 430
 — столононосная 431
 Камнеломковые 428, 430
 Кампешевое дерево 444
 Камыш озерный 515, 516, **516**
 Канарский финик 520
 Канатник Теофраста 419
 Кандык 503

- Кандым, см. Джузгун
 Канна **187**
 Канновые 188, 514
 Капельконосные 399
 Каперсовые 413, 414
 Каперсы колючие 212, 414, **414**
 — травянистые 414
 Каприфоль, см. Жимолость душистая
 Клауста китайская 416
 — огородная 416
 — пекинская 416
 Капуциновые 452
 Карагана 576
 Карамболь 451
 Кардамон 513
 Кардиокринум 503
 Кариковые 408
 Карюфилиды 365, 383
 Каркас 424
 — гладковатый 424
 — кавказский 424
 Картофель 479, **479**
 Кассава, см. Маниок
 Кассита 371
 Кассия остролистная 444
 — узколистная 444
 Катарантус розовый 476
 Качим **529**
 — развесистый 224
 Каштан 221
 — настоящий 396, 446
 Кедр 357
 — атласский 357
 — гималайский 357
 — ливанский 355, 357
 Кенаф 419
 Кендырь 474
 Кизил головчатый 462
 — обыкновенный 461
 Кизиловые 461
 Кинза, см. Кориандр
 Кипарис 358
 — болотный 351, 358
 — вечнозеленый **358**
 — пирамидальный 358
 — португальский 358
 Кипарисовые 354, 358
 Кипрейные 439
 Кирказон маньчжурский 373
 — обыкновенный 373, 374
 Кирказоновые 373
 Кислица 451
 — обыкновенная 450, **451**, 565, 573
 Кисличные 450
 Китайская роза, см. Гибискус китайская роза
 Китайский финик, см. Зизифус
 Кладоксилловые 330
 Кладония 307, 572
 — альпийская **304**
 Кларкия 440
 Клевер 150, 441, 442
 — ползучий **123**
 Клейтония 385
 Клен 220, 445, 575
 — зеленокорый 445
 — мелколистный 445
 — платановидный 223, 445, **445**
 — приречный 445
 — сахарный 445
 — яснелистный 445
 Кленовые 445
 Клеродендрум мирмекофильный 489
 Клеточные организмы 247
 Клещевина 423
 Клоповка, см. Красника сахалинская
 Клоповник 416
 — посевной **157**
 Клопогон 380
 — даурский 381
 Клубника 216
 Ключевые 399
 Клюква 403
 — болотная 402, **402**
 Княженика 433, 572
 Княжик сибирский 170, 575
 Ковыль 576
 Кодиеум 423
 Кодонопсис 491
 Козелец 496
 Кокаиновый куст 450
 Кокколоба ягодоносная 393
 Кок-сагыз 497
 Кокушник 510, 513
 Кола блестящая 420
 Коллеция 458
 Коллибия 298
 Колокольник, см. Кодонопсис
 Колокольчик 220, 491
 — карпатский 492
 — круглолистный 491, **491**
 — персиколистный 492
 — равнолистный 492
 — репчатовидный **191**
 — сборный 491
 — средний 492

— широколистный 492
 Колокольчиковые 490
 Колючелистник 388
 — качимовидный 388
 Коноплевые 426
 Конопля индийская 427
 — посевная 426
 Конский каштан 150, 446
 — обыкновенный 211, 223, 446, **446**
 Конскокаштановые 446
 Консолида 218
 Конфетное дерево 458
 Копеечник 218, 572
 Копытень европейский 373
 — Зибольда 373
 Кораллина 275
 Кордаитиды 350
 Кордаитовые 350
 Кориандр 465
 Кориолус многоцветный **297**
 Коричник 372
 — камфорный 372
 — китайский 372
 — цейлонский 372
 Коровяк 211, 484, 485
 — обыкновенный 485, 553
 Коронария кукушкин цвет **190**
 Короставник полевой 469, **469**
 Костенец, см. Асплениум
 Костяника 433
 Кофейное дерево аравийское 472
 Кочедыжник женский **328**, 337
 Кочедыжниковые 335
 Кошачьи усы, см. Почечный чай
 Крапива 235
 — двудомная 225, 235, 425, **425**, 426, 532
 — жгучая 425, 532
 — коноплевая 425
 Крапивные 423, 425
 Красавка, см. Белладонна
 Красноплодный 489
 Красника сахалинская 402
 Кресс-салат, см. Клоповник посевной
 Крестоцветные 236, 414
 Криптограммовые 333
 Крипторина спиральная 523
 Кровохлебка 218, 434
 — лекарственная 436, 579
 Крокос 501
 Кротон 422
 Круциата 471
 Крушина 457

— ломкая 457, **457**, 458
 Крушина ольховидная, см. Крушина ломкая
 Крушиновые 457
 Крыжовник 431
 — обыкновенный 431
 Крыжовниковые 431
 Ксантория постенная 307
 Ксифиум 501
 Кубышка желтая 375, **376**
 Кувшинка белая **92**, 376
 — чисто-белая 376
 Кувшинковые, см. Нимфейные
 Куколь **226**
 Куксония 311, **311**
 Кукуруза **139**, 518, 519
 Кукушкин лен, см. Политрихум обыкновенный
 Купальница 171, 216, 379, 380
 Купена душистая 508
 Купырь 463
 — лесной 464
 Куркума 513
 Куропаточная трава, см. Дриада восьмилепестная
 Кутра 476
 — коноплевая 476
 Кутровые 474

Лабазник обыкновенный 209
 Лаванда узколистная 489
 Лавр благородный 372
 Лавровишня 575
 Лавровые 371
 Лавсония невооруженная 438
 Лагенария 411
 Лагерстремия индийская 438
 Лаконос американский 384, **384**
 Лаконосные 384
 Ламииды 365, 469
 Ламинария **266**, **279**, 280
 Ландыш 207
 — майский 236, **507**, 508
 Ландышевые 507
 Лапина, см. Птерокария ясенелистная
 Лапуртея 426
 Лапчатка 216
 — прямостоячая 436, **437**
 Ластовень сирийский 477
 Ластовневые 476
 Латук 493
 Латуковые 493, 495
 Леатезия неоднородная **278**

- Лебеда 390, 391
- Левкой 416
- Лен 449
 - крупноцветковый 450
 - обыкновенный 449, **449**
- Ленец 456
 - растопыренный **455**
- Леокарпус **265**
- Леписорус уссурийский 335
- Лещина 221
 - обыкновенная 396
- Лигодиум 334
- Ликвидамбар смолоносный 394
- Лилейные 500, 502
- Лилииды 365, 500
- Лилиопсиды 365
- Лилия 219, 503
 - белая 503
 - тигровая 503
- Лимнобиум 499
- Лимон 448
- Лимонник китайский 216
- Линнея северная 225, 465, 536, 573
- Липа 212, 223, 416, 417
 - амурская 417, 575
 - бегониелистная 417
 - сердцелистная 221, 417, **417**, 575
 - сибирская 417
 - широколистная 417
- Липовые 416
- Липучка оттопыренная 483
- Лиственница 351, 357
 - Гмелина 357, 574
 - европейская 357
 - западная 355
 - сибирская 135, **355**, 357, 574
- Лиственница даурская, см. Лиственница Гмелина
- Лиственница опадающая, см. Лиственница европейская
- Лишайники 303
- Лобелиевые 492
- Лобелия 492
 - вздутая 492
 - Дортманна 492, **492**
 - сидячелистная 492
- Лобивия 386
- Логаниевые 470
- Ложечница арктическая 572
- Лопух 225, 493
- Лотос 377
 - египетский 376
 - желтый 377
 - каспийский 377
 - Комарова 377
 - орехоносный 216, 377, **377**
- Лотосовые 377
- Лофофора 386
- Лох 458
 - узколистный 459
- Лоховые 458
- Луговой чай, см. Вербейник монетолистный
- Лук 505
 - батун 506
 - медвежий 506
 - победный 506
 - порей 506
 - репчатый 505, **505**
- Луковые 505
- Луносемянник даурский 378, **378**
- Луносемянниковые 378
- Львиный зев большой 484, 485
- Льновые 449
- Льнянка 485
 - обыкновенная 484
- Любка 510
- Люпин 444
- Лютик 216
 - едкий 171, **190**, 210, 379
 - ползучий **128**, 381
- Лютиковые 378, 379
- Люффа 412
 - гранистая 411
 - цилиндрическая 411
- Люцерна 444
- Магнолиевые** 236, 370
- Магнолииды** 365, 369
- Магнолиопсиды** 365
- Магнолия** 216
 - вирджинская 371
 - крупноцветковая 370, **370**, 371
 - обратнойцевидная 370
 - Суланжа 370
- Магония** 379
- Майник** двулистный 508
- Мак альпийский** 383
 - лесной 382
 - ложновосточный 382
 - самосейка 381, 382, 554
 - снотворный 220, **226**, 382
- Макля** мелкоплодная 382
 - сердцевидная 382
- Маклюра** оранжевая 425
- Маковые** 381

- Малина **432, 433**
 Мальва лесная **418**
 Мальвовые **416, 418**
 Мамиллярия **386**
 Маммея **400**
 Мамонтово дерево **351**
 Манго **449**
 Мангустан **400**
 Мандарин **448**
 Манжетка **218, 434**
 Маниок **423**
 Маральник, см. Рододендрон даурский
 Марантовые **514**
 Мараттиевые **331**
 Мараттия **331**
 Маревые **389**
 Марена **471**
 Марена красильная **472**
 Мареновые **470**
 Марседения кондуранго **477**
 Марсилеевые **338**
 Марсилея **338**
 — четырехлистная **339, 339**
 Маршанция многообразная **315, 316**
 Марь **390**
 — амброзиевидная **391**
 — белая **390, 391**
 — квиноа **391**
 Марьянник **484, 485**
 Масленок **298**
 Маслина европейская **477, 477**
 Маслиновые **477**
 Масляное дерево, см. Тунг
 Матониевые **335**
 Мать-и-мачеха **493, 497**
 Маун, см. Валериана лекарственная
 Мачок желтый **382**
 Маш **444**
 Мегадения Бардунова **532**
 Медвежье ухо, см. Коровяк обыкновен-
 ный
 Медузагиновые **532**
 Медуница лекарственная **536**
 — неясная **482**
 Мелантиевые **500**
 Мескито, см. Прозопис сережкоцветко-
 вый
 Микоплазмы **260**
 Микроцистис **256**
 Мимоза **441**
 — стыдливая **442**
 Мимозовые **440**
 Миндаль обыкновенный **436**
 Мирабилис ялапа **384**
 Мирикария **410**
 Мирмекодия **471**
 Мирт болотный **402**
 — обыкновенный **437**
 Миртовые **436**
 Мниум **319, 579**
 Многокоренник **523, 523**
 Многоножка, см. Полиподиум
 Многорядник Брауна **328**
 Можжевельник **359**
 — казацкий **359**
 — обыкновенный **358, 359**
 — сибирский **574**
 — туркестанский **359**
 — туркменский **359**
 Мокрица, см. Звездчатка средняя
 Молодило **132, 429, 553**
 — побегоносное **429, 429**
 Молочай **211, 421**
 — красивейший **423**
 — лозный **421**
 — острый **421**
 — солнцегляд **421, 421, 422**
 Молочайные **421**
 Момордика **411**
 Мониимиевые **371**
 Монстера **522**
 — деликатесная **523**
 Монция **385**
 Мордовник **493**
 Моринга крылосемянная **150**
 Морковь **463**
 — дикая **463**
 Морошка **536, 580**
 Морской лук **505**
 Мотыльковые, см. Бобовые
 Моховидные **308, 312**
 Мукор **290, 291**
 — муцедо **291**
 Мускари **504**
 Мухомор **299**
 — вонючий **299**
 Мухоморовые **299**
 Мхи **312**
 — бриевые **318**
 — листостебельные **317**
 — печеночные **315**
 — сфагновые **315, 318**
 Мшанка узловатая **128**
 Мыльнянка **388**
 — лекарственная **388**
 Мытник **484**

