

О.А. Коровкин

БОТАНИКА

Допущено

УМО вузов Российской Федерации по агрономическому образованию
в качестве **учебника** для подготовки бакалавров
по направлениям 35.03.03 «Агрохимия и агропочвоведение»,
35.03.04 «Агрономия», 35.03.05 «Садоводство»,
35.03.07 «Технология производства и переработки
сельскохозяйственной продукции»

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73
К68

Рецензенты:

Н.И. Шорина, проф. кафедры ботаники Московского педагогического государственного университета, д-р биол. наук, проф.

И.Г. Тараканов, заведующий кафедрой физиологии растений РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, д-р биол. наук, проф.

Коровкин О.А.

К68 Ботаника : учебник / О.А. Коровкин — М. : КНОРУС, 2016. — 434 с. — (Бакалавриат).

ISBN 978-5-406-04139-0

DOI 10.15216/978-5-406-04139-0

Содержит современные данные о внешнем и внутреннем строении растений, их жизнедеятельности, способах размножения, взаимоотношениях с окружающей средой, закономерностях распределения по поверхности планеты и хозяйственном значении. Сведения о систематике представлены в эволюционном аспекте и показывают значение растений в природе и жизни человека. Представлены материалы по географии растений, геоботанике, включая агрофитоценологию. При изложении материалов основное внимание уделено хозяйственно значимым растениям.

Соответствует ФГОС ВО 3+.

Для студентов бакалавриата по направлениям подготовки «Агрономия», «Агрохимия и агропочвоведение», «Садоводство», «Ландшафтная архитектура», «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции», «Лесное дело», «Биология», «Биотехнология».

УДК 58(075.8)

ББК 28.5я73

Коровкин Олег Алексеевич

БОТАНИКА

Сертификат соответствия № РОСС RU. АЕ51. Н 16604 от 07.07.2014.

Изд. № 7966. Подписано в печать 01.07.2015. Формат 60×90/16.

Гарнитура «Newton». Печать офсетная.

Усл. печ. л. 27,5. Уч.-изд. л. 24,0. Тираж 500 экз.

ООО «Издательство «КноРус».

117218, г. Москва, ул. Кедрова, д. 14, корп. 2.

Тел.: 8-495-741-46-28.

E-mail: office@knorus.ru <http://www.knorus.ru>

Отпечатано в ООО «Контакт».

107150, г. Москва, проезд Подбельского 4-й, д. 3.

ISBN 978-5-406-04139-0

© Коровкин О.А., 2016

© ООО «Издательство «КноРус», 2016

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	9
Раздел I. МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ	
Глава 1. Вегетативные и генеративные органы растений	12
<i>Контрольные вопросы</i>	16
Глава 2. Строение зародыша и проростка семенных растений	16
<i>Контрольные вопросы</i>	18
Глава 3. Корень и корневые системы	18
3.1. Функции корня	18
3.2. Классификация корней	19
3.3. Классификация корневых систем	20
3.4. Метаморфозы корня	22
<i>Контрольные вопросы</i>	31
Глава 4. Побег и побеговые системы	31
4.1. Функции, образование и особенности строения побега	31
4.2. Стебель	32
4.3. Лист	35
4.4. Почка	42
4.5. Ветвление побега и нарастание побеговых систем	45
4.6. Соцветия	49
4.6.1. Структура соцветия	49
4.6.2. Классификация соцветий	50
4.6.3. Моноподиальные соцветия	51
4.6.4. Симподиальные соцветия	53
4.7. Метаморфозы побега	55
4.7.1. Надземные метаморфозы побега	55
4.7.2. Подземные метаморфозы побега	66
<i>Контрольные вопросы</i>	73

Глава 5. Жизненные формы растений	74
<i>Контрольные вопросы</i>	78
Глава 6. Гистология с основами цитологии	78
6.1. Растительная клетка	78
6.1.1. Общие представления о строении растительной клетки	78
6.1.2. Протопласт	80
6.1.2.1. Цитоплазма	82
6.1.2.2. Ядро	90
6.1.3. Производные протопласта	92
6.1.3.1. Физиологически активные вещества	93
6.1.3.2. Клеточные включения	94
6.1.3.3. Клеточный сок и вакуоли	98
6.1.3.4. Клеточная стенка	102
6.1.4. Деление растительной клетки	108
6.1.5. Онтогенез клетки	111
6.2. Ткани растений	113
6.2.1. Понятие о ткани. Классификация растительных тканей	113
6.2.2. Образовательные ткани, или меристемы	114
6.2.3. Постоянные ткани	116
6.2.3.1. Покровные ткани	116
6.2.3.2. Поглощающие ткани	123
6.2.3.3. Ассимиляционные ткани	124
6.2.3.4. Запасающие ткани	125
6.2.3.5. Аэренхима (воздухоносная ткань)	126
6.2.3.6. Механические ткани	127
6.2.3.7. Проводящие ткани и комплексы	130
6.2.3.8. Выделительные ткани	138
6.2.3.9. Основная паренхима	142
<i>Контрольные вопросы</i>	143
Глава 7. Анатомия вегетативных органов	143
7.1. Анатомия корня	143
7.1.1. Апекс и зоны корня	143
7.1.2. Первичное строение корня	145
7.1.3. Вторичное строение корня	148
7.1.4. Анатомия корнеплода	150
7.1.5. Ветвление корней	151
7.1.6. Роль перицикла в корне	152

7.2. Анатомия стебля	152
7.2.1. Строение апекса побега	152
7.2.2. Первичное анатомическое строение стебля	154
7.2.3. Строение стебля однодольных растений	156
7.2.4. Строение стебля травянистых двудольных растений	159
7.2.5. Строение стебля многолетнего двудольного древесного растения	163
7.2.6. Особенности анатомического строения стебля древесных хвойных растений	168
7.2.7. Возрастные изменения у стволов древесных растений	169
7.2.8. Использование древесных тканей	171
7.3. Анатомия листа	172
7.3.1. Анатомия типичного листа покрытосеменных растений	172
7.3.2. Особенности анатомического строения листа хвойных растений	177
7.3.3. Старение листьев и листопад	178
<i>Контрольные вопросы</i>	180
Глава 8. Размножение растений	181
8.1. Типы размножения растений	181
8.2. Бесполое размножение	182
8.2.1. Вегетативное размножение	182
8.2.2. Собственно бесполое размножение	186
8.3. Половое размножение	187
8.4. Чередование ядерных фаз и поколений	189
<i>Контрольные вопросы</i>	190
 Раздел II. СИСТЕМАТИКА ЦАРСТВА РАСТЕНИЯ — PLANTAE	
Глава 9. Систематика как наука	191
9.1. Введение в систематику	191
9.2. Общая характеристика растений как объектов систематики	193
<i>Контрольные вопросы</i>	195
Глава 10. Низшие растения, или Водоросли — <i>Algae</i>	196
10.1. Общая характеристика водорослей	196
10.2. Цитологические особенности водорослей	198
10.3. Размножение водорослей	199
10.4. Чередование поколений у водорослей	200
10.5. Значение водорослей	201
<i>Контрольные вопросы</i>	202

Глава 11. Общая характеристика высших растений — <i>Embryobionta</i> . . .	203
<i>Контрольные вопросы</i>	<i>205</i>
Глава 12. Высшие споровые растения	205
12.1. Отдел Проптеридофиты — <i>Propteridophyta</i>	205
12.2. Отдел Моховидные — <i>Bryophyta</i>	206
12.3. Отдел Псилотовидные — <i>Psilotophyta</i>	211
12.4. Отдел Плауновидные — <i>Lycopodiophyta</i>	212
12.5. Отдел Хвощевидные — <i>Equisetophyta</i>	214
12.6. Отдел Папоротниковидные — <i>Polypodiophyta</i>	217
<i>Контрольные вопросы</i>	<i>221</i>
Глава 13. Высшие семенные растения	222
13.1. Отдел Сосновые — <i>Pinophyta</i> , или Голосеменные — <i>Gymnospermae</i> . .	223
13.1.1. Общая характеристика голосеменных растений	223
13.1.2. Размножение голосеменных растений	224
13.1.3. Систематика отдела Сосновые — <i>Pinophyta</i>	228
13.1.3.1. Класс Семенные папоротники — <i>Pteridospermatopsida</i> . .	228
13.1.3.2. Класс Беннеттитовые — <i>Bennettitopsida</i>	229
13.1.3.3. Класс Саговниковые — <i>Cycadopsida</i>	229
13.1.3.4. Класс Кордаитовые — <i>Cordaitopsida</i>	230
13.1.3.5. Класс Гинкговые — <i>Ginkgoopsida</i>	231
13.1.3.6. Класс Сосновые, или Пинопсиды — <i>Pinopsida</i>	232
13.1.3.7. Класс Гнетовые — <i>Gnetopsida</i>	239
13.2. Отдел Магнолиевые — <i>Magnoliophyta</i> , или Покрытосеменные — <i>Angiospermae</i>	242
13.2.1. Общая характеристика покрытосеменных растений	242
13.2.2. Цветок	245
13.2.2.1. Общие особенности строения цветка	245
13.2.2.2. Околоцветник	248
13.2.2.3. Андроцей	252
13.2.2.4. Гинецей	255
13.2.2.5. Семязачаток	258
13.2.3. Цветение	261
13.2.4. Опыление	264
13.2.5. Оплодотворение	268
13.2.6. Семя	270
13.2.7. Прорастание семян	275
13.2.8. Плод	280
13.2.8.1. Принципы классификации плодов	280

13.2.8.2. Основные типы плодов	282
13.2.8.3. Распространение плодов и семян	296
<i>Контрольные вопросы</i>	299
Глава 14. Систематика отдела Магнолиевые, или Покрытосеменные, — <i>Magnoliophyta</i>, или <i>Angiospermae</i>	299
14.1. Системы покрытосеменных и принципы классификации	299
14.2. Класс Магнолиоиды — <i>Magnoliopsida</i> , или Двудольные — <i>Dicotyledoneae</i>	302
14.2.1. Подкласс Магнолииды (<i>Magnoliidae</i>)	303
14.2.2. Подкласс Ранункулиды — <i>Ranunculidae</i>	304
14.2.3. Подкласс Кариофиллиды — <i>Caryophyllidae</i>	307
14.2.4. Подкласс Дилленииды — <i>Dilleniidae</i>	311
14.2.5. Подкласс Розиды — <i>Rosidae</i>	319
14.2.6. Подкласс Ламииды — <i>Lamiidae</i>	332
14.2.7. Подкласс Астериды — <i>Asteridae</i>	339
14.3. Класс Лилиоиды — <i>Liliopsida</i> , или Однодольные — <i>Monocotyledoneae</i>	344
14.3.1. Подкласс Лилииды — <i>Liliidae</i>	345
<i>Контрольные вопросы</i>	357
 Раздел III. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ	
Глава 15. Экология растений как наука	358
<i>Контрольные вопросы</i>	361
Глава 16. Абиотические экологические факторы	361
16.1. Свет как экологический фактор	361
16.2. Температура как экологический фактор	367
16.3. Вода как экологический фактор	370
16.4. Воздух как экологический фактор	376
16.5. Почвенные, или эдафические, факторы	378
16.6. Орографические факторы	381
16.7. Биотические факторы	382
<i>Контрольные вопросы</i>	386
Глава 17. Жизненные формы, или биоморфы	386
<i>Контрольные вопросы</i>	389
Глава 18. Экология популяций	389
<i>Контрольные вопросы</i>	392

Раздел IV. ОСНОВЫ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

Глава 19. Учение об ареалах	393
<i>Контрольные вопросы</i>	397
Глава 20. Учение о флоре	397
<i>Контрольные вопросы</i>	401
Глава 21. Культурная флора	401
<i>Контрольные вопросы</i>	403

Раздел V. ОСНОВЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

Глава 22. Растительное сообщество, или фитоценоз	404
<i>Контрольные вопросы</i>	409
Глава 23. Агрофитоценоз	410
<i>Контрольные вопросы</i>	411
Глава 24. Классификация и география растительности	411
24.1. Классификация растительности	411
24.2. География растительности	412
<i>Контрольные вопросы</i>	413
Предметный указатель	414
Указатель русских названий родов и семейств растений	427
Рекомендуемая литература	434

Ботаника (от греч. «ботанэ» — зелень, трава) — наука о растительных организмах. Знания о растениях стали накапливаться уже с самых первых этапов существования человечества. Ведь они играли в жизни людей весьма важную роль: давали легкодоступную пищу, позволяли защищаться от непогоды, излечивали раны и болезни. Именно поэтому люди должны были ради своего выживания научиться отличать полезные растения среди окружающего их огромного многообразия растительного мира. Прошло много тысячелетий до того времени, когда накопленные сведения о растениях положили начало ботанике как науке, причем одной из древнейших мировых наук.

Считают, что наука ботаника возникла около 2,4 тыс. лет тому назад. Ее основоположниками были выдающиеся ученые Древнего мира — Аристотель и Теофраст, жившие в IV в. до н.э. Эти ученые могли уже различать более 600 видов растений, не только европейских, но и завезенных из других частей света. Теофраст был учеником Аристотеля и оказался первым, кто сумел обобщить накопленные сведения о растениях в виде письменных трактатов. Поэтому его часто называют отцом ботаники.

Все организмы нашей планеты для обеспечения своего существования используют два источника энергии. Одни из них, называемые гетеротрофными, способны извлекать энергию из органических веществ, созданных другими организмами. Типичные гетеротрофы — большинство бактерий, грибы и животные. Другие организмы способны самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических, используя для этого либо энергию, получаемую в процессе окисления неорганических веществ (хемоавтотрофные организмы), либо энергию света (фотоавтотрофные организмы). Фотоавтотрофные организмы представлены пурпурными бактериями, цианобактериями и растениями. Именно растения — основные поставщики органического вещества на Земле.

Как биологическая наука ботаника изучает растения на разных уровнях их структурно-функциональной организации. Молекулярный, или суборганизменный, уровень — самый нижний и наиболее древний; по нему проходит граница между неживой материей и организмом. Следующий уро-

вень более высокого ранга — клеточный. Закономерности строения клетки и биохимических процессов, в ней проходящих, сходны у всех организмов, имеющих клеточное строение. Из клеток слагаются ткани и органы растения — это уже органный уровень организации. Организменный уровень — уровень целостного организма с присущими ему основными свойствами: способностью к размножению, изменчивостью и наследственностью. Растительные организмы не существуют поодиночке — растения одного вида живут группами — популяциями, составляя популяционно-видовой уровень организации. Наивысший уровень организации живой материи — экосистемный, или биосферно-биоценотический. На этом уровне сообщества всех организмов — биоценозы — составляют единый комплекс с их средой обитания — экосистемы.

Растения как автотрофные фотосинтезирующие организмы составляют основу экосистемы и являются продуцентами, т.е. организмами, способными синтезировать органические вещества из неорганических. Образовавшиеся органические вещества в экосистеме потребляют гетеротрофные организмы — консументы. После отмирания и продуцентов, и консументов их органические останки используют гетеротрофные редуценты (бактерии и грибы), превращая их снова в неорганические (минеральные) вещества, используемые растениями-продуцентами в процессе синтеза органических веществ. Таким образом в экосистеме происходит круговорот веществ и энергии.