Мышинный гиацинт, см. Мускари
Мюленбекия плосковеточная 132
Мята 487

— перечная 489

— полевая 487

Мятлик луковичный 577

— однолетний 532

Навозник 297

Наперстянка 485

— крупноцветковая 219

— пурпуровая 171, **485**

Нарцисс 506

— поэтический 191

Настурциевые, см. Капуциновые

Настурция 123

— большая 157, 452

Недотрога 453

— бальзаминавая 453

— железистая 453

— мелкоцветковая 453

— обыкновенная 222, 453, **453**

Незабудка 482

Неклеточные организмы 246

Немалион 274

Непентес 375

— амфорный 375

— Раффлеса 375

Непентовые 375

Неуроспора 292

Нефролепис 338

Нивяник 493

Никотиана 480

Никтагиновые 384

Нимфейные 368, 375

Ноготки, см. Календула

Нопалея 386

Норичник 484, 485

Норичниковые 484

Ночная фиалка 416

Нут 444

Обвойник греческий 476, **476**

Облепиха 458

— крушиновая 458, 459, **459**

Овес посевной 519, **519**

Огурец посевной 411, **411**

Огуречная трава, см. Бурачник лекарственный

Огуречное дерево, см. Билимби

Огуречное дерево, см. Дендросициос
сокотранский

Однодольные 236, 365, 497

Одноцветка одноцветковая 573

Одуванчик 493, 497

— лекарственный 223, **494**, 495, 532

Ожика 514

— волосистая 515

Окопник лекарственный 483

Олеандр 126, 476

Олений мох 307

Олений рог, см. Платицериум

Оливковое дерево 92

Ольпидиум капустный 264

Ольха 221, 396

— клейкая 396

— серая 135, 236, 396, **397**

Омежник 464

Омела белая 456, **456**

— окрашенная 456

Омеловые 456

Оноклеевые 335

Оноклея 338

Оомикоты 263

Опунция 385

— фикус-индика 386, 387

Орех грецкий 221, 223, 394, **395**

— кешью 449

— маньчжурский 394

— медвежий 221, 397

Орех кола, см. Кола блестящая

Ореховые 394

Орешник, см. Лещина обыкновенная

Орляк обыкновенный 329, 336, **336**,
531

Орхидные 510

Осина обыкновенная 124, 135, 408,
408

Османтус 478

Осмунда королевская 332, 333, **333**

Осмундаструм 332

— азиатский 332

— Клейтона 332

Осмундовые 332

Осока 515

— парвская 516

— пузырчатая 515, **516**

— пустынная 577

Осоковые 515

Осокорь, см. Тополь черный

Осот 493

Острица простертая 483

Остролодочник 214, 572

Оттелия 499

Офиоглоссовые 330

Охрома пирамидальная 421

Очанка 484
Очиток 132, **187**, 429, 553
— едкий 429
— обыкновенный 429

Падина лавлинья **278**
Падуб 575
Палочка дифтерийная 259
— сенная 259
— сибиреязвенная 259
— туберкулезная 259
Пальма бетелевая 521
— кокосовая 221, 224, 521, **521**
— сейшельская 214, 532
— тени 521
— финиковая 521
Пальмы 236, 520
— ротанговые 170
Пальцекорник 510, 512, 513
— мясо-красный **190**
— пятнистый 207, **511**, 512
Папайевые, см. Кариковые
Папирус нильский 517
Папоротники, см. Папоротниковидные
Папоротниковидные 308, 327
Пармелия 307
Пародия 386
— персидская 394
Паслен андийский 480
— дольчатый 479
— сладко-горький 171, 479
Пасленовые 479
Пастернак 465
Пастушья сумка 416
Патриния 468
Пахилодиум 474
Пахифитум 430
Пачули 489
Пеларгония 451
— розовая 452
Пеллея 333
Пельтигера пупырчатая **304**
Пеницилл 302, **302**, 303
Пеперомия 373
Первоцвет 203, 404
— весенний **203**, 208, 404, 405
Первоцветные 404
Перец бетель 373
— длинный 373
— узколистный 373
— черный 185, **226**, 373, **373**
Перидинеи 275
Перикопсис 444

Персея американская, см. Авокадо
Персик обыкновенный **214**
Перцевые 372
Лесчаная акация 553, 578
Петров крест 484, 536
Петрушка 463
Петуния гибридная 480
Пеумус болдо 371
Печеночники, см. Мхи печеночные
Печеночница 380
Пижма обыкновенная 497
Пикульник 488
Пилея 426
Пилокарпус 448
Пилулярия 338
Пиниды 350
Пиннулярия 276
Пион 216, 383
— белоцветковый 383
— марьин корень 383
— тонколистный 383, **383**
Пионовые 383
Пиридины 275
Пиррозия язычковая 335
Пихта 351, 356
— сибирская 134, **355**, 357
Пласмопара виноградная 264
Платан 393
— восточный **124**, 393, **393**
Платановые 393
Платицидум 335
Платония 400
Плаун 321
— булавовидный **320**, 321
— годичный 321
— сплюснутый 321
Плауновидные 308, 320
Плауновые 321
Плевромейя 320
Плевроциум 319, 573
Плюмерия 476
Плющ **127**
— колхидский 462
— обыкновенный 462, 463
Повилика 482
— европейская 482, **482**
Повиликовые 482
Повой заборный 480
Погремок 484
Подбел 402
Подберезовик 298
Подмаренник 470, 471
— болотный 471

- душистый 471
- ложный 471
- настоящий 471, **471**, 472
- северный 471
- топяной 471
- цепкий 471
- Подокарпус 351
- Подорожник блошный 487
- большой 124, 207, 486, **486**
- ланцетный 486
- Подорожниковые 486
- Подосиновик 298
- Подофилл щитовидный 379
- Подсолнечник 191
- однолетний 492, 495
- Покрытосемянные 236, 308, 341, 359, 365
- Полиподиевые 332, 334
- Полиподиум **329**, 334
- обыкновенный 335, **335**
- сибирский 335
- Полистихум 338
- Политрихум 319
- обыкновенный 319, **319**, 574
- Пол-пола 389
- Полушник 323
- азиатский 323
- морской 323
- озерный 323, **323**
- щетинистый 323
- Полушниковые 322, 323
- Полынь 171
- горькая 497
- обыкновенная 493
- цитварная 497, 536, 578
- эстрагон 497
- Польский гриб 298
- Померанец 448
- Помпельмус, см. Шеддок
- Портулак огородный 385, **385**
- Портулаковые 385
- Поручейник 464
- Порфира **266**, 274
- Порховка чернеющая **300**
- Посудная тыква, см. Лагенария
- Поутерия 406
- Почечный чай 192
- Прангос 463
- Примула, см. Первоцвет
- Прицепник **225**
- Прозопис сережкоцветковый 160
- Прокариоты 247
- Пролеска 505
- сибирская 504, **504**
- Пролесник многолетний 421
- Просо 519
- Простейшие 275
- Протоктисты 29, 261
- Прохлорон 257
- Прунус 435
- Псидиум 438
- Псилот 423, **424**
- Псилотовидные 308, 323
- Псилофитовые 312
- Псилоцибе 298
- Птеридоспермы, см. Семенные папоротники
- Птерис 333
- Птерокария ясенелистная 395
- Птерокарпус 444
- Птилиум 319
- Пуансетия, см. Молочай красивейший
- Пузырник, см. Цистоптерис ломкий
- Пупавка 493
- Пустырник 488
- сердечный 489
- Пушица 517, 579, 580
- стройная **517**
- Пушкиния 504
- Пшеница 226, 519
- Р**
- Рамария желтая **297**
- Рами 426
- Раналиевые 364
- Ранункулиды 365, 378
- Ралс 416
- Растения 308
- Раувольфия змеиная 476
- Раффлезиевые 374
- Раффлезия 375
- Арнольда 186, **374**
- Рвотный корень, см. Ипекакуана
- Рдест 499
- плавающий **500**
- Рдестовые 499
- Ребуция 386
- Ревень 221, 393
- тангутский 393
- Ревень китайский, см. Ревень тангутский
- Регнеллидиум 338
- Редис 416
- Редька 416
- дикая 220, 414, 415, **415**, 416, 554
- Резеда душистая 414
- Рела 416

- Репешок 218
 Ридия 400
 Ризобиум 253, 441
 Ризокарпон географический **304**
 Ризопус побегоносный 291
 Риниевые 308, 311, 312
 Риниофиты 311
 Риния 311
 — большая **311**
 Рипсалис 385, 531
 Рис 518
 — посевной 519
 Ритидиадельфус 319
 Риччия плавучая 316
 Рогоз 525
 — узколистный 525
 — широколистный **524**, 525
 Рогозовые 524
 Роголистник 377
 — погруженный 377, **377**
 Роголистниковые 377
 Родимения 275
 Родиола 132, 429
 — розовая 429
 Рододендрон 575
 — даурский 401, 575
 Рододендроновые 402
 Рожковое дерево 227, 444
 Рожь **139**, 519
 Роза дамасская 212, 436
 — китайская 436
 — столстная 212
 Розиды 365, 428
 Розовые 434
 Розоцветные 432
 Ромашка аптечная, см. Ромашка лекар-
 ственная
 Ромашка лекарственная 212, 495, 497,
 577
 — непахучая **494**
 Рослист лузитанский 432
 Рослянка английская 432
 — круглолистная 432, **432**, 532, 580
 Рослянковые 431
 Рубус 216
 Рудбекия 497
 Рута душистая 447
 Рутовые 446
 Рябина 221, 433
 Рябчик 503
 Ряска малая 523, **523**, 532
 — трехдольная 523, **523**
 Рясковые 523
 Сабельник болотный **434**, 435
 Саговник поникающий 346, **346**
 Саговниковые 345
 Саксаул 390
 — белый 578
 — черный 577, 578
 Сальвиниевые 339
 Сальвиния 339
 — плавающая 339, **340**
 Санда 444, 456
 — белый 456
 Санталовые 198, 455
 Сапиндовые 444
 Саподилла 406
 Сапотовые 405
 Сапролегния 263
 — лекарственная **263**
 Сарака индийская 444
 Саркокаулон 451
 Саррацения пурпурная **157**
 Сассафрас беловатый 372
 Сафлор красильный 212, 497
 Свёда 578
 Свекла 390
 Сверция 473
 — многолетняя 473
 Свидина белая 461
 — кроваво-красная 461
 Седмичник европейский 404, 573
 Сейба пятильщинковая 421
 Секвойя вечнозеленая 351, 358
 Секурина полукустарниковая 422
 Селагинелла 322
 — кроваво-пятнистая 322
 — обыкновенная **322**
 — скальная 322
 — тамарисколистная 322
 Селагинелловые 322
 Селезеночник обыкновенный 430, **430**
 Селин 578
 Сельдерей 463
 Семенные папоротники 343
 Сердечник 416
 — недотрога 415
 Сибирский кедр, см. Сосна сибирская
 Сивец луговой 469
 Сигиллярия 320
 Сидя ромболистная 419
 Сизигиум 438
 — ароматный 212, 438
 Симплоковые 405
 Синеголовник 464
 Синоптеридиевые 333

Синхитриум внутренний 264
 Сияк 483
 — обыкновенный 483
 Сирень **126, 209**
 — амурская 478
 — венгерская 478
 — обыкновенная **155, 478**
 — персидская 478
 Ситник 514
 Ситниковые 514
 Скополия 480
 — тангутская 219
 Скумпия кожевенная **448, 448**
 Сладкий картофель, см. Батат
 Слива **126, 433**
 Сливовые 434
 Слизивики 264, **265**
 — паразитические 264
 — сетчатые 264
 Сложноцветные 236, 492
 Смилакс 132
 Смолевка 387
 Смородина 431
 — кислая 431
 — колосистая 431
 — красная 431
 — черная 135, 431, **431**
 Сморок конический **291**
 Снежнаягодник приречный 467
 Сныть 463
 Солерос 94, 390, 578
 — европейский 554
 Солодка голая 444, 578
 — уральская 444
 Солянка 390, 578
 — Рихтера 391, 578
 — холмовая 224
 Соляноколосник 390
 Сорго 519
 Сосна 351, 356
 — долговечная 351
 — Меркуза 354
 — обыкновенная 135, 352, **353, 355,**
 573
 — сибирская 134, 356, 573
 — эльдарская 532
 Сосна кедровая, см. Сосна сибирская
 Сосновые 354
 Софора толстоплодная 578
 — японская 209, 212, 218, 393, **444**
 Соя 443
 Спаржа 132
 — лекарственная 508, 509

Спаржевые 507, 508
 Спирейные 434
 Спирея 576
 — иволистная 209
 — японская 209
 Спирогира 283, **284**
 Спорынья 294, **294**
 Стафилококк 260
 Стеллера карликовая 427
 Стеркулиевые 419
 Стилитес 323
 Стиракс обаяния 406
 Стираксовые 405
 Стланник сибирский кедровый 170
 Столетник, см. Алоэ
 Страстоцвет голубой 407, **407**
 — съедобный 408
 — язычковый 408
 Страстоцветные 407
 Страусник обыкновенный 337, **337**
 Стрелитцевые 514
 Стрелолист обыкновенный 499
 — трехлистный 499
 Стрихнос 470
 — ядоносный 470
 Строфант 476
 Строчок обыкновенный **291**
 Сурепка обыкновенная 416
 Сусак зонтичный 498, **498**
 Сусаковые 497
 Сфагнум 318, **318, 579**
 Схизейные 333, 334
 Сыть съедобная 516