Возникнув как единая наука, ботаника активно развивалась, накапливала со временем все больше новых сведений о разных сторонах жизнедеятельности растений. Это привело к тому, что ботаника разделилась на ряд самостоятельных конкретных наук. Одной из первых сформировалась и обособилась **морфология** — наука о внешнем и внутреннем строении растений. Морфологию можно разделить на макроскопическую и микроскопическую. Макроскопическая морфология, или органография, изучает внешнее строение растений и их органов, их изменение в процессе индивидуального (онтогенез) или исторического (филогенез) развития, а также под действием условий внешней среды. Микроскопическая морфология исследует строение органов растения с помощью микроскопической техники и включает в себя такие разделы, как **цитология** — учение о строении клетки, **гистология** — учение о растительных тканях, **анатомия** — учение о внутреннем строении органов растения, **эмбриология** — учение о закономерностях развития зародыша растительного организма. Владение знаниями о внешнем и внутреннем строении растений — залог грамотной, творческой работы агронома.

Несколько позже выделился еще ряд ботанических наук. **Систематика** разрабатывает научно обоснованную классификацию растительных организмов, выявляет родственные связи между ними, устанавливает, к какому

виду, роду, семейству, классу и отделу относится растение; дает названия новым видам. Большой вклад в развитие систематики растений внес великий ученый агроном и ботаник Н.И. Вавилов. Основная задача **географии растений**, или **фитогеографии**, — изучение закономерностей распространения растений и растительных сообществ (фитоценозов) на нашей планете. **Фитоценология**, или **геоботаника**, изучает растительные сообщества — фитоценозы. Исследуются закономерности развития как фитоценозов естественных (леса, луга, болота, степи, тундры), так и искусственных (поля, сады, огороды, парки). Большое значение для практического растениеводства имеет **экология растений** — наука, изучающая взаимоотношения и взаимовлияние растительных организмов и окружающей среды. Важные задачи экологии растений — выявление закономерностей, определяющих устойчивость фитоценозов, и разработка научных основ природоохранных мероприятий. Разработкой интересных проблем занимаются такие ботанические науки, как **физиология растений** и **палеоботаника**, и ряд других. Таким образом, современная ботаника представляет собой комплекс биологических наук о растениях.

Сегодня человек, как и тысячелетия назад, весьма зависим от мира растений. Растения для него — это пища, одежда и кров, корм для домашних животных, сырье для промышленности, ценные лекарства, средства эстетического воздействия. Население Земли быстро растет, и, чтобы обеспечить его потребности, необходима интенсификация аграрного производства, в частности расширение ассортимента и повышение урожайности возделываемых растений. Эти задачи должны решать прикладные науки — растениеводство (в широком понимании) и земледелие, базирующиеся на достижениях фундаментальных наук, среди которых одно из первых мест занимает ботаника.

Так как для агронома приоритетным бесспорно является знание морфологии возделываемых растений, построение учебника несколько отличается от традиционного. Обычно в вузах курс ботаники начинают с подробного изучения цитологии растений, а их морфологию изучают лишь в конце первого семестра — в декабре, и в весьма сжатые сроки, с использованием таблиц и гербария. Изучение морфологии вегетативных органов растений в начале курса ботаники (сентябрь — октябрь) позволяет делать это более основательно и значительно расширить набор демонстрационных материалов, используя в их качестве еще вегетирующие живые растения. Более эффективному освоению материала могут способствовать и экскурсии на природу, во время которых особенности морфологии растений изучаются непосредственно в местах их произрастания. Именно по такому измененному плану уже более десяти лет автор читает курс лекций по ботанике в РГАУ — МСХА им. К.А. Тимирязева.

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Глава 1. ВЕГЕТАТИВНЫЕ И ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ

Важнейшим событием в эволюции растительного мира был выход растений на сушу. Произошло это более 400 млн лет тому назад, в начале палеозойской эры. Предшественниками наземных растений были водоросли, возникшие в водной среде и обитавшие в ней много миллионов лет. Жизнь в достаточно однородной водной среде не способствовала их морфологической эволюции — тело водорослей так и осталось с момента их возникновения до наших дней не разделенным ни на органы, ни на ткани. Такое тело растений, не дифференцированное на органы и ткани, называют *талломом*, или *слоевищем*.

Выход растений на сушу сопровождался серьезными изменениями условий их обитания и к обособлению у них двух полюсов питания — почвенного и воздушного, что привело к значительной перестройке организации их тела. У первых наземных растений произошло разделение тела на органы. *Орган* — часть тела растения, выполняющая определенные функции и имеющая определенное строение. Надземная часть растений обеспечивала прохождение процесса фотосинтеза, и у первых наземных растений — риниофитов — была вначале представлена системой цилиндрических осей — *теломов*, которые позже у их потомков трансформировались в настоящие *побеги*. Нижняя часть тела первых растений, находившаяся в заболоченной почве побережий, обеспечивала их почвенное питание — поглощение воды с растворенными в ней минеральными веществами. Сначала растения поглощали воду с помощью *ризоидов* — многоклеточных или одноклеточных нитевидных выростов, которые образовывались на нижней части их тела. Позже на появившихся побегах стали развиваться органы, отвечающие за поглощение воды, — *корни*. Корни, образующиеся на побегах, называют при-

даточными. Таким образом, в морфологической эволюции растений корни появились позже побегов, а первые корни были придаточными.

Побеги и корни — **вегетативные органы** растения. Из них состоит тело растения, они выполняют основные функции его жизнедеятельности. Теофраст считал, что тело растений состоит из трех вегетативных органов — корня, стебля и листа. Такое представление о строении тела растения сохранилось до нашего времени. Однако современные морфологи считают более верным говорить о наличии у растения всего двух вегетативных органов — корня и побега, исходя из того, что стебель и лист образуются из одной верхушечной меристемы (образовательной ткани) и друг без друга в теле растения никогда не встречаются.

Кроме вегетативных органов у высших растений выделяют **генеративные**, или **репродуктивные, органы**. К ним относятся цветок, плод и семя. Генеративные органы обеспечивают воспроизведение особи в ряду последующих поколений.

Органам растений присущи некоторые общие свойства: **полярность**, **симметрия**, **тропизм**.

Полярностью называют морфологические и физиологические различия между противоположными концами (полюсами) организма или органа. Полярность обычно проявляется вдоль оси организма или органа. Наиболее сложная полярность наблюдается у высших растений в связи с их жизнью в двух средах. Полярность у них проявляется в обособлении двух полюсов питания и разделении тела на корень и побег. Проявляется она и в различиях между нижним (базальным) и верхним (апикальным) концами какого-либо органа. Морфологические и физиологические различия четко проявляются, например, у побеговых черенков, которыми часто размножают многие культивируемые растения. Если такой черенок посадить в почву верхней частью, то из ее пазушных почек начнут развиваться побеги, а на нижней части черенка, находящейся над землей, образуются придаточные корни (рис. 1).

Под **симметрией** понимают такое положение частей предмета в пространстве, при котором плоскость симметрии разделит предмет на две зеркально

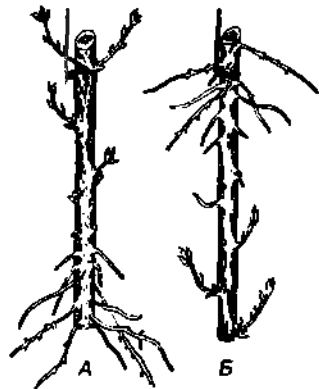


Рис. 1. Черенок ивы (*Salix sp.*), ориентированный нормально (А) и нижним концом вверх (Б) (по В. Пфефферу, 1881)

подобные половины. У растительного организма симметрия проявляется как во внешнем, так и во внутреннем строении. Она проявляется в расположении листьев относительно стебля или расположении проводящих пучков в стебле. Выделяют несколько типов симметрии (рис. 2). Симметрия называется радиальной, если через предмет можно провести более двух плоскостей симметрии. У растений такой тип симметрии типичен для стебля прямостоячего (ортотропного) побега, актиноморфного цветка. При билатеральной (двухсторонней) симметрии через предмет можно провести только две плоскости симметрии. Такая симметрия характерна, например, для стебля кактуса опунции, зародыша двудольных растений. Моносимметричны у растений дорсо-вентральные листья, стебли плагиотропных побегов, зигоморфные цветки — через них можно провести только одну плоскость симметрии. Крайне редко у растений встречаются асимметричные органы, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии, например цветок канны индийской, листья бегонии.

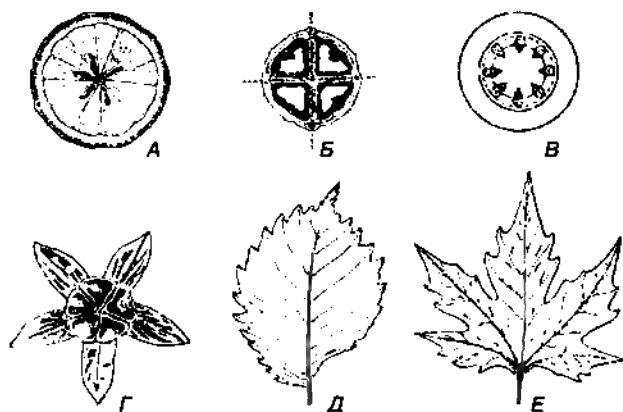


Рис. 2. Виды симметрии (по В.Х. Тутаюк, 1980, с изм.):

А — радиальная симметрия плода лимона (*Citrus limon*); Б — билатеральная симметрия семени ореха грецкого (*Juglans regia*); В — радиальная симметрия стебля клевера (*Trifolium* sp.); Г — радиальная симметрия цветка водосбора (*Aquilegia* sp.); Д — асимметрия листа вяза (*Ulmus* sp.); Е — моносимметрия листа платана восточного (*Platanus orientalis*)

Тропизмами называют особенности ростовых движений растений, с помощью которых они ориентируются в пространстве по отношению к важнейшим факторам внешней среды. Название тропизма обусловлено фактором, его вызывающим. Наиболее четко у растений проявляются фототропизм (реакция на свет), геотропизм (реакция на зем-

ное притяжение), хемотропизм (реакция на химические вещества), гидротропизм (реакция на воду) и т.д. Если рост организма или органа идет навстречу раздражающему фактору, тропизм называют положительным, если в противоположную сторону — отрицательным. Например, обычно корни растут в направлении к центру Земли, т.е. для них типичен положительный геотропизм, а побеги — наоборот: стремятся к солнцу, т.е. они обладают отрицательным геотропизмом и положительным фототропизмом (гелиотропизмом). Направление роста органов обуславливается действием гормонов — регуляторов роста, которые синтезируются самим растением (ауксинов, цитокининов и др.). Регуляторы роста влияют на скорость деления клеток и интенсивность их роста в длину лишь на одной из сторон органа, что и вызывает его изгиб и изменение направления роста. Органы растения, растущие вертикально относительно поверхности земли, называют ортотропными (например прямостоячие побеги). Органы, располагающиеся параллельно поверхности земли, называют плагиотропными (например, листья, ползучие и стелющиеся побеги).

Для побегов многих растений характерно свойство *апикального доминирования*, при котором конус нарастания побега, находящийся в верхушечной почке, подавляет развитие побегов из боковых почек, находящихся в пазухах листьев. У одних растений апикальное доминирование выражено очень сильно, у других значительно слабее. Полагают, что рост побегов из пазушных почек замедляется гормоном ауксином, который вырабатывается клетками конуса нарастания побега и, спускаясь по стеблю, тормозит процесс ветвления. В растениеводстве при выращивании растений, продуктивные органы которых — листья, апикальное доминирование может приводить к значительным потерям урожая. Для устранения этого негативного явления применяют специальный прием — *декапитацию*, заключающийся в удалении верхушки побега. В прежние времена декапитацию проводили вручную (механическая декапитация), что было весьма трудоемко. Сегодня декапитацию проводят, обрабатывая посевы или посадки химическими веществами (химическая декапитация).

Вегетативные органы растения часто могут в сильной степени видоизменяться в связи с выполнением определенных функций, обеспечивающих лучшее приспособление растений к условиям окружающей среды. Такие наследственно закрепленные изменения формы и функции органов называют *метаморфозами*. Существуют метаморфозы корня, побега в целом или его частей — стебля или листа.

Исходя из происхождения органов, их разделяют на аналогичные и гомологичные. *Аналогичные органы* выполняют одинаковые функции и морфологически похожи, но имеют разное происхождение. Например, колючки, защищающие растения от поедания животными, могут представлять собой видоизменения (метаморфозы) побега, листа или корня. Клубень картофеля и батата представляют собой соответственно метаморфозы побега и корня. Сходство аналогичных органов обусловлено явлением конвергенции — появлением сходных признаков у разных органов в связи с приспособлением к одинаковым условиям внешней среды.

Гомологичные органы имеют одинаковое происхождение, но различны морфологически и выполняют разные функции. Это метаморфозы какого-нибудь одного органа. Например, колючка боярышника и усик огурца — видоизмененные побеги.

Контрольные вопросы

Что такое орган растения? Какие органы растения называют вегетативными? Что такое полярность? Какие типы симметрии встречаются у растений? Что такое апикальное доминирование? Чем гомологичные органы отличаются от аналогичных?

Глава 2. СТРОЕНИЕ ЗАРОДЫША И ПРОРОСТКА СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Онтогенез (индивидуальное развитие растения от возникновения до отмирания) семенного растения начинается с формирования *зародыша* в семени. Этап онтогенеза, в течение которого происходит формирование зародыша, называют *эмбриональным периодом онтогенеза*. Зародыш развивается из *зиготы*, образующейся в результате слияния двух половых клеток (гамет) — яйцеклетки и спермия. В сформировавшемся зародыше заложены зачатки будущих вегетативных органов растения — корня и побега (рис. 3, А, Б). В нем морфологически явно обособлены *зародышевый корешок* и *зародышевый побег*. Зародышевый корешок представлен конусом нарастания, прикрытым корневым чехликом. Зародышевый побег состоит из оси — *зародышевого стебелька*, *зародышевых листьев* — *семядолей* и *зародышевой почки*, состоящей из конуса нарастания и нескольких зачатков листьев главного побега,

который из нее впоследствии разовьется. Зону оси зародыша, от которой отходят семядоли, называют *семядольным узлом*. Часть оси, располагающуюся между семядольным узлом и зародышевым корешком, называют *подсемядольным коленом*, или *гипокотилем*. У покрытосеменных растений зародыш обычно имеет либо две (класс Двудольные), либо только одну семядолю (класс Однодольные); у голосеменных хвойных растений зародыш может иметь несколько семядолей. Например, у зародыша сосны обыкновенной образуется до 10–12 семядолей.