Табак **147, 191**
 — душистый 480
 — махорка 480
 — настоящий 480
 Таволга вязолистная **433, 434**
 Тайник 510
 Таксодиевые 358
 Тамаринд индийский 444
 Тамариск 410
 — многоветвистый 410, **410**
 Тамарисковые 409
 Тамус обыкновенный 510
 Тау-сагыз 497
 Теветия перуанская 476
 Телиптерис болотный 337
 Телиптерисовые 335
 Телорез 499
 Термопсис ланцетный 576
 Терн **435, 435**

Терновник 433
 Теспезия обыкновенная 419
 Теф 520
 Тигридия 501
 Тиковое дерево 489, **489**
 Тимелея однолетняя 427
 Типчак 576
 Тисс 357
 — ягодный 357, **357**
 Тиссовые 354, 357
 Тмезиптерис 324
 Тмин 463
 Токсикодендрон восточный 448
 Толокнянка 221, 402, 403
 Толстянка 429
 Толстянковые 428
 Томат 480
 Тонконог 576
 Топинамбур 496
 Тополь 207, 408
 — афганский 408
 — бальзамический 408
 — душистый 408
 — лавролистный 408
 — черный 408, 409
 Торица 387
 Тосса, см. Джут длинноплодный
 Трахикарпус Форчуна 520
 Трехреберник, см. Ромашка непахучая
 Триллиевые 510
 Триллиум 510
 Трименофитовые 312
 Триумфетта 417
 — распростертая 417
 Триуритиды 365
 Трихия **265**
 Трихозантес 411
 Трихоманес 338
 Трихомицеты 290
 Ротостик обыкновенный 520, 532
 — сахарный 520
 Троходендрон **92**
 Трутовик 297, **297**
 — настоящий 297
 Трюфель 298
 — летний **291**
 Тунг 423
 Турбиникарпус 386
 Турнепс 416
 Тутовые 424
 Тыква 412
 — обыкновенная 411, 412
 Тыквенные 410

Тысячелистник 493, 497
 Тюльпан 219, 222, 502
 Тюльпанное дерево 370
 Ужовник 56, 330
 — обыкновенный 330, **331**
 Ужовниковые, см. Офиоглоссовые
 Укроп 465
 Унгерея 507
 Урена лопастная 419
 Усnea 307
 — длиннейшая **304**
 Устиляго 301

Фасоль **92, 227, 443**
 Фацелия пижмолистная 212
 Фейхоа 438
 — Селлова 437
 Фелликус 297
 Ферула 463, 578
 — вонючая 465
 Фиалка 406
 — душистая 407
 — полевая 407
 — Ривиниуса 406
 — трехцветная 222, 407, **407**
 Фиалковые 406
 Фикус 424
 — эластичный 73, 425
 Филлантус кислый 422
 — плавучий 421
 Фирмиана простая 420
 Фисташка настоящая 449
 — тулолистная 448
 Фитофтора 263
 Фонтиналис 319
 Форсайтия 478
 Фрагария, см. Земляника
 Франкениевые 410
 Франкения 410
 Фрезия 501
 Фузариум 302
 Фукофиты 277
 Фуксия 439, 440
 — Магелланова 440
 Фукус **266, 280**
 Фундук, см. Орех медвежий

Хаворция 503
 Халезия каролинская 406
 Хамеропс маленький 520
 Хара **266, 284**
 Хвойные, см. Пиниды

Хвоц 325
— болотный 325
— зимующий 326
— лесной 325, **325**
— луговой 325
— полевой 325, **325**, 326, **326**
— речной 325
Хвоцевидные 308, 324
Хвоцевые 325
Хебе 484, 485
Хинное дерево Леджера 472
Хионодокса 504
Хитридиомикоты 264
Хламидомонада **268**, 281, **282**
— снежная 269
Хлебное дерево 425
Хлопчатник 418, 419
— барбадосский 419
— древовидный 419
— обыкновенный 419
— травянистый 419
Хлорелла 283
Хлорофитум 503
Хмель 221, 426
— обыкновенный 427, **427**
Хна, см. Лавсония невооруженная
Хойя мясистая **92**
Хохлатка 381
Хрен 416
Хризантема 497
Хурма 405
— восточная 405, **406**
— обыкновенная 405, **406**
Хурмовые, см. Эбеновые

Царица ночи 386
Цветковые 359, 365
Цезальпиниевые 440
Цезальпиния японская **441**
Цезарский гриб 298
Целозия петушиный гребень 389
Цельнолистник 447, 577
Цератоптерис василисниковидный 333
Церцис рожковый 206, 443
Цетрария 307, 572
— исландская 307
— Рихардсона **304**
Цианобактерии 255
Циатейные 335
Циатея 336
Циботиум 336
Щикадеида **345**

Цикадовые, см. Саговниковые
Цикламен персидский 405
Цикорий 493, 496
Цикута, см. Вех ядовитый
Цимбидиум 512
Цистозейра косматая **278**
Цистоптерис ломкий 337
Цитрон 448
Цитрус 219, 446

Чабрец 171
Чага 298
Чайное дерево 398, **398**, 398
Чайные 398
Чайный куст китайский 219
Чайот 411
Частуха обыкновенная 224, 499, **499**, 532
Частуха подорожниковая, см. Частуха обыкновенная
Частуховые 499
Чемерица Лобеля 501, **501**
Череда 493
— трехраздельная 210, 497
Черемуха 433, 436
Черемша, см. Лук медвежий, Л. победный
Черкез, см. Солянка Рихтера
Черника 219, 402, 403
Черноголовка 487
Чернокорень **225**, 484
— лекарственный 483
Чертополох 493
Чеснок 505
Чечевица 444
Чилибуха 470, **470**
Чина приморская **157**
Чинар, см. Платан восточный
Чистец 488
Чистотел большой 381, 382, **382**
Чистяк весенний 379, **380**, 381
Чозения 408
— арбутолистная 408
Чумиза 520
Чуфа, см. Сыть съедобная

Шалфей 487
— блестящий 489
— лекарственный 488, 489
— луговой **487**
Шампиньон двуспоровый 298, **299**
Шампиньоновые 298
Шафран, см. Крокус

Шафран посевной 212, 501
Шеддок 448
Шелковица белая 424, 424
— черная 424
Шиитаке 298
Шильниковые, см. Полушниковые
Шиповник 216, 433
— иглистый 575
— собачий 434, 434
Ширококолокольчик крупноцветковый 492

Шлемник байкальский 489
— обыкновенный 487
Шнитт-лук 506
Шоколадное дерево, см. Какао
Шпинат огородный 391
Шток-роза розовая 418

Щавелек 554
Щавель 391, 393
— конский 391
— обыкновенный 391
Щавель кислый, см. Щавель обыкновенный

Ширица, см. Амарант
Щитовник мужской 328, 337
— шартрский 328, 337
Щитовниковые 335

Эбен, см. Хурма
Эбеновые 405
Эвгленовые 271, 271
Эвкалипт 155, 437
— крупноплодный 437, 437
Эвкоммиевые 394
Эвкоммия вязолистная 394
Эвриала 376
Эгерия 499
Экбалиум пружинистый 222, 412
Элеутерококк колючий 462
Элодея канадская 177, 499
Эндомицеты 291
Энотера 440
Энсете вздутый 514
Энтада 224

— фасолевидная 170, 215
Эониум 430
Эпифиллум 386
Эрва 389
Эремурус Ольги 504
Эрика 403, 541
Эритроксиловые 450
Эспарцет 444
Эубактерии 251
Эукариоты 260
Эфедра 343, 349
— двуколосковая 349, 350
— средняя 349
— хвощевая 350
Эфедровые 347, 349
Эхеверия 429
Эхинопсис 386
Эхиноцереус 386
Эхиноцистис лопастный 412
Эшшольция калифорнийская 383

Юкка 507
Юнона 501

Яблоневые 434
Яблоня 221, 433
— домашняя 435, 435
Ягель 307
Ядерные организмы 260
Ялап, см. Ипомея слабительная
Ярутка полевая 128, 416
Ясенец 447
Ясень маньчжурский 478
— носолистный 478
— обыкновенный 223, 477, 478, 575
Ясколка 387
Ясменник 471
Яснотка 187, 488
— белая 191, 487, 488
Яснотковые 487
Ястребинка 493, 496
Ятрышник, см. Пальцекокорник
Ятрышник пятнистый, см. Пальцекокорник пятнистый
Ячмень 519

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ¹

- Abelmoschus esculentus* 419
Abies 351, 356
 — *sibirica* 134, **355**, 357
Abutilon theophrastii 419
Acacia 132, 441, 442, 541
 — *armata* 443
 — *dealbata* **157**, **441**, **444**
Acanthopanax sessiliflorus 462
Acanthophyllum 388
Acanthosicyos horridus 411
Acer 220, 445, 575
 — *ginnala* 445
 — *mono* 445
 — *negundo* 445
 — *platanoides* 223, 445, **445**
 — *saccharum* 445
 — *tegmentosum* 445
Aceraceae 445
Achillea 493
 — *millefolium* 497
Achlya 263
Aconitum 189
 — *napellus* 381
Acorus calamus 522, **522**
Acrostichum aureum 333
Actaea 380
 — *spicata* 218
Actinidia arguta 401
 — *chinensis* 401
 — *kolomikta* 401, **401**
 — *polygama* 401
Actinidiaceae 401
Actinidiales 401
Adansonia digitata 420, **420**
Adenium 474
Adenophora 491
 — *dangshen* 492
Adiantaceae 333
Adiantum capillus-veneris 333, **334**
Adonis 216
 — *aestivalis* 554
 — *vernalis* 380, 381, 577
Adoxa 191
Aegopodium 463
Aeonium 430
Aerva lanata 389
Aesculus 150, 446
 — *hyppocastanum* 211, 223, 446, **446**
Agaricaceae 298
Agaricales 298
Agaricus bisporus 298, **299**
Agava 507
 — *sisalina* 507
Agavaceae 507
Agrimonia eupatoria 218
Agropyron 576
Agrostemma fithago **226**
Ajuga 487
Alaria **278**
Alcea rosea 418
Alchemilla 218, 434
Aldrovanda vesiculosa 431
Alectoria 307
Aleurites fordii 423
Algae 265
Alhagi maurorum 209, 553
 — *pseudalhagi* 553
Alisma plantago-aquatica 224, 499, **499**,
 532
Alismataceae 499
Alismatales 499
Alismatidae 365, 497
Alkanna lechmanii 484
 — *tinctoria* 484
Alliaceae 505
Allium cepa 505, **505**
 — *fistulosum* 506
 — *porrum* 506
 — *sativum* 505
 — *schoenoprasum* 506
 — *ursinum* 506
 — *victoralis* 506
Allochrysa 388
 — *gypsophiloides* 388
Alnus 221, 396
 — *glutinosa* 396
 — *incana* 135, 236, 396, **397**
Alocasia macrorrhiza 523
Aloë 132, 503
Aloysia 489

¹ Курсивом выделены синонимы, полужирным шрифтом — номера страниц с иллюстрациями.

- Alsophila* 336
Alternaria 302
Althaea officinalis **418, 419**
 Altingiaceae 394
Alyssum 416
Amanita 299
 — *caesaria* 298
 — *phalloides* 299
 — *virosa* 299
 Amanitaceae 299
 Amaranthaceae 388
Amaranthus 389
 — *caudatus* 389
 — *cruentus* 389
 — *hypochondriacus* 389
 — *lividus* 389
 — *retroflexus* 389, **389**
 — *tricolor* 389
 Amarillidales 503
 Amaryllidaceae 506
Ambrosia 493
Ammodendron 553, 578
Amygdalus communis 436
Anabaena **249, 257**
 — *azollae* 340
 — *lemmermannii* **256**
 — *schereemetievii* **256**
Anabasis aphylla 391, 578
 Anacardiaceae 448
Anacardium occidentale 449
Ananas comosus 513
Ancalochloris **249**
Anchusa officinalis 482
Andrachne rotundifolia 422
Andromeda polifolia 402
Anethum graveolens 465
 Aneurophytopsida 330
Angelica 463
 — *sylvestris* 171
Angiopteris 331
Angiopteris evecta **332**
Angiospermae 236, 308, 359, 365
Anthemis 493
Anthericum 503
Antiaris toxicaria 425
Anthriscus 463
 — *sylvestris* 464
Antirrhinum majus 484, 485
Aphanizomenon flors-aquae **256**
 Apiaceae 236, 463
 Apiales 462
Apium 236
 — *graveolens* 463
 Apocynaceae 474
Apocynum 476
 — *cannabinum* 476
Aquaspirillum **249**
Aquilegia vulgaris 380
 Araceae 522
Arachis hypogaea 223, 443
 Arales 522
Aralia 462
 Araliaceae 462
Araucaria 351
 Archaeobacteria 250
 Archaeobacteriobiota 250
 Archaeopteridopsida 330
Arctium 225, 493
Arctostaphylos uva-ursi 221, 402, 403
Areca 236
 — *catechu* 521
 Arecaceae 236, 520
 Arecales 520
 Arecidae 365, 520
Aristida 578
Aristolochia clematitis 373, **374**
 — *grandiflora* 374
 — *manshuriensis* 373
 Aristolochiaceae 373
 Aristolochiales 373
Armillaria bulbosa 286
Armoracia rusticana 416
Arnica montana 497
Artemisia 171
 — *absinthium* 497
 — *cina* 497, 536, 578
 — *dracunculus* 497
 — *vulgaris* 493
Artocarpus altilis 425
 — *heterophyllus* 425
Asarum europaeum 373
 — *sieboldii* 373
 Asclepiadaceae 476
Asclepias syriaca 477
 Ascomycetes 291
 Ascomycota 291
 Asparagaceae 508
 Asparagales 507
Asparagus 132, 508
 — *officinalis* **508, 509**
Aspergillus **302, 303**
 — *oryzae* 303
 — *parasiticus* 302
 — *soyae* 303
Asperugo procumbens 483
Asperula 471

- Asphodelaceae 503
 Asphodeline 503
 Asphodelus 503
 Aspleniaceae 337
 Asplenium 337
 — bulbiferum 338
 — nidus 338
 — ruta-muraria 338
 — septentrionale **328, 337, 338**
 — trichomanes 338
 — viride 338
 Astasia klebsii **271**
 Aster 236, 497
 Asteraceae 236, 492
 Asterales 492
 Asteridae 365, 490
 Asteroideae 495
 Astragalus 214, **441, 572, 578**
 — dasyanthus 577
 Astrophytum 386
 Athyriaceae 335
 Athyrium filix-femina **328, 337**
 Atragene sibirica 171, 575
 Atriplex 390, 391
 Atropa belladonna 480
 Avena sativa 519, **519**
 Averrhoa 451
 — bilimbi 451
 — corambola 451
 Avicennia 489
 Azolla 340
 Azollaceae 340

Baccharis 497
Bacillariophyta 276
 Bacillus anthracis 259
 — subtilis 259
 Bacteria 251
 Balsaminaceae 453
 Balsaminales 453
 Bambusa 518
 Bambusoideae 517
 Barbarea vulgaris 416
 Barclayaceae 376
 Basidiomycetes 296
 Basidiomycota 295
 Batrachium 380
 Bauhinia 442
 Bdellovibrio **249**
 Beggiatoa **249**
 Begonia 413
 — × hortensis **413**
 — metallica **413**
 — rex **413**
 Begoniaceae 413
 Begoniales 413
 Bennettitopsida 344
 Berberidaceae 379
 Berberis 219
 — vulgaris 379, **379**
 Bergenia crassifolia 430
 Berteroa incana 416
 Beta 390
 — vulgaris 390
 Betonica 487
 Betula 221, 396
 — davurica 397
 — ermanii 397
 — maximowicziana 397
 — nana 396, 536, 572, 580
 — pendula 135, 396, 397
 — — f. carelica 397
 — pubescens 396
 Betulaceae 396
 Bidens 493
 — tripartita 210, 497
 Blechnaceae 335
 Boehmeria nivea 426
 Boletaceae 298
 Boletus edulis **297, 298**
 Bombacaceae 420
 Boraginaceae 482
 Boraginales 482
 Borago 484
 — officinalis 483, **483**
 Botrychiaceae 330
 Botrychium 330
 — lunaria 330, **331**
 — multifidum 330
 Bougainvillea × buttiana 384
 — glabra 384
 — peruviana 384
 Bovista nigrescens **300**
 Brassica 236
 — chinensis 416
 — juncea 416
 — napobrassica 416
 — napus 416
 — oleracea 416
 — pekinensis 416
 — rapa 416
 Brassicaceae 236, 414
 Bromeliaceae 513
 Bromeliales 513
 Bryidae 318
 Bryonia alba 412

- Bryophyta 308, 312
 Bryopsida 317
 Bulbocodium 500
 Bupleurum 464
 Butia capitata 520
 Butomaceae 498
 Butomales 497
 Butomus umbellatus 498, **498**

Cabomba 376
 Cabombaceae 376
 Cactaceae 385
 Caesalpinia japonica **441**
 Caesalpinaceae 440
 Caesalpinioideae 227, 440
 Calamites 324
 Calamus 170
 Calceolaria 485
 Calendula officinalis **191**, 212, 497
 Calla palustris 522
 Callicarpa 489
 Calligonum 392, 578
 Callistemon citrinus 437
 Callistephus 497
 Callithamnion **274**
 — corymbosum 275
 Callitricheaceae 487, 490
 Callitriche 490
 — palustris 490, **490**
 Calluna 403
 — vulgaris 403
 Caltha 216
 — palustris 379, 381, 552
 Calvatia excipuliformis **300**
 Calymmatotheca hoeninghausii 344
 Calystegia sepium 481
 Camellia japonica **92**
 — sinensis 219, 398, **398**, 399
 Campanula 220, 491
 — carpatica 492
 — glomerata 491
 — isophylla 492
 — latifolia 492
 — medium 492
 — persicifolia 492
 — rapunculoides **191**
 — rotundifolia 491, **491**
 Campanulaceae 490
 Campanulales 490
 Candida 293
 Canna **187**
 Cannabaceae 426
 Cannabis indica 427
 — sativa 426
 Cannaceae 188, 514
 Capparaceae 414
 Capparales 413
 Capparis herbacea 414
 — spinosa 212, 414, **414**
 Caprifoliaceae 465
 Capsella bursa-pastoris 416
 Caragana 576
 Cardamine 416
 — impatiens 415
 Cardiocrinum 503
 Carduus 493
 Carex 515
 — brevicollis 516
 — pachystylis 577
 — vesicaria 515, **516**
 Carica papaya 408
 Caricaceae 408
 Carnegia 386
 Carpinus 575
 — cordata 575
 Carthamus tinctorius 212, 497
 Carum carvi 463
 Caryophyllaceae 387
 Caryophyllales 384
 Caryophyllidae 365, 383
 Cassia acutifolia 444
 — angustifolia 444
 Cassytha 371
 Castanea 221
 — sativa 396, 446
 Catharanthus roseus 476
 Caulalis lappula **225**
 Caulerpa **268**, **281**
 Cedrus 357
 — atlantica 357
 — deodara 357
 — libani 255, 257
 Ceiba pentandra 421
 Celastraceae 454
 Celastrales 454
 Celastrus 454
 — orbiculata 455
 Cellulata 29, 247
 Celosia argentea var. cristata 389
 Celtis 424
 — caucasica 424
 — glabrata 424
 Centaurea 493, 495
 — cyanus **191**
 — jacea **496**
 Centaurium erythraea 472, 473

- Cephaelis ipecacuanha* 472
Cerastium 387
Cerasus 433
— *vulgaris* **123, 124**
Ceratonia siliqua 227, **444**
Ceratophyllaceae 377
Ceratophyllales 377
Ceratophyllum 377
— *demersum* 377, **377**
Ceratopteris thalictroides 333
Cercis siliquastrum 206, 443
Cereus 386
Cetraria 305, 307, 572
— *islandica* 307
— *richardsonii* **304**
Chamaedaphne calyculata 402
Chamaenerion angustifolium 207, 439, **440, 440**
Chamaepericlymenum suecicum 461, **461**
Chamaerops humilis 520
Chamomilla recutita 495, 497, 577
Chara **266, 268, 284**
Characium **268**
Chelidonium majus 381, 382, **382**
Chenopodiaceae 389
Chenopodium 390
— *album* **390, 391**
— *ambrosioides* 391
— *foliosum* 390
— *murale* 391
— *quinoa* 391
Chionodoxa 504
Chlamydomonas **268, 281, 282**
— *nivalis* 269
Chlorella 283
Chlorophycota 280
Chlorophyta 280
Chlorophytum 503
Chosenia 408
— *arbutifolia* 408
Chromatium **249**
Chrysamoeba **268**
Chrysosplenium alternifolium 430, **430**
Chytridiomycota 264
Cibotium 336
Cicer arietinum 444
Cichorium 493, 496
Cicuta 464
— *virosa* 224, 465
Cimicifuga 380
— *dahurica* 381
Cinchona ledgeriana 472
Cinnamomum 372
— *camphora* 372
— *cassia* 372
— *zeylanicum* 372
Cirsium 493
Citrullus lanatus **411**
Citrus 219, **446**
— *aurantium* 448
— *bergamia* 448
— *grandis* 448
— *limon* 448
— *medica* 448
— *paradisi* 448
— *reticulata* 448
— *sinensis* **447, 447, 448**
Cladonia 305, 307, 572
— *alpestris* **304**
— *arbuscula* 307
— *rangiferina* 307
— *stellaris* 307
Cladoxylopsida 330
Clarkia 440
Claviceps 294
— *purpurea* 294, **294**
Claytonia 385
Clematis 380
Clerodendrum myrmecophilum 489
Closterium leibleinii **281**
Clostridium botulinum 259
— *septicum* 259
— *tetani* 259
Clusiaceae 399
Coccoloba uvifera 393
Cochlearia arctica 572
Cocos nucifera 221, 224, 521, **521**
Codiaeum variegatum 423
Codonopsis 491
Coelastrum **268**
Coffea arabica 472
Cola nitida 420
Colchicum 500
— *autumnale* 501
— *speciosum* 501
Colletia 458
Collybia 298
Colocasia antiquorum 523
Comarum palustre **434, 435**
Compositae 236, 492
Conium maculatum 465
Consolida **215, 218**
Convallaria majalis 207, 236, **507, 508**
Convallariaceae 507
Convolvulaceae 480

- Convolvulales 480
 Convolvulus 482
 — *arvensis* 480, 481, **481**
 — *scammonia* 482
 — *tragacanthoides* 481
 Cooksonia 311, **311**
 Coprinus 297
 Corallina 275
 Corchorus 417
 — *capsularis* 418
 — *olitorius* 418
 Cordaitaceae 350
 Cordaitales 350
 Cordaitidae 350
 Coriandrum sativum 465
 Coriolus versicolor **297**
 Cornaceae 461
 Cornales 461
 Cornus capitata 462
 — *mas* 461
 Coronaria flos-cuculi **190**
 Corydalis 381
 Corylus 396
 — *avellana* 221
 — *colurna* 221, 397
 Corynebacterium dephtherie 259
 Corypha umbraculifera 521
 Cotinus coggygia 448, **448**
 Crassula 429
 Crassulaceae 428
 Crataegus 132
 Crocus 501
 — *sativus* 212, 502
 Croton 422
 Cruciata 414, 471
 Cruciferae 236
 Cryptococcus 293
 Cryptocoryne spiralis 523
 Cryptogrammaceae 333
 Cucumis melo 411
 — *sativus* 411, **411**
 Cucurbita 412
 — *maxima* 412
 — *pepo* 411, 412
 Cucurbitaceae 410
 Cucurbitales 410
 Cupressaceae 358
 Cupressales 354, 358
 Cupressus 358
 — *lusitanica* 358
 — *sempervirens* **358**
 — — *var. sempervirens* 358
 Curcuma domestica 513
 Cuscuta 482
 — *europaea* 482, **482**
 Cuscutaceae 482
 Cyanobacteria 255
 Cyathea 336
 Cyatheaaceae 335
 Cyatheaales 335
 Cycadaceae 345
 Cycadeoidea **345**
 Cycadopsida 345
 Cycas revoluta 346, **346**
 Cyclamen persicum 405
 Cydonia sinensis 436
 Cymbidium 512
 Cynara scolymus 496
 Cynaroideae 495
 Cynoglossum 484
 — *officinale* **225**, 483
 Cyperaceae 515
 Cyperales 515
 Cyperus esculentus 516
 — *papyrus* 517
 Cyripedium 485, 510
 Cystopteris fragilis 337
 Cystoseira crinita **278**
 Dactylorhiza 510, 511, 513
 — *incarnata* **190**
 — *maculata* 207, **511**, 512
 Dahlia 497
 Dalbergia 444
 Danae 509
 Daphne altaica 427
 — *mezereum* 427, **428**
 Datura 479
 Daucus carota 463, **463**
 Davalliaceae 338
 Delesseria **274**, 275
 Delonix regia 444
 Delphinium 218
 — *elatum* 189, **380**
 Dendrobium 512
 Dendrosicyos socotranus 411
 Dentaria 177
 Desulfovibrio **249**
 Deuteromycota 301
 Dianthus 387
 — *caryophyllus* 388
 — *chinensis* 388
 — *superbus* 387
 Diapensia lapponica 572
 Diatomophycota 276
 Dicentra 381