При прорастании семени из зародыша формируется *проросток* (рис. 3, В). Первым обычно трогаются в рост гипокотиль — удлиняясь, он выталкивает зародышевый корешок за пределы семени. Развивающийся из зародышевого корешка главный корень (корень первого порядка) закрепляет проросток в почве. Дальнейшее формирование проростка у разных растений может идти по-разному. Обычно при прорастании семени гипокотиль (подсемядольное колено) активно растет в длину и, дугообразно изгибаясь, первым появляется на поверхности почвы. После этого из-за более интенсивного деления клеток на его нижней стороне гипокотиль выпрямляется и выносит семядоли и зародышевую почечку на поверхность почвы. Разрастаясь и зеленея, семядоли становятся первыми фотосинтезирующими органами растения. Образующиеся в них вещества обеспечивают рост главного побега растения, развивающегося из зародышевой почечки. Развитие главного побега начинается с образования его первого листа или нескольких листьев (в зависимости от типа листорасположения). Часть стебля главного побега, находящаяся между семядольным узлом и первым его узлом, называется *эпикотилем*, или *надсемядольным коленом*. Проростком растение называют

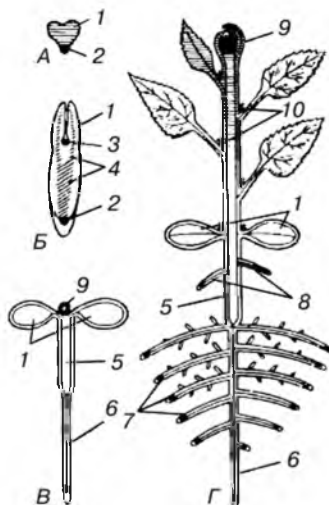


Рис. 3. Схема строения двудольного растения (по Т.И. Серебряковой и др., 2006, с изм.):

- А — молодой зародыш;
- Б — зрелый зародыш;
- В — проросток; Г — молодое растение; 1 — семядоли;
- 2 — зародышевый корешок;
- 3 — конус нарастания главного побега; 4 — прокамбий;
- 5 — гипокотиль; 6 — главный корень; 7 — боковые корни;
- 8 — придаточные корни;
- 9 — верхушечная почка;
- 10 — боковые почки; черным показаны очаги меристем, заштрихованы растущие части

до тех пор, пока оно не сможет осуществлять фотосинтез, т.е. не станет автотрофным организмом.

У молодого растения быстро формируются корневая и побеговая системы (рис. 3, Л). Корневая система образуется в результате ветвления главного корня — появляются боковые корни сначала второго, а позднее — более высоких порядков. Совокупность всех этих корней составляет систему главного корня. Несколько позже начинается ветвление главного побега — из его боковых почек образуются побеги второго, а в результате их ветвления — последующих порядков; в результате формируется система главного побега. На гипокотиле, семядольном узле, а часто и на эпикотиле у многих растений быстро начинают развиваться придаточные корни — образуется система придаточных корней.

Контрольные вопросы

Из каких частей состоит зародыш семенных растений? Какие органы растения развиваются из зародышевой почечки и зародышевого корешка? Что называют проростком? Какова роль гипокотилия при формировании проростка?

Глава 3. КОРЕНЬ И КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ

3.1. Функции корня

Корень — один из основных вегетативных органов растения. Функции его весьма разнообразны. Главные из них — *почвенное питание* и *закрепление растения* в почве. Корень не только поглощает из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами, но и проводит ее в побеговую систему растения. Вода в побеги поступает из корня уже под давлением, которое называют корневым и которое, по сути, представляет собой осмотическое давление. Закрепляя растение в почве, корень дает возможность вертикально растущим побегам (ортотропным) достигать большой высоты и огромной массы. Например, корневой системе одного из самых высоких растений в мире — секвойи удается удерживать 100-метровый ствол массой выше 1 тыс. т!

Кроме выполнения этих важнейших функций корень может служить местом отложения запасных веществ, обеспечивать вегетативное размножение (у корнеотпрысковых растений), синтезировать многие органические вещества (*гормоны, аминокислоты, алкалоиды* и др.), которые

поступают в другие органы растений или выделяются во внешнюю среду. Например, такие гормоны, как *цитокинины* и *гиббереллины*, синтезируемые меристемой корня, активно участвуют в регуляции развития побеговой системы растения. Выделение корнями в почву органических веществ — основной фактор формирования *ризосферы* — сферы прикорневой жизни. Рядом с корнями не только охотно живут, но и вступают с ними в контакт почвенные грибы и бактерии. Необычными функциями отличаются корни, встречающиеся у растений-эпифитов, живущих в кронах деревьев дождевых тропических лесов. Эти воздушные корни могут зеленеть и как побеги заниматься фотосинтезом!

Являясь осевым органом, корень обладает *радиальной симметрией*. Теоретически он может неопределенно долго нарастать в длину за счет деятельности апикальной (верхушечной) меристемы. **Основные отличия корня от побега:** *отсутствие метамерного строения, невозможность образовывать листья (почки на корне могут быть!), наличие корневого чехлика, защищающего верхушечную меристему, эндогенное ветвление (боковые корни закладываются во внутренних тканях корня предыдущего порядка).*

3.2. Классификация корней

Существует два принципа классификации корней — *по происхождению* и *по внешнему строению* (морфологии). По происхождению корни бывают главными, боковыми и придаточными. *Главный корень* у растения всегда один — он развивается в начале онтогенеза растения из зародышевого корешка. *Придаточные корни* образуются на побеге (на стебле, листьях и почках). Эти корни играют особенно большую роль в жизни многолетних травянистых растений (особенно однодольных) и кустарников, у которых корневая система представлена в основном этим типом корней. Выраженная склонность к образованию придаточных корней обычно связана с высокой способностью растений к вегетативному размножению. Это свойство высоко ценится и у культивируемых растений, особенно у тех, которые самостоятельно вегетативно размножаться не могут, но легко размножаются искусственным путем (побеговыми или листовыми черенками). Придаточные корни на стебле закладываются эндогенно — у двудольных из камбия паренхимного происхождения в зоне сердцевинных лучей, у однодольных — из паренхимы, окружающей проводящие пучки. Важно подчеркнуть, что придаточные корни в эволюции высших растений появились первыми.

Существует точка зрения, что корни, образующиеся в нижней зоне старых, обычно многолетних корней тоже можно рассматривать не как боковые, а как придаточные.

Третий тип корней по происхождению — *боковые корни*. Они образуются на главном и придаточных корнях в результате их ветвления. Первые боковые корни считаются корнями второго порядка; в результате их ветвления образуются корни следующего — 3-го порядка и т.д. Обычно ветвление корней идет до 4–5-го порядков. Естественное отмирание или повреждение верхушки корня способствует более интенсивному его ветвлению. В растениеводстве это свойство корней обычно учитывают при выращивании декоративных растений — для получения более разветвленной корневой системы обрезают кончики корней.

По внешнему строению корни могут быть цилиндрическими, шнуровидными, нитевидными, четковидными, коническими, шаровидными, веретеновидными и др.

3.3. Классификация корневых систем

Корневая система — совокупность всех корней растения. Формируется она главным образом за счет ветвления корней. *Ветвление* — процесс образования однотипных элементов растения, связанных между собой и в той или иной степени повторяющих друг друга. Существуют два типа ветвления корня — *верхушечное* и *боковое*. При *верхушечном ветвлении* (более примитивном, архаичном) новые корни образуются в результате деления конуса нарастания (апекса) корня предыдущего порядка и обособления новых корневых апексов. Если апекс корня делится на два новых (наиболее часто встречающийся вариант), ветвление называют *дихотомическим*, на три — *трихотомическим*. Среди высших растений дихотомическое ветвление корней встречается редко, например у плаунов, саговников.