- *spectabilis* 381
- Dicotyledones* 236, 365, 369
- Dicranopteris* 335
- Dicranum* 319, 573
- Dictamnus* 447
- Digitalis* 485
- *grandiflora* 219
- *purpurea* 171, **485**
- Dillenia* 398
- *indica* 398
- Dilleniaceae* 398
- Dilleniales* 398
- Dilleniidae* 365, 398
- Dioscorea* 509
- *alata* 509
- *caucasica* 510
- *cayenensis* 509
- *esculenta* 509
- *nipponica* 509
- *opposita* 509
- *rotundata* 509
- Dioscoreaceae* 509
- Dioscoreales* 509
- Diospyros* 405
- *kaki* 405, **406**
- *lotus* 405, **406**
- Diphasiastrum* 321
- Diplazium sibiricum* 337
- Dipsacaceae* 468
- Dipsacales* 465
- Dipteridaceae* 335
- Dorema* 578
- Drosera anglica* 432
- *rotundifolia* 432, **432**, 532, 580
- Droseraceae* 431
- Droserales* 431
- Drosophyllum lusitanicum* 432
- Dryas octopetala* 572
- Dryopteridiaceae* 335
- Dryopteris carthusiana* **328**, 337
- *filix-mas* **328**, 337
- Durio zibethinus* 421
- Ebenaceae** 405
- Ebenales** 405
- Ecballium elaterium* 222, 412
- Echeveria* 429
- Echinocactus* 386
- Echinocereus* 386
- Echinocystis lobata* 412
- Echinops* 493
- Echinopsis* 386
- Echium* 483
- *vulgare* 483
- Egeria* 499
- Elaeagnaceae* 458
- Elaeagnus* 458
- *angustifolia* 459
- Elettaria cardamomum* 513
- Eleutherococcus senticosus* 462
- Elodea canadensis* 177, 499
- Empetraceae* 404
- Empetrum* 404
- *nigrum* 404, **404**
- Endomycetes* 291
- Ensete ventricosum* 514
- Entada* 224, 443
- *phaseoloides* 170, 215
- Ephedra* 343, 349
- *distachya* **349**, 350
- *equisetina* 350
- *intermedia* 349
- Ephedraceae* 349
- Ephedrales* 347, 349
- Epipactis* 510
- Epiphyllum* 386
- Equisetaceae* 325
- Equisetales* 325
- Equisetophyta* 308, 324
- Equisetum* 325
- *arvense* 325, **325**, 326, **326**
- *fluviatile* 325
- *hyemale* 326
- *palustre* 325
- *pratense* 325
- *sylvaticum* 325, **325**
- Eragrostis tef* 520
- Eremurus* 503
- *olgae* **504**
- Erica* 403, 541
- Ericaceae* 401
- Ericales* 401
- Ericoideae* 402
- Eriophorum* 517, 579, 580
- *gracile* **517**
- Erodium cicutarium* 451, **452**
- Eryngium* 464
- Erysimum canescens* 416
- Erythronium* 503
- Erythroxylaceae* 450
- Erythroxylum coca* 450
- Escherichia* **249**
- Eschscholzia californica* 383
- Eubacteria* 29, 251
- Eubacteriobiota* 29, 251
- Eucalyptus* **155**, 437

— macrocarpa 437, **437**
 Eucaryota 29, 260
 Eucommia ulmoides 394
 Eucommiales 394
 Euglena gracilis **271**
 Euglenophycota 271
 Euonymus 454
 — europaea 455, **455**
 — maackii 454
 — verrucosa 454
 Euphorbia 211, 421
 — esula 421
 — helioscopia 421, **421**, 422
 — pulcherrima 423
 — virgata 421
 Euphorbiaceae 421
 Euphorbiales 421
 Euphrasia 484
 Euryale ferox 376
 Eutreptiella marina **271**

Faba 236
 — *vulgaris* **166**
 Fabaceae 218, 227, 236, 440
 Fabales 440
 Faboideae 440
 Fagaceae 395
 Fagales 395
 Fagopyrum esculentum 212, 393
 Fagus 575
 — sylvatica 396, **396**
 Feijoa sellowiana 437
 Ferocactus 386
 Ferula 463, 578
 — foetida 465
 Festuca 576
 Ficaria verna 379, **380**, 381
 Ficus 424
 — carica 424
 — elastica 73, 425
 Filipendula ulmaria **433**, 434
 — vulgaris 209
 Firmiana simplex 420
 Polypocladium inflatum 303
 Fomitopsis 297
 — fomentarius 297
 Fontinalis 319
 Forsythia 478
 Fragaria 216, 433, 435
 — vesca **433**
 Frailea 386
 Frangula alnus 457, **457**, 458
 — grandiflora 457

Frankenia 410
 Frankeniaceae 410
 Fraxinus excelsior 223, 477, **478**
 — mandshurica 478
 — rhynchophylla 478
 Freesia 501
 Fritillaria 503
 Fuchsia 439, 440
 — magellanica 440
 Fucophycota 277
 Fucus **266**, 280
 Fumariaceae 381
 Fungi 29, 285
 — imperfecti 301
 Fusarium 302
 — oxysporum 302

Gagea lutea 502, **503**
 Galanthus nivalis 506, **507**
 Galeobdolon 487
 — luteum **155**
 Galeopsis 488
 Galinsoga 493
 Galium 470, 471
 — aparine 471
 — boreale 471
 — odoratum 471
 — palustre 471
 — spurium 471
 — uliginosum 471
 — verum 471, **471**, 472
 Garcinia mangostana 400
 Gasteria 503
 — disticha **126**
 Geastrum **300**
 Gentiana 472
 — cruciata 472
 — lutea 473
 — pneumonanthe 472, **473**
 Gentianaceae 472
 Gentianales 469
 Geraniaceae 451
 Geraniales 450
 Geranium **187**
 — pratense 451
 — sibiricum 451
 — sylvaticum 451
 Gerbera 497
 Ginkgo biloba 346, **347**, 537
 Ginkgoopsida 346
 Girardinia 426
 Gladiolus 501
 Glaucium flavum 382

- Glechoma* 487
Gleditsia 132
Gleichenia 335
Gleicheniaceae 335
Gloeotrichia echinulata **256**
Gloriosa 500
Glycine max 443
Glycyrrhiza glabra 444, 578
 — *uralensis* 444
Gnetaceae 347
Gnetales 347
Gnetopsida 347
Gnetum 347
 — *gnemon* 348
 — *ula* 348
Godetia 440
Gomphrena globosa 389
Gonyalax catenella 276
Gossypium 418, 419
 — *arboreum* 419
 — *barbadense* 419
 — *herbaceum* 419
 — *hirsutum* 419
Gramineae 236, 517
Grammitidaceae 335
Grevia 417
Groenlandia 499
Grossularia 431
 — *reclinata* 431
Grossulariaceae 431
Guttiferae 399
Gymnadenia 510, 513
Gymnocalycium 386
Gymnocarpium dryopteris **328, 337,**
 337
Gymnodinium 269
Gymnospermae 308, 341
Gypsophila fastigiata **529**
 — *paniculata* 224
Gyromitra esculenta **291**

Haematomma ventosum **304**
Haematoxylon campechianum **444**
Halesia carolina 406
Haloarcula **249**
Halostachys 390
Haloxylon 390
 — *aphyllum* 577, 578
 — *persicum* 578
Hamamelidaceae 394
Hamamelidales 393
Hamamelididae 365, 393
Hamamelis virginiana 394

Haplopappus gracilis 56
Haplophyllum 447, 577
Haworthia 503
Hebe 484, 485
Hedera colchica 462
 — *helix* **127, 462, 463**
Hedysarum 218, 572
Helianthus annuus **191, 493, 495**
 — *tuberosus* 497
Helichrysum arenarium 497
Heliotropium 484
Helminthostachyaceae 330
Helminthostachys 330
Hepatica nobilis 380
Hepaticopsida 315
Heracleum 463
Herniaria 387
 — *glabra* **128**
Hesperis matronalis 416
Hevea brasiliensis 98, 422
Hibiscus 418
 — *cannabinus* 419
 — *rosa-sinensis* 418, 419
 — *syriacus* 419
Hieracium 493, 496
Hippocastanaceae 446
Hippophaë 458
 — *rhamnoides* 458, 459, **459**
Hordeum vulgare 519
Hovenia dulcis 458
Hoya carnosa **92**
Humulus 426
 — *lupulus* 221, 427, **427**
Huperzia 321
 — *selago* 321, **321**
Hyacinthaceae 504
Hyacinthus 504
Hydrocharis morsus-ranae 498, **498**
Hydrocharitaceae 498
Hydrocharitales 498
Hylocomium 319, 565, 573
 — *splendens* **319**
Hylomecon vernalis 382
Hymenophyllaceae 338
Hymenophyllum 338
Hyoscyamus niger 219, 479
Hypecoaceae 381
Hypocoum 381
Hypericaceae 381, 400
Hypericum 400
 — *maculatum* 401
 — *perforatum* 219, 400, **400**
Hypolepidaceae 336

Ilex 575
Impatiens 453
 — *balsamina* 453
 — *glandulifera* 453
 — *noli-tangere* 222, 453, **453**
 — *parviflora* 453
Indigofera tinctoria 444
Inonotus obliquus 298
Ipomoea 482
 — *aquatica* 482
 — *batatas* 481
 — *pes-caprae* 481
 — *purga* 384, 482
Iresine 389
Iridaceae 501
Iris 501
 — *ensata* 502
 — *florentina* 502
 — *germanica* 502
 — *pallida* 502
 — *pseudacorus* 501, **502**
Isoëtaceae 323
Isoëtales 323
Isoëtes 323
 — *asiatica* 323
 — *lacustris* 323, **323**
 — *maritima* 323
 — *setacea* 323
Isoëtopsida 322

Jasione montana 491
Jasminum 478
 — *fruticans* 477
 — *sambac* 479
Juglandaceae 394
Juglandales 394
Juglans mandshurica 394
 — *regia* 221, 223, 394, **395**
Juncaceae 514
Junciales 514
Juncus 514
Juniperus 359
 — *communis* **358**, 359
 — *sabina* 359
 — *sibirica* 575
 — *turcomanica* 359
 — *turkestanica* 359
Juno 501

Kalanchoë 429
 — *daigremontiana* 429
Kalopanax septemlobus 462
Knautia arvensis 469, **469**

Kniphofia 503
Koeleria 576

Labiatae 236, 487
Labyrinthulomycota 264
Lactuca 493
Lactucoideae 493, 495
Lagenaria siceraria 411
Lagerstroemia indica 438
Lagochilus inebrians 489
Lamiaceae 236, 487
Lamiales 487
Lamiidae 365, 469
Laminaria **266**, **279**, 280
Lamium **187**, 236
 — *album* **191**, 487, 488
Laportea 426
Lappula squarrosa 483
Larix 351, 357
 — *dahurica* 357, 574
 — *decidua* 357
 — *gmelinii* 357, 574
 — *occidentalis* 355
 — *sibirica* 135, **355**, 356, 574
Lathraea squamaria 484
Lathyrus maritimus **157**
 — *odoratus* 444
Lauraceae 371
Laurales 371
Laurocerasus officinalis 575
Laurus nobilis 372
Lavandula angustifolia 489
 — *vera* 489
Lawsonia inermis 438
Leathesia difformis **278**
Leccinum aurantiacum 298
 — *scabrum* 298
Ledum palustre 402, **402**, 403
Leguminosae 236, 440
Lemaireocereus 386
Lemna minor 523, **523**, 532
 — *trifolium* 523, **523**
Lemnaceae 523
Lens culinaris 444
Lentinus edodes 298
Leocarpus **265**
Leonurus 488
 — *cardiaca* 489
Lepidium 416
 — *sativum* **157**, 416
Lepisorus ussuriensis 335
Leucanthemum 493
Leucojum 506

- Lichenes 303
Liguliflorae 495
Ligustrum vulgare 478
 Liliaceae 502
 Liliales 500
 Liliidae 365, 500
 Liliopsida 236, 365, 497
Lilium 219, 449, 503
 — *candidum* 503
 — *tigrinum* 503
Limnobiium 499
 Linaceae 449
 Linales 449
Linaria 485
 — *vulgaris* 484
Linnaea borealis 225, 465, 536, 573
Linum 449
 — *grandiflorum* 450
 — *usitatissimum* 449, **449**
Liquidambar 394
 — *styraciflua* 394
Liriodendron 371
 — *tulipifera* 370
Listera 510
Lithospermum 484
Lobelia 492
 — *dortmanna* 492, **492**
 — *inflata* 492
 — *sessilifolia* 492
 Lobeliaceae 492
Lobivia 386
Lodoicea maldivica 214, 532
 Loganiaceae 470
Lonicera 466
 — *altaica* 466
 — *caprifolium* 466
 — *japonica* 466
 — *korolkowii* 466
 — *pallasii* 466
 — *periclymenum* 467
 — *tatarica* 466
 — *xylosteum* **465**, 466
Lophophora 386
Luffa acutangula 411
 — *cylindrica* 411, 412
Lupinus 444
Luzula 514
 — *pilosa* **515**
Lychnis chalconica 388
Lycopersicon esculentum 480
 Lycopodiaceae 321
 Lycopodiales 321
 Lycopodiophyta 308, 320
 Lycopodiopsida 321
Lycopodium 321
 — *annotinum* 321
 — *clavatum* **320**, 321
 — *complanatum* 321
 Lyginopteridopsida 343
Lygodium 334
Lysimachia nummularia 404, **405**
 Lythraceae 438
Lythrum salicaria 203, 438, **438**, 552

Macleaya 382
 — *cordata* 382
 — *microcarpa* 382
Maclura pomifera 425
Magnolia 216, 236
 — *grandiflora* 370, **370**
 — *obovata* 370
 — *x soulangeana* 370
 — *virginiana* 371
 Magnoliaceae 236, 370
 Magnoliales 236, 370
 Magnoliidae 236, 365, 369
 Magnoliophyta 236, 308, 341, 359, 365
 Magnoliopsida 236, 365, 369
Mahonia swaseyi 379
Malanthemum bifolium 508
 Maloideae 434, 436
Malus 221, 433
 — *x domestica* 435, **435**
Malva sylvestris 418
 Malvaceae 418
 Malvales 416
Mamillaria 386
Mammea 400
Mangifera indica 449
Manihot esculenta 423
Manilkara zapota 406
 Marantaceae 514
Marattia 331
 Marattiaceae 331
 Marattiales 331
 Marattiopsida 331
Marchantia polymorpha 315, **316**
 Marchantiopsida 315
Marsdenia condurango 477
Marsilea 338
 — *quadrifolia* 339, **339**
 Marsileaceae 338
 Marsileales 338
 Marsileopsida 338
 Matoniaceae 335
Matricaria recutita 212

Matteuccia struthiopteris 337, **337**
Matthiola incana 416
Medicago 444
Medusagynaceae 532
Megadenia bardunovii 532
Melampyrum 484, 485
Melanthiaceae 500
Melilotus officinalis 212
Melocactus 386
Menispermaceae 378
Menispermum dauricum 378, **378**
Mentha 487
— *arvensis* 487
— *× piperita* 488
Menyanthaceae 473
Menyanthes trifoliata 474, **474**
Mercurialis perennis 421
Merendera 500
Methanobacterium ruminantium **251**
Methanosarcina **249**
Methylococcus **249**
Michelia 370
Micrasteries rotata **281**
Microcystis aeruginosa **256**
Mimosa 441
— *pudica* 442
Mimosaceae 440
Mimosoideae 440
Mirabilis 384
— *jalapa* 384
Mnium 319, 579
Momordica 411
Moneses uniflora 573
Monimiaceae 371
Monocotyledones 236, 365, 497
Monstera 522
— *deliciosa* 523
Montia fontana 385
Moraceae 424
Morchella conica **291**
Moringa pteridosperma 150
— *alba* 424, **424**
Morus nigra 424
Mucor **290**, 291
— *mucedo* 291
Muehlenbeckia platyclados 132
Musa 212, 213, 513
— *basjoo* **514**
— *textilis* 513
Musaceae 513
Muscari 504
Musci 317
Mycetalia 29, 285

Mycetozoa 264
Mycobacterium pseudotuberculosis 259
Mycobiota 285
Mycota 29
Myosotis 482
Myosurus 380
Myricaria 410
Myrmecodia 471
Myrtaceae 436
Myrtales 436
Myrtus communis 437
Myxomycota 264

Narcissus 506
— *poeticus* **191**
Nardostachys grandiflora 468
— *jatamansi* 468
Nelumbo 377
— *caspica* 377
— *komarovii* 377
— *lutea* 377
— *nucifera* 216, 377, **377**
Nelumbonaceae 377
Nelumbonales 377
Nemalion 274
Nepenthaceae 375
Nepenthes 375
— *ampullaria* **375**
— *rafflesiana* **375**
Nephrolepis 338
Nerium 476
— *oleander* **126**, 476
Neurospora 292
Nicotiana 480
— *affinis* 480
— *rustica* 480
— *tabacum* **147**, **191**, 480
Nigella 380
Noncellulata 29, 246
Nopalea 386
Nostoc 304
Nuphar lutea 375, **376**
Nyctaginaceae 384
Nymphaea alba **92**, 376
— *candida* 376
— *lotus* 376
Nymphaeaceae 375
Nymphaeales 368, 375

Ochroma pyramidale 421
Oenanthe 464
Oenothera 440

- Olea europaea* **92, 477, 477**
 Oleaceae 477
 Oleales 477
Olpidium brassicae 264
 Onagraceae 439
Onobrychis 444
Onoclea 338
 Onocleaceae 335
 Oomycota 263
 Ophioglossaceae 330
 Ophioglossales 330
 Ophioglossopsida 330
Ophioglossum 56, 330
 — *virgatum* 330, **331**
Oplopanax elatus 462
Opuntia 385, 386
 — *ficus-indica* **386, 387**
 Orchidaceae 510
 Orchidales 510
Orchis 511, 513
Orostachys 132
Orthosiphon stamineus 192
Oryza 518
 — *sativa* 519
Osmanthus 478
Osmunda regalis 332, 333, **333**
 Osmundaceae 332
 Osmundales 332
Osmundastrum 332
 — *asiaticum* 332
Osmundastrum claytonianum 332
Ottelia 499
 Oxalidaceae 450
Oxalis 451
 — *acetosella* 451, **451**, 565, 573
Oxycoccus 403
 — *palustris* 402, **402**
Oxytropis 214, 572

Pachylarnax 371
Pachyphytum 430
Pachypodium 474
Padina pavonia **278**
Padus 433
 — *avium* 436
Paeonia 216, 383
 — *anomala* 383
 — *lactiflora* 383
 — *tenuifolia* 383, **383**
 Paeoniaceae 383
 Paeoniales 383
Pagostemon cablin 489
Paliurus spina-christi 457

 Palmae 236, 520
Panax ginseng 208, 221, 462, **462**,
 463
Panicum miliaceum 520
Papaver alpinum 383
 — *pseudoorientale* 383
 — *rhoeas* 381, 382
 — *somniferum* 220, **226**, 382
 Papaveraceae 381
 Papaverales 381
 Papilionaceae 440
 Papilionoideae 440
Paris quadrifolia 510, **510**
Parmelia 305, 307
Parodia 386
Parrotia persica 394
Parthenocissus inserta 460
 — *quinquefolia* 460
Passiflora caerulea 407, **407**
 — *edulis* 408
 — *ligularis* 408
 Passifloraceae 407
Pastinaca sativa 465
Patrinia 468
Pedicularis 484
Peganum harmala 578
Peireskia 385
Pelargonium 451
 — *roseum* 452
Pellaea 333
Peltigera aphthosa **304**
Penicillium 302, **302**, 303
 — *camambertii* 303
 — *roquefortii* 303
Pennisetum americanum 520
Peperomia 373
Pericopsis 444
Peridiniophycota 275
Periploca graeca 476, **476**
Persea americana 219, 372, **372**
Persica vulgaris **214**
Petroselinum crispum 463
Petunia hybrida 480
Peucedanum 464
Peumus boldus 371, **371**
Phacelia tanacetifolia 212
Phacus triquetra **271**
Phaeophyta 277
Phallus impudicus 299
Phaseolus **92**
 — *vulgaris* **227, 444**
Phegopteris connectilis 337
Phellinus 297

- igniarius 297
- Phellodendron* 447
 - amurense 144, 447
 - sachalinense 447
- Phoenix canariensis* 520
 - dactylifera 522
- Phragmites australis* 520, 532
 - communis 532
- Phycobionta* 265
- Phycomycota* 303
- Phyllanthus acidus* 422
 - fluitans 421
- Phytobiota* 308
- Phytolacca americana* 384, **384**
- Phytolaccaceae* 384
- Phytophthora* 263
 - infestans 263
- Picea* 351, 356
 - abies 134, **342**, 355, **355**, 356, 573
 - ajanensis 573
 - obovata 356, 573
- Pilea* 426
- Pilocarpus* 448
- Pilularia* 338
- Pimpinella anisum* 463
- Pinaceae* 354
- Pinales* 354
- Pinidae* 350
- Pinnularia* **276**
- Pinophyta* 308, 341
- Pinopsida* 350
- Pinus* 351, 356
 - eldarica 532
 - longaeve 351
 - merkusii 354
 - pumila 170
 - sibirica 134, 356, 573
 - sylvestris 135, 352, **353**, 355, 573
- Piper angustifolium* 373
 - betle 373
 - longum 373
 - methysticum 373
 - nigrum 185, 226, 373, **373**
- Piperaceae* 372
- Piperales* 372
- Pistacia mutica* 448
 - vera 449
- Pisum* 442
 - sativum **92**, 218, **226**, **442**, 444
- Plantae* 29, 308
- Plantaginaceae* 486
- Plantago lanceolata* 486
 - major **124**, 207, 486, **486**
- psyllium 487
- Plasiola* **268**
- Plasmodiophoromycota* 264
- Plasmopara viticola* 264
- Platanaceae* 393
- Platanthera* 510
- Platanus* 393
 - orientalis **124**, 393, **393**
- Platonia* 400
- Platycerium* 335
- Platycodon grandiflorum* 492
- Pleuromeia* 320
- Pleurotus ostreatus* 298
- Pleurozium* 319, 573
- Plumeria* 476
- Poa* 236
 - annua 532
 - bulbosa 577
- Poaceae* 236, 517
- Poales* 517
- Podocarpus* 351
- Podophyllum peltatum* 379
- Polyedriopsis spinulosa* **281**
- Polygala* 453
 - comosa 453, **454**
 - sibirica 453
- Polygalaceae* 453
- Polygalales* 453
- Polygonaceae* 391
- Polygonales* 391
- Polygonatum odoratum* 508
- Polygonum* 391, 393
 - amphibium 392, **392**
 - bistorta 579
 - sachalinense 393
 - viviparum 177, 392
- Polypodiaceae* 334
- Polypodiales* 334
- Polypodiidae* 332
- Polypodiophyta* 308, 327
- Polypodiopsida* 332
- Polypodium* **329**, 334
 - sibiricum 335
 - virginianum 335
 - vulgare 335, **335**
- Polystichum* 338
 - braunii **328**
- Polytrichum* 319, 574
 - commune 319, **319**
- Populus* 207, 408
 - afganica 408
 - balsamifera 408
 - laurifolia 408

- nigra 408, 409
- suaveolens 408
- tremula **124**, 135, 408, **408**
- Porphyra* 274
- Portulaca oleracea* 385, **385**
- Portulacaceae* 385
- Potamogeton* 499
 - natans **500**
- Potamogetonaceae* 499
- Potamogetonales* 499
- Potentilla* 216
 - erecta 436, **437**
- Pouteria sapota* 406
- Prangos* 463
- Primula* 203, 404
 - veris **203**, 208, 404, 405
- Primulaceae* 404
- Primulales* 404
- Procaryota* 29, 247
- Prochloron* 257
- Prosopis juliflora* 160
- Proterogenae* 364
- Protoctista* 29, 261
- Protozoa* 275
- Prunella* 487
- Prunoideae* 434, 436
- Prunus* **215**, 433, 435
 - domestica **126**
 - spinosa 433, 435, **435**
- Pseudotrebouxia* 304
- Psidium* 438
- Psilocybe* 298
- Psilophytales* 312
- Psilotophyta* 308, 323
- Psilotum* 323, **324**
- Pteridium aquilinum* 329, 336, **336**, 532
- Pteridospermae* 343
- Pteris* 333
- Pterocarpus* 444
- Pterocarya fraxinifolia* 395
- Ptilium* 319
- Pulmonaria obscura* 482
 - officinalis 536
- Punica granatum* 439, **439**
 - protopunica 439
- Punicaceae* 439
- Puschkinia* 504
- Pyrodictium* **249**
- Pyrola* 573
- Pyrrophyta* 275
- Pyrrosia lingua* 335
- Pyrrosia petiolosa* 335
- Pyrus* 221, 433
 - communis **92**, 134
- Quercus* 221
 - infectoria 396
 - mongolica 575
 - petraea 575
 - robur **123**, 223, 395, **530**, 575
 - suber 144, 396
- Rafflesia arnoldii* 186, **374**, 375
 - tuan-mudae 375
- Rafflesiaceae* 374
- Rafflesiales* 374
- Ramaria flava* **297**
- Ranales* 364
- Ranunculaceae* 379
- Ranunculales* 378
- Ranunculidae* 365, 378
- Ranunculus* 216
 - acris 171, **190**, 210, 379
 - repens **128**, 381
- Raphanus raphanistrum* 220, 414, 415, **415**, 554
 - sativus 416
- Rauvolfia serpentina* 476
- Ravenala madagascariensis* 514
- Rebutia* 386
- Regnellidium* 338
- Reseda odorata* 414
- Rhamnaceae* 457
- Rhamnales* 457
- Rhamnus* 457
 - cathartica 132, 457, **457**, 458
 - daurica 457
- Rheedia* 400
- Rheum* 221, 393
 - palmatum var. tanguticum 393
- Rhinanthus* 484
- Rhipsalis* 385, 531
- Rhizobium* **249**, 253, 441
- Rhizocarpon geographicum* **304**
- Rhizopus stolonifer* 291
- Rhodiola* 429
 - rosea 132, 429
- Rhodobionta* 265
- Rhododendroideae* 402
- Rhododendron* 575
 - dauricum 401, 575
- Rhodophycota* 272
- Rhodophyta* 272
- Rhynia* 311
 - major **311**