Для большинства высших растений типично *боковое ветвление* корней, при котором новые корни занимают боковое положение на корне предыдущего порядка. Образуются боковые корни в результате деятельности перicycle — первичной боковой меристемы, располагающейся достаточно глубоко от поверхности корня. Поэтому говорят, что для корня характерно *эндогенное* боковое ветвление.

Как и корни, корневые системы разделяют на типы по *происхождению* и *внешнему строению (форме)*. По происхождению выделяют следующие типы корневых систем.

Система придаточных корней — наиболее древний и примитивный тип корневой системы. Появившись в ходе эволюции растений пер-

вой, она свойственна высшим споровым растениям. Среди высших семенных растений только придаточную корневую систему имеют представители семейства Орхидные, у которых в семени отсутствует четко дифференцированный зародыш, в связи с чем развитие их начинается с формирования протокарма (зародышевого клубня), на котором и образуются первые придаточные корни.

Система главного корня формируется в результате ветвления главного корня, развивающегося из зародышевого корешка, и его боковых корней. Типична для семенных растений. Только система главного корня развивается у многих деревьев, однолетних (реже многолетних) двудольных трав.

Наиболее распространенный тип корневой системы — *смешанная корневая система*. У растения, развивающегося из семени, сначала формируется система главного корня, но очень быстро начинают образовываться придаточные корни. Обычно придаточные корни по мощности развития превосходят главный. У многих многолетних растений система главного корня через несколько лет отмирает, и они живут только за счет деятельности придаточных корней. Таким образом, в онтогенезе таких растений происходит изменение типа корневой системы: система главного корня — смешанная корневая система — система придаточных корней.

По форме корневые системы делят на стержневую и мочковатую (рис. 4). Стержневую называют корневую систему, у которой главный корень по длине и диаметру значительно превосходит боковые, а при смешанной корневой системе — и придаточные корни. Если все корни, образующие корневую систему (главный, боковые или придаточные), примерно одинаковы по величине, то такая корневая система называется мочковатой. Система главного корня и смешанная корневая система по форме могут быть разными, а придаточная корневая система всегда мочковатая.

В пределах корневой системы растения корни могут отличаться функциями и формой. Выделяют *скелетные корни* — наиболее крупные и прочные, которые выполняют опорную функцию, удерживая растение в почве. Слабоветвящиеся *ростовые корни* отличаются быстрым ростом. Тонкие *сосущие корни* поглощают из почвы воду и минеральные вещества, они интенсивно ветвятся, но недолговечны.

Глубина проникновения корней в почву зависит от типа почвы, на которой обитает растение. Например, на тяжелых подзолистых почвах лесной зоны основная часть корней располагается в поверхностном их слое — на глубине 10–20 см. А вот корневые системы растений степей и пустынь добывают дефицитную здесь влагу по-разному. Поверх-

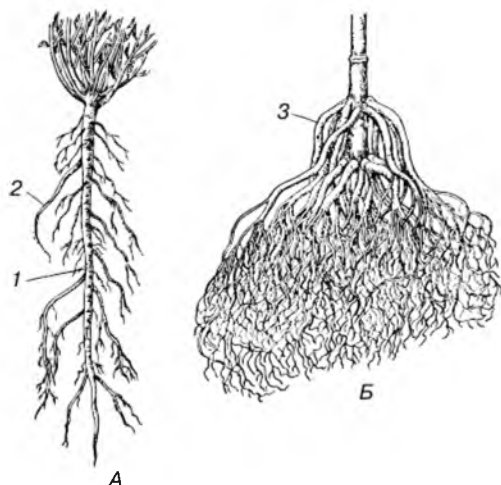


Рис. 4. Корневые системы (по В.Х. Тутаяк, 1980):

А — стержневая; Б — мочковатая;

1 — главный корень; 2 — боковые корни; 3 — придаточные корни

ностные корневые системы используют талую воду и ранневесенние осадки (растения эфемеры и эфемероиды). Корни, проникающие на глубину до 10–20 м, достигают уровня грунтовых вод (верблюжья колючка). У саксаула корни, располагаясь в разных горизонтах почвы, могут поглощать из них воду, как поверхностную, так и грунтовую.

Корневая система у многих растений бывает развита значительно мощнее, чем их надземная часть. Например, у люцерны побеги достигают высоты 60–80 см, а длина корней превышает 6 м. Корневые системы разрастаются не только в глубину, но и в ширину. Производя подкормки плодовых деревьев, следует учитывать, что диаметр их корневой системы намного превосходит диаметр кроны. Поэтому удобрения вносят в почву по периметру кроны и за ее пределами — туда, где располагаются молодые всасывающие корни. Скелетные же корни яблони могут уходить на глубину до 4–5 м. Длина всех корней одного растения может быть очень большой. Например, у четырехмесячного растения ржи посевной она достигает 600 м.

3.4. Метаморфозы корня

У многих растений корни способны менять свой обычный вид в связи с выполнением определенных функций. Наследственно закрепленное

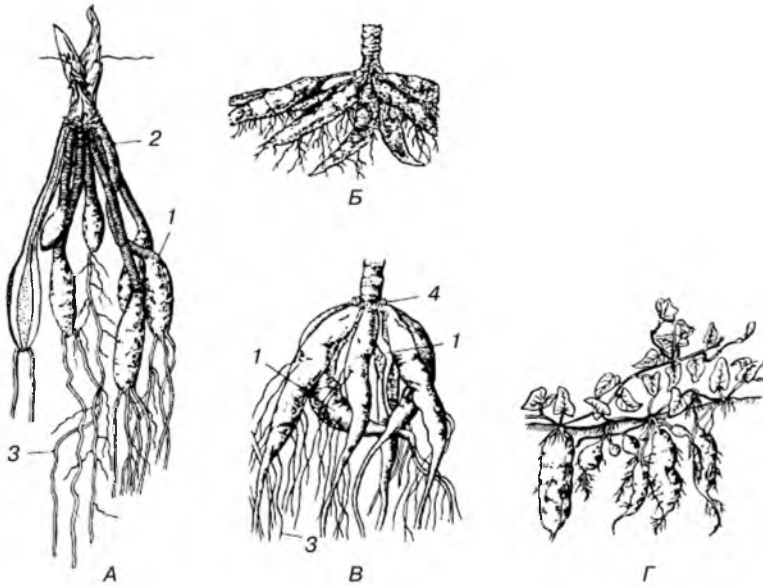


Рис. 5. Корневые клубни (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):
 А — лилейник рыжий (*Hemerocallis fulva*); Б — маниок (*Manihot esculenta*);
 В — георгина (*Dahlia sp.*); Г — батат (*Ipomoea batatas*);
 1 — запасная часть корня; 2 — контрактильная часть корня;
 3 — всасывающие боковые корни; 4 — почки возобновления

видоизменение корня, вызванное сменой функций, называют метаморфозом. Среди метаморфозов корня наиболее распространены следующие.

Запасные корни. Отложение в корнях запасных веществ вызывает значительное изменение их формы — они становятся очень толстыми, иногда даже шаровидными из-за мощного развития основной ткани — запасной паренхимы. Чаше всего утолщается нижняя (базальная) часть корня, а на остальном протяжении он имеет обычное строение. В качестве запасных веществ в корнях могут откладываться: крахмал (у батата, маниока, кислицы клубненосной), инулин (у георгины, цикория), сахара (глюкоза у батата, сахароза у моркови, репы, свеклы).

Различают два типа запасных корней — *корневые клубни* и *корнеплоды*. Корневые клубни (иногда их называют корневыми шишками) — видоизменения придаточных, реже — боковых корней (рис. 5). Клубень представляет собой утолщенную часть корня, в которой откладываются

запасные вещества. Растения, образующие корневые клубни, часто выращивают как ценные пищевые культуры. Например, батат, или сладкий картофель, — представитель семейства Вьюнковые — настолько широко распространен в тропических странах, что входит в пятерку наиболее важных пищевых растений мира. Родина батата — тропическая Америка. На его ползучих побегах длиной до 5 м образуются узловые придаточные корни, в нижней зоне которых и откладываются запасные вещества — крахмал и глюкоза (последняя придает клубням сладковатый вкус). Корневые клубни батата могут достигать массы 1 кг. На клубнях образуются придаточные почки, что позволяет использовать их для вегетативного размножения растения. Широко распространено в тропиках еще одно клубненосное растение — маниок, из семейства Молочайные. Родина маниока — Южная Америка, но его широко выращивают в Азии и Африке. Прежде чем изготавливать из клубней маниока (длиной до 1,5 м!) крахмалистую «муку» — топиоку, их вымачивают с целью удаления содержащихся в них ядовитых веществ. В тропических странах культивируют и ямс (растения нескольких видов рода диоскорея из семейства Диоскорейные). Корневые клубни этих лиан содержат очень много крахмала (до 30%) и сахаров (до 17%), достигают 1 м в длину. Есть в них и ядовитые вещества, но они разрушаются при термической обработке.

Среди растений, образующих корневые клубни и культивируемых в условиях умеренного климата, наиболее известны георгина и лилейник. Клубни у них формируются в результате утолщения придаточных корней. Так как на клубнях этих растений не образуются придаточные почки, вегетативное размножение их клубнями невозможно. При искусственном вегетативном размножении у отделенной части растения должна обязательно сохраняться нижняя часть прошлогоднего побега с пазушными почками возобновления.

Корнеплод — метаморфоз смешанного происхождения, в формировании которого в большей или меньшей степени принимает участие утолщенная базальная часть главного корня (рис. 6). Кроме главного корня в состав корнеплода входит утолщенный *гипокотиль* и разросшаяся *базальная часть стебля главного побега*. В агрономии часть корнеплода, развивающуюся из стебля главного побега, называют *головкой* (на ней располагается розетка листьев). Часть корнеплода, формирующуюся из гипокотилия, называют *шейкой*, а нижнюю его часть, образующуюся из базальной части главного корня, — *собственно корнем*. Корневая часть корнеплода определяется по наличию на ней боковых корней. Соотношение частей корнеплода разного происхождения

сильно варьируется не только у растений разных видов, но и среди сортов одного вида. У округлых по форме корнеплодов большинства сортов свеклы, репы и редьки основная их часть формируется из гипокотилия (рис. 6, Г, Д). Удлиненные (часто конусообразные) корнеплоды моркови, сахарной свеклы, редьки развиваются в основном из главного корня — доля гипокотилия и стебля главного побега в них незначительна (рис. 6, А, Е).

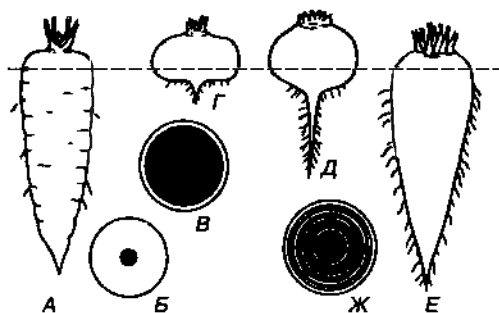


Рис. 6. Корнеплоды моркови посевной — *Daucus sativus* (А, Б), репы — *Brassica rapa* (В, Г), свеклы обыкновенной — *Beta vulgaris* (Д, Е, Ж) (по Т.И. Серебряковой и др., 2006, с изм.). На поперечных срезах ксилема показана черным, пунктирной линией обозначена граница корня

В корнеплодах в качестве запасных веществ обычно откладываются сахара. Особенно велико их содержание у созданных селекционерами современных сортов сахарной свеклы — более 20%. Желтую и оранжевую окраску корнеплодам моркови и репы придают жирорастворимые пигменты — *каротиноиды*. Корнеплод свеклы окрашен пигментом *бетаином* из группы водорастворимых пигментов-антоцианов.

Следует отметить, что термин «корнеплод» нельзя признать удачным — ведь никакого отношения к плоду он не имеет. Правильнее этот метаморфоз называть клубнем смешанного происхождения. Однако этот термин так прижился и в агрономии, и в ботанике, что исключение его из употребления в ближайшее время представляется маловероятным.

Контрактильные (втягивающие) корни. Так называют корни, способные, сокращаясь по длине, втягивать побеги растения в почву на оптимальную глубину. Это необходимо для создания оптимальных условий развития растений, защищает их почки возобновления от вымерзания в зимний период. Обычно в почву втягиваются основания надземных побегов с почками возобновления, луковицы, клубнелуковицы, корне-



Рис. 7. Опорные столбовидные корни баньяна (*Ficus benghalensis*)
(по Т.И. Серебряковой и др., 2006)

вища. Процесс заглубления этих органов в почву называют *геофилией*. Происходит он благодаря закреплению верхней, сильно разветвленной части корня в почве и сокращению его неветвящейся базальной части, что обычно внешне выражается в появлении на последней поперечных складок. Втягивающие корни могут сокращаться очень сильно — на 10–70% от их первоначальной длины. Геофилия — обычное явление для многолетних травянистых растений, как дикорастущих, так и культивируемых. Она начинает проявляться уже с первых этапов развития растений. За счет деятельности контрактильных корней розеточные побеги одуванчика и подорожника всегда плотно прижаты к почве, а луковицы луков, лилий, тюльпанов, клубнелуковицы шафранов и гладиолусов, корневища ириса и купены всегда расположены на нужной глубине. Иногда слишком интенсивная геофилия приводит к негативным последствиям. Например, у растущих на хорошо окультуренной рыхлой почве тюльпанов луковицы заглубляются так сильно, что развивающиеся из них побеги не цветут. Именно поэтому луковицы этих растений рекомендуется ежегодно выкапывать и высаживать заново на оптимальную глубину.

Процесс геофилии кроме контрактильных корней могут обеспечивать и обычные корни — главный, придаточные и боковые, но сокращение их не столь заметно.

Ряд метаморфозов корня отличается более ярко выраженными опорными функциями. **Столбовидные корни (корни-подпорки)** развиваются у некоторых тропических фикусов, например фикуса бенгальского (баньяна). У этого фикуса некоторые из придаточных корней, образующихся на его ветвях довольно высоко над землей, растут вниз, внедряются в почву и интенсивно в ней ветвятся. Со временем сильно утолщаясь (могут быть диаметром больше 1 м!), они превращаются в мощные столбовидные опоры. Благодаря таким корням крона фикуса разрастается вширь и может покрывать площадь более 1 га.

При этом число опорных корней, образовавшихся на ветвях одного старого дерева, может достигать 3 тыс.! Поэтому часто баньян называют деревом-лесом (рис. 7).

Опорную функцию выполняют и *досковидные корни*, характерные для деревьев верхнего и среднего ярусов тропических дождевых лесов. Эти корни представляют собой метаморфозы боковых корней, у которых сверху по всей длине образуется плоский гребневидный вырост. Наибольшей высоты этот вырост достигает на базальной части корня — возле ствола дерева. Разрастаясь, он достигает ствола и поднимается вдоль него вверх на 3–5 м, обеспечивая ему дополнительную опору. Постепенно уменьшаясь в высоту, досковидные корни отходят в стороны от ствола примерно на такое же расстояние. Толщина досковидных выростов не превышает 10 см. Вокруг ствола обычно образуется несколько досковидных корней, имеющих вид огромных треугольных пластин. Местное население охотно использует досковидные корни как ценный строительный материал.