- Rhyniales 312
 Rhyniophyta 308, 311
 Rhyniopsida 312
 Rhytidadelphus 319
 Ribes 431
 — *acidum* 431
 — *nigrum* 135, 431, **431**
 — *rubrum* 431
 — *spicatum* 431
 Riccia fluitans 316
 Ricinus communis 423
 Rodimenia 275
 Rosa 216
 — *acicularis* 575
 — *canina* 434, **434**
 — *centifolia* 212
 — *chinensis* 436
 — *damascena* 212, **436**
 Rosaceae 432
 Rosales 432
 Rosidae 365, 428
 Rosoideae 434, 436
 Rubia 471
 — *tinctorum* 472
 Rubiaceae 470
 Rubus **215**, 216
 — *arcticus* 433, 572
 — *caesius* 433
 — *chamaemorus* 536, 580
 — *idaeus* **432**, **433**
 — *saxatilis* 433
 Rudbeckia 497
 Rumex 391, 393
 — *acetosa* 391
 — *acetosella* 554
 — *confertus* 391
 Ruscaceae 509
 Ruscus 132, 509
 — *ponticus* **509**
 Ruta graveolens 447
 Rutaceae 446
 Rutales 446

 Saccharomyces 293
 — *cerevisiae* 294
 Saccharum officinarum 520
 Sagina nodosa **128**
 Sagittaria sagittifolia 499
 — *trifolia* 499
 Salicaceae 408
 Salicales 408
 Salicornia 94
 — *europaea* 554, 578

 Salix 187, 207, 408
 — *alba* 408
 — *caprea* 409, **409**
 — *herbacea* 572
 Salsola 390, 578
 — *collina* 224
 — *richteri* 391, 578
 Salvia 487
 — *officinalis* 488, 489
 — *pratensis* **487**
 — *splendens* 489
 Salvinia 339
 — *natans* 339, **340**
 Salviniaceae 339
 Salviniiales 339
 Salviniopsida 339
 Sambucaceae 465
 Sambucus 466
 — *canadensis* 467
 — *ebulus* 467
 — *nigra* 466, 467
 — *racemosa* **123**, 236
 Sandersonia 500
 Sanguisorba 218, 434
 — *officinalis* 436, 579
 Santalaceae 198, 455
 Santalales 455
 Santalum 456
 — *album* 456
 Sapindales 444
 Saponaria officinalis 388, **388**
 Sapotaceae 405
 Saprolegnia 263
 — *officinalis* **263**
 Saraca indica 444
 Sarcocaulon 451
 Sarracenia purpurea **157**
 Sassafras albidum 372
 Saxifraga hirculus 430
 — *stolonifera* 431
 Saxifragaceae 430
 Saxifragales 428
 Schisandra chinensis 216
 Schizaeaceae 334
 Schizaeales 333
 Scilla 505
 — *sibirica* 504, **504**
 Scirpus lacustris 515, 516, **516**
 Scleranthus 387
 Scleranthus annuus **388**
 Scopolia 480
 — *tangutica* 219
 Scorzonera 496

- tau-saghyz 497
- Scrophularia* 484, 485
- Scrophulariaceae* 484
- Scrophulariales* 484
- Scutellaria baicalensis* 489
- *galericulata* 487
- Secale cereale* 139, 519
- Sechium* 411
- *edule* 411
- Securinea suffruticosa* 422
- Sedum* 132, 187, 429, 553
- *acre* 429
- *telephium* 429
- Selaginella* 322
- *rupestris* 322
- *sanguinolenta* 322
- *selaginoides* 322, 323
- *tamariscina* 322
- Selaginellaceae* 322
- Selaginellales* 322
- Selenicereus* 386
- *grandiflorus* 386
- Sempervivum* 132, 429, 553
- *soboliferum* 429, 429
- Sequoia sempervirens* 351, 358
- Sequoiadendron giganteum* 351
- Setaria italica* 520
- Sida rhombifolia* 419
- Sigillaria* 320
- Silene* 387
- Sinapis alba* 416
- *nigra* 416
- Sinopteridiaceae* 339
- Sium* 464
- Smilax* 132
- Solanaceae* 479
- Solanales* 479
- Solanum andigenum* 480
- *dulcamara* 171, 479
- *laciniatum* 479
- *melongena* 480
- *tuberosum* 479, 479
- Sonchus* 493
- Sophora pachycarpa* 578
- Sorbus* 221, 433
- Sorghum vulgare* 211, 519
- Sparganiaceae* 524
- Sparganium* 524
- *emersum* 524, 524
- *erectum* 524
- *minimum* 524
- Spargula* 387
- Sphagnidae* 318
- Sphagnum* 315, 318, 318, 579
- Sphenophyta* 324
- Spinacia* 391
- *oleracea* 391
- Spiraea* 576
- *japonica* 209
- *salicifolia* 209
- Spiraeoideae* 434, 436
- Spirodela polyrrhiza* 523, 523
- Spirogyra* 283, 284
- Stachys* 488
- Staphylococcus* 260
- Stellaria* 211, 387
- *media* 387, 532
- Stellera chamaejasme* 427
- Sterculiaceae* 419
- Stipa* 576
- Stratiotes aloides* 499
- Strelitziaceae* 514
- Streptococcus* 249
- Streptomyces* 249
- Strophanthus* 476
- Struvea* 281
- Strychnos* 470
- *nux-vomica* 470, 470
- *toxifera* 470
- Stylites* 323
- Styphnolobium japonicum* 209, 212, 218, 393, 444
- Styracaceae* 405
- Styrax obassia* 406
- Suaeda* 578
- Subularia aquatica* 414
- Succisa pratensis* 469
- Suillus* 298
- Swertia* 473
- *perennis* 473
- Swida alba* 461
- *sanguinea* 461
- Symphoricarpos rivularis* 467
- Symphytum officinale* 483
- Symplocaceae* 405
- Synchytrium endobioticum* 264
- Syringa* 209
- *amurensis* 478
- *josikaea* 478
- *persica* 478
- *vulgaris* 126, 155, 478
- Syzygium* 438
- *aromaticum* 212, 438
- Tagetes* 497
- Talaromyces* 302

- Tamaricaceae 410
 Tamaricales 409
 Tamarindus indica 444
 Tamarix 410
 — ramosissima 410, **410**
 Tamus 509
 — communis 510
 Tanacetum vulgare 497
 Taraxacum 493
 — kok-saghyz 497
 — officinale 223, **494**, 495, 497, 532
 Taxaceae 354, 357
 Taxales 357
 Taxodiaceae 358
 Taxodium mucronatum 351, 358
 Taxus 357
 — baccata 357, **357**
 Tectona grandis 489, **489**
 Tenericutobacteria 260
 Thalictrum 380
 — foetidum 381
 Thea sinensis 398
 Theaceae 398
 Theales 398
 Thelypteridaceae 335
 Thelypteris palustris 337
 Theobroma cacao 206, 220, 419, **420**
 Thermopsis lanceolata 577
 Thesium 456
 — divaricatum **455**
 Thespesia populnea 419
 Thevetia peruviana 476
 Thiobacillus **249**
 Thlaspi arvense **128**, 416
 Thracelomonas grandis **271**
 Thymelaea passerina 427
 Thymelaeaceae 427
 Thymelaeales 427
 Thymus serpyllum 171
 Tigridia 501
 Tilia 212, 223, 416, 417
 — amurensis 417, 575
 — begoniifolia 417
 — cordata 221, 417, **417**, 575
 — platyphyllos 417
 — sibirica 417
 Tiliaceae 416
 Tmesipteris 324
 Toxicodendron orientale **448**
 Trachomitum 474, 476
 Trachycarpus fortunei 520
 Trapaeolaceae 452
 Trapaeolum **123**
 — majus **157**, 452
 Trebouxia 304
 Trentepohlia 304
 Theponema **249**
 Trichia **265**
 Trichomanes 338
 Trichomycetes 290
 Trichosanthes 411
 Tricyrtis 500
 Trientalis europaea 404, 573
 Trifolium 150, **441**, 442
 — repens **123**
 Trilliaceae 510
 Trillium 510
 Trimerophytales 312
 Tripleurospermum inodorum **494**
 Triticum 519
 — aestivum **226**
 Triumphetta 417
 — procumbens **417**
 Triurididae 365
 Trochodendron **92**
 Trollius 171, 216
 — asiatica 380
 — europaeus 380
 Treponema **249**
 Tuber 298
 — aestivum **291**
 Tubuliflorae 495
 Tulipa 219, 222, 502
 Turbinicarpus 386
 Tussilago farfara 493, 497
 Typha 525
 — angustifolia 525
 — latifolia **524**, 525
 Typhaceae 525
 Typhales 524

Ulmaceae 423
 Ulmus 423
 — carpinifolia 423
 — glabra 423
 — japonica 424
 — laevis **127**, 423, **423**
 Umbelliferae 236, 463
 Ungernia 507
 Urena lobata 419
 Urginea maritima 505
 Urtica 235
 — cannabina 425
 — dioica 225, 235, 425, **425**, 426, 532
 — urens 425, 532
 Urticaceae 425

Urticales 423
Usnea 307
— longissima **304**
Ustilago 301, **301**

Vaccinioideae 402
Vaccinium 403
— arctostaphylos 402
— hirtum 402
— macrocarpon 403
— myrtilus 219, 402, 403
— ovalifolium 402
— praestans 402
— uliginosum 402
— vitis-idaea 219, 402
Valeriana 467
— officinalis 188, 467, 468, **468**
Valerianaceae 467
Vallisneria 499
Vanda 512
Vanilla planifolia 512
Vegetabilia 29, 308
Veratrum lobelianum 501, **501**
Verbascum 211, 484, 485
— thapsus 485, 553
Verbena officinalis 490
Verbenaceae 487, 489
Veronica 484, 485
— chamaedrys **191**, 485
— prostrata 209
Viburnaceae 465
Viburnum opulus 465, 466
Vicia **187**
— faba **441**, 443, 444
Victoria regia 148, 375
Vigna radiata 444
Vinca 474
— minor 475, **475**
Viola 406
— arvensis 407
— odorata 407
— riviniana 406
— tricolor 222, 407, **407**
— × wittrockiana 407
Violaceae 406
Violales 406

Virae 246
Viscaceae 456
Viscum album 456, **456**
— coloratum 456
Vitaceae 460
Vitales 460
Vitex 489
Vitis 170, 213
— amurense 460
— labrusca 461
— sylvestris 461
— vinifera 135, **191**, 460, **460**, 461
Volvariella esculenta 298
Volvox 282
— aureus **282**

Weigela 467
Welwitschia mirabilis 348, **348**
Welwitschiaceae 348
Welwitschiales 347, 348
Williamsonia sewardiana **345**
Wisteria sinensis 444
Wolffia arrhiza 523
Woronichinia naegiliana **256**

Xanthium 493
Xanthoria parietina 307
Xerocomus badius 298
Xiphion 501

Yucca 507

Zea 518
— mays **139**, 519
Zigocactus 386
Zingiber officinale 513
Zingiberaceae 513
Zingiberales 513
Ziziphus jujuba 458
Zooflagellata 272
Zosterophyllophyta 308, 312
Zosterophyllopsida 312
Zosterophyllum 312, **312**
Zygomycetes 290
Zygomycota 290
Zygopteridopsida 330

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Предисловие</i>	3
<i>История ботаники в датах</i>	5
Введение	14
Главнейшие принципы организации живого	15
Химический состав живых организмов	15
Обмен веществ и энергии	16
Рост, развитие, онтогенез, эволюция и самовоспроизведение	18
Уровни организации живого	19
Этапы эволюции живого	20
Гипотеза эндосимбиоза (симбиогенеза)	26
Макросистемы живых организмов	27
Ботаника и ее разделы	30
Автотрофы и биосфера	31
Растения и человек	32
Растения, растительные ресурсы и человеческие цивилизации	33
Центры происхождения культурных растений	34
Ботаника и фармация	35