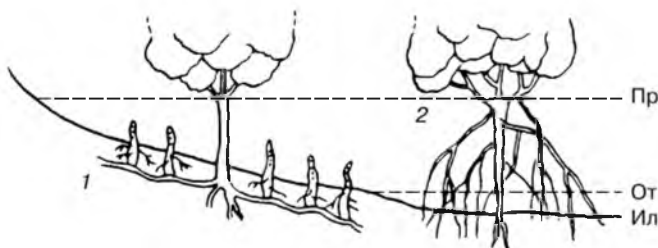


Рис. 8. Корневые системы у деревьев мангровых зарослей (по Т.И. Серебряковой и др., 2006):

- 1 — дыхательные корни с пневматофорами у авиценнии;
2 — ходульные корни у ризофоры; Ил — поверхность илистого дна;
От и Пр — уровень океана во время соответственно отлива и прилива

Назначение *ходульных корней* — поддерживать и удерживать кроны растений мангров, обитающих на постоянно затопленной почве (рис. 8, 2). Манграми называют сообщества растений, живущих во влажных тропиках в приливно-отливной полосе океанов. Основные обитатели мангров — вечнозеленые деревья высотой 5–7 м, которые постоянно подвергаются воздействию огромных волн и сильных ветров. Ходульные корни — метаморфозы придаточных корней, которые образуются на главном побеге с первых этапов его развития. У типичных обитателей мангров — растений видов рода ризофора эти корни могут

образовываться на их стволе на высоте 2–3 м — по уровню прилива. Так как у взрослых растений часто происходит отмирание главного корня и нижней части ствола, сохраняющаяся крона растения удерживается после этого только сильноветвящимися придаточными корнями, т.е. стоит как бы на ходулях.

Дыхательные корни (пневматофоры) образуются у растений, обитающих на сильно заболоченных, бедных кислородом почвах (рис. 8, 1). Они представляют собой боковые корни с отрицательным геотропизмом. Выходя на поверхность почвы, пневматофоры достигают высоты 0,5 м. У одного растения может образовываться несколько десятков и даже сотен таких корней. У дыхательных корней хорошо развита воздухоносная паренхима — аэренхима с большими межклетниками. Их функция — обеспечение газообмена и снабжение корневой системы кислородом. Пневматофоры встречаются у растений мангров, например авиценнии, у болотного кипариса, живущего на болотистых почвах полуострова Флорида.

Воздушные корни типичны для тропических травянистых эпифитов — главным образом представителей семейств Бромелиевые и Орхидные. Эпифитами называют растения, обитающие на ветвях высоких деревьев влажных тропических лесов. Не являясь паразитами, эпифиты используют их как средство приближения к солнечному свету. Воздушные корни представляют собой придаточные корни, которые свободно висят в воздухе, никогда не достигая почвы (рис. 9). Они способны поглощать воду в виде дождя или росы благодаря образованию на их поверхности особой губчатой ткани — веламена. Веламен — мертвая многослойная ткань, стенки клеток которой имеют спиральные или сетчатые утолщения.

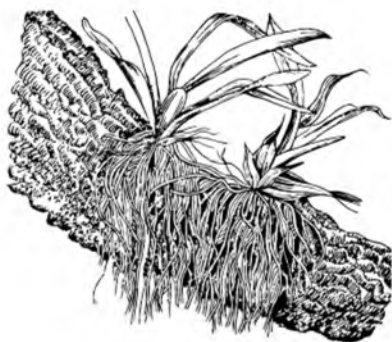


Рис. 9. Воздушные корни эпифитов (по В.Х. Тугаюк, 1980)

Так как клетки этой ткани мертвы, они заполнены воздухом, который легко может замещаться водой, что и объясняет поглощающую способность веламена. Из веламена вода по коре корня поступает в проводящие ткани, которые разносят ее по всем органам растения.

Клетки коры воздушных корней могут содержать хлоропласты, что позволяет им заниматься фотосинтезом. Фотосинтезирующие воздушные корни отличаются зеленоватой окраской.

К метаморфозам часто относят видоизменения корней, связанные со вступлением их в симбиоз с почвенными организмами — грибами или бактериями. Симбиоз с грибами приводит к образованию микоризы, или грибокорня, а симбиоз с бактериями — к образованию на корнях клубеньков.

Микориза. Под микоризой понимают совокупность тонких окончаний корней и оплетающих их гиф грибов (рис. 10). Благодаря сильному ветвлению гиф гриба у корней с микоризой значительно повышается всасывающая поверхность. Из гиф грибов растение получает воду и минеральные вещества, а гетеротрофные грибы добывают из растения продукты фотосинтеза — органические вещества. Кроме этого грибы снабжают растения стимуляторами роста, гормонами, витаминами и ферментами.

Обычно микориза развивается с участием всасывающих корней и локализована в коровой части их зоны всасывания (зоны деления и роста грибами, как правило, не затрагиваются). Выделяют два типа микоризы — внешнюю и внутреннюю. Если мицелий гриба (совокупность гиф) покрывает корень только снаружи и проникает лишь в некоторые поверхностные межклетники, то микоризу называют наружной, или *эктомикоризой* (см. рис. 10, А). Она чаще встречается у древесных растений. Когда же гифы проникают внутрь клеток тканей корня, говорят об *эндомикоризе* (см. рис. 10, Б, В). Она типична для кустарничков (брусники, черники, вереска) и многих трав. Корни с эндомикоризой внешне мало отличаются от обычных всасывающих корней.

Микоризообразующие грибы обычно к самостоятельной жизни не способны. Растения, приспособившиеся к микоризным грибам, без них тоже растут плохо. Однако бывает и так, что гифы гриба перевариваются клетками корня, в которые они проникли. Иногда и грибы поглощают из растения слишком много органических веществ, угнетая его развитие. В этих случаях взаимоотношения растения и гриба носят характер *взаимного паразитизма*.

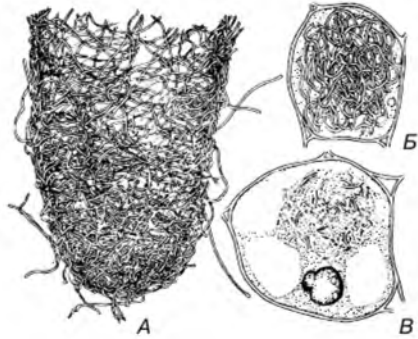


Рис. 10. Микориза (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

А — эктотрофная микориза дуба (*Quercus* sp.); Б, В — эндотрофная микориза ятрышника (*Orchis* sp.) (Б — нити гриба, заполняющие всю клетку, В — более поздняя стадия)

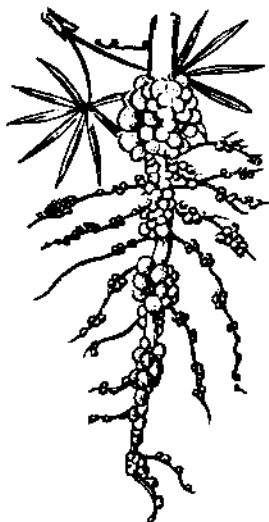


Рис. 11. Клубеньки
на корнях люпина
(*Lupinus sp.*)

(по И.И. Андреевой,
Л.С. Родман, 2003)

Микориза распространена очень широко. Обычно к каждому виду растения приспособлен определенный вид гриба. Знакомые многим съедобные шляпочные грибы (боровики, подберезовики, маслята, рыжики, лисички и др.) тоже