I. ЦИТОЛОГИЯ

Глава 1. КЛЕТКА, СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ	37
Прокариотическая и эукариотическая клетки	38
Животная, растительная и грибная клетки	39
Строение растительной клетки	41
Протопласт	41
Вакуоль	59
Клеточная стенка	64

II. АНАТОМИЯ, МОРФОЛОГИЯ И ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Глава 2. ТКАНИ	68
Меристемы, или образовательные ткани	69
Покровные ткани	72
Покровные ткани первичного тела растения	73
Покровные ткани вторичного тела растения	79
Проводящие ткани	81
Механические ткани	89
Основные ткани	92
Выделительные (секреторные) ткани	94
Глава 3. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О БИОХИМИИ И ФИЗИОЛОГИИ КЛЕТКИ	100
Энергия и живые клетки	100
Фотосинтез	101
Дыхание и брожение	109
Движение веществ в клетки и из клеток	113

Глава 4. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ	117
Ветвление	118
Органы растений	119
Органогенез	121
Побег и система побегов	122
Листорасположение, листовая мозаика	125
Особенности роста побегов и типы побегов, определяемые их положением в пространстве. Формирование систем побегов	127
Специализация и метаморфозы побегов	129
Стебель	132
Лист	146
Корень и корневая система	157
Жизненные формы	169

Глава 5. РОСТ, РАЗВИТИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ	172
Рост и индивидуальное развитие	172
Размножение	176

Глава 6. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ	182
Цветок	184
Морфология цветка	186
Семязачаток	198
Опыление	202
Оплодотворение	204
Соцветия	205
Плоды	212
Соплодия	222
Семя	225

III. СИСТЕМАТИКА

Глава 7. СИСТЕМАТИКА КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ НАУКА	232
Разделы систематики	232
Типы систем	233
Таксономические категории и таксоны, бинарная номенклатура	235
Методы систематики растений	236
Объекты исследований	239
Основы эволюционного учения	240
Главнейшие положения синтетической теории эволюции	240
Вид — основной этап эволюционного процесса	244
Макроэволюция и филогенез	245

Глава 8. НЕКЛЕТОЧНЫЕ — NONCELLULATA И ДОЯДЕРНЫЕ (ПРЕДЪЯДЕРНЫЕ) ОРГАНИЗМЫ — PROCARYOTA	246
<i>Империя</i> неклеточные организмы — Noncellulata	246
<i>Империя</i> клеточные организмы — Cellulata	247
<i>Подимперия</i> доядерные (предъядерные) организмы, или прокариоты — Procaryota	247
<i>Царство</i> археобактерии — Archaeobacteria, или Archaeobacteriobiota	250
<i>Царство</i> настоящие бактерии, или эубактерии — Eubacteria, или Eubacteriobiota	251
<i>Грамотрицательные микроорганизмы</i>	255
<i>Подцарство</i> оксифотобактерии — Oxyphotobacteria	255
<i>Подцарство</i> аноксифотобактерии — Anoxyphotobacteria	257

Подцарство скотобактерии — Scotobacteria	258
Подцарство спирохеты, или спирохетобактерии — Spirochaetae, Spirochaetobacteria	258
Грамположительные микроорганизмы	259
Подцарство лучистые бактерии — Actinobacteria	259
Подцарство настоящие грамположительные бактерии — Eufirmicutobacteria	259
Подцарство микоплазмы — Tenericutobacteria	260
Глава 9. ПОДИМПЕРИЯ ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, ИЛИ ЭУКАРИОТЫ — EUCARYOTA	260
Царство протоктисты — protocista	261
Грибоподобные протоктисты	262
Отдел оомикоты — Oomycota	263
Отдел хитридиомикоты — Chytridiomycota	264
Отдел слизевики — Мухомикоты, или Mycetozoa	264
Протоктисты — водоросли	265
Общая характеристика водорослей-протоктист	267
Отдел эвгленовые — Euglenophycota	271
Отдел багрянки, или красные водоросли — Rhodophycota (= Rhodophyta)	272
Отдел перидинии, динофиты, или динофлагеллаты — Peridiniophycota (= Ругрофиты)	275
Отдел диатомовые водоросли, диатомеи — Diatomophycota (= Bacillariophyta)	276
Отдел бурые водоросли, или фукофиты — Fucophycota (= Phaeophyta)	277
Отдел зеленые водоросли — Chlorophycota (= Chlorophyta)	280
Значение водорослей в природе и жизни человека	284
Глава 10. ЦАРСТВО ГРИБЫ — MYCETALIA, FUNGI, ИЛИ MYCOTA	285
Отдел зигомикоты — Zygomycota	290
Отдел аскомикоты, или сумчатые грибы — Ascomycota	291
Отдел базидиомикоты — Basidiomycota	295
Отдел дейтеромикоты, или несовершенные грибы, — Deuteromycota, или Fungi Imperfecti	301
Отдел лишайники — Lichenes, или Phycomycota	303
Глава 11. ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ — PLANTES (= VEGETABILIA)	308
Споровые растения	309
Отдел риниевые, риниофиты — Rhyniophyta	311
Отдел зостерофилловые — Zosterophyllophyta	312
Отдел моховидные — Bryophyta	312
Класс печеночники, или печеночные мхи — Marchantiopsida, или Hepaticopsida	315
Класс листостебельные мхи — Bryopsida, или Musci	317
Подкласс сфагновые мхи — Sphagnidae	318
Подкласс бриевые мхи — Bryidae	318
Отдел плауновидные — Lycopodiophyta	320
Класс плауновые — Lycopodiopsida	321
Класс полушниковые, или шильниковые — Isoëtopsida	322
Порядок селлагинелловые — Selaginellales	322
Порядок полушниковые — Isoëtales	323
Отдел псилотовидные — Psilotophyta	323
Отдел хвощевидные — Equisetophyta (= Sphenophyta)	324
Отдел папоротниковидные, или папоротники — Polypodiophyta	327

Классы аневрофитовые — Aneurophytopsida, археоптерисовые — Archaeopteridopsida, кладоксилловые — Cladoxylopsida и зигоптерисовые — Zygotpteridopsida	330
Класс офиглоглоссовые, или ужовниковые — Ophioglossopsida	330
Класс мараттиевые — Marattiopsida	331
Класс полиподиевые — Polypodiopsida	332
Подкласс полиподиевые — Polypodiidae	332
Порядок осмундовые — Osmundales	332
Порядок схизейные — Schizaeales	333
Порядок полиподиевые — Polypodiales	334
Порядок циатейные — Cyatheales	335
Класс марсилевые — Marsileopsida	338
Класс сальвиниевые — Salviniopsida	339
Глава 12. СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ. ГОЛОСЕМЯННЫЕ	340
Отдел голосемянные — Pinophyta, или Gymnospermae	341
Класс семенные папоротники, или птеридоспермы — Lyginopteridopsida, или Pteridospermae	343
Класс беннеттитовые — Bennettitopsida	344
Класс саговниковые, или цикадовые — Cycadopsida	345
Класс гинкговые — Ginkgoopsida	346
Класс гнетовые — Gnetopsida	347
Порядок гнетовые — Gnetales	347
Порядок вельвичиевые — Welwitschiales	348
Порядок эфедровые — Ephedrales	349
Класс хвойные — Pinopsida	350
Подкласс хвойные — Pinidae	350
Порядок сосновые — Pinales	354
Глава 13. ОТДЕЛ ЦВЕТКОВЫЕ, ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЯННЫЕ —	
MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE	359
Происхождение цветковых	361
Главнейшие системы цветковых	362
Критерии эволюционной продвинутости цветковых	364
Наиболее вероятные направления эволюционных изменений органов цветковых растений	365
Главнейшие таксономические группы цветковых	365
Класс двудольные — Magnoliopsida, или Dicotyledones	369
Подкласс магнолииды — Magnoliidae	369
Порядок магнолиевые — Magnoliales	370
Порядок лавровые — Laurales	371
Порядок перцевые — Piperales	372
Порядок кирказоновые — Aristolochiales	373
Порядок раффлезиевые — Rafflesiales	374
Порядок непентовые — Nepenthales	375
Порядок нимфейные — Nymphaeales	375
Порядок роголистниковые — Ceratophyllales	377
Порядок лотосовые — Nelumbonales	377
Подкласс ранункулиды — Ranunculidae	378
Порядок лютиковые — Ranunculales	378
Порядок маковые — Papaverales	381
Порядок пионовые — Paeoniales	383
Подкласс кариофиллиды — Caryophyllidae	383
Порядок гвоздичные — Caryophyllales	384
Порядок гречишные — Polygonales	391

Подкласс гаммелииды — Hamamelididae	393
Порядок гаммелисовые — Hamamelidales	393
Порядок эвкоммиевые — Eucommiales	394
Порядок ореховые — Juglandales	394
Порядок буковые — Fagales	395
Подкласс дилленииды — Dilleniidae	398
Порядок диллениевые — Dilleniales	398
Порядок чайные — Theales	398
Порядок актинидиевые — Actinidiales	401
Порядок вересковые — Ericales	401
Порядок первоцветные — Primulales	404
Порядок эбеновые, или хурмовые — Ebenales	405
Порядок фиалковые — Violales	406
Порядок ивовые — Salicales	408
Порядок тамарисковые — Tamaricales	409
Порядок тыквенные — Cucurbitales	410
Порядок бегониевые — Begoniales	413
Порядок каперсовые — Capparales	413
Порядок мальвовые — Malvales	416
Порядок молочайные — Euphorbiales	421
Порядок крапивные — Urticales	423
Порядок волчниковые — Thymelaeales	427
Подкласс розиды — Rosidae	428
Порядок камнеломковые — Saxifragales	428
Порядок росянковые — Droserales	431
Порядок розоцветные — Rosales	432
Порядок миртовые — Myrtales	436
Порядок бобовые — Fabales	440
Порядок сапидовые — Sapindales	444
Порядок рутовых — Rutales	446
Порядок льновые — Linales	449
Порядок гераниевые — Geraniales	450
Порядок бальзаминовые — Balsaminales	453
Порядок истодовые — Polygalales	453
Порядок бересклетовые — Celastrales	454
Порядок санталовые — Santalales	455
Порядок крушиновые — Rhamnales	457
Порядок виноградные — Vitales	460
Порядок кизилые — Cornales	461
Порядок зонтичные — Apiales	462
Порядок ворсянковые — Dipsacales	465
Подкласс ламииды — Lamiidae	469
Порядок горечавковые — Gentianales	469
Порядок маслиновые — Oleales	477
Порядок пасленовые — Solanales	479
Порядок вьюнковые — Convolvulales	480
Порядок бурачниковые — Boraginales	482
Порядок норичниковые — Scrophulariales	484
Порядок губоцветные — Lamiales	487
Подкласс астериды — Asteridae	490
Порядок колокольчиковые — Campanulales	490
Порядок сложноцветные, или астровые — Asterales	492
Класс однодольные — Liliopsida, или Monocotyledones	497
Подкласс алисматиды — Alismatidae	497
Порядок сусакные — Butomales	497

Порядок водокрасовые — Hydrocharitales	498
Порядок частуховые — Alismatales	499
Порядок рдестовые — Potamogetonales	499
Подкласс лилии — Liliidae	500
Порядок лилейные — Liliales	500
Порядок амариллисовые — Amarillidales	503
Порядок спаржевые — Asparagales	507
Порядок диоскорейные — Dioscoreales	509
Порядок орхидные — Orchidales	510
Порядок бромелиевые — Bromeliales	513
Порядок имбирные — Zingiberales	513
Порядок ситниковые — Juncaceae	514
Порядок осоковые — Cyperales	515
Порядок злаки — Poales	517
Подкласс арециды — Arecidae	520
Порядок пальмы — Arecales	520
Порядок аронные — Araceae	522
Порядок рогозовые — Typhales	524

IV. РАСТЕНИЯ, ПРОСТРАНСТВО И СРЕДА

Глава 14. ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ	526
Основные понятия ботанической географии	526
География растений, или фитогеография	528
Учение об ареалах, или хорология	528
Учение о флорах	533
Флористическое районирование земного шара	537
Историческая география растений	541
Глава 15. ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ	543
Основные понятия	543
Свет	548
Тепло	550
Вода	552
Химические факторы	553
Механические факторы	554
Биотические факторы	555
Глава 16. ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОБОТАНИКИ	556
Основные понятия	557
Состав, структура и строение фитоценозов	558
Классификация растительности	564
Климатические зоны и зоны растительности	565
Климатодиаграммы	567
География растительности	569
Зональность растительности стран СНГ	570
Заключение	581
Самые, самые... (из книги рекордов Гиннеса)	583
Список литературы	587
Указатель терминов	588
Указатель русских названий	605
Указатель латинских названий	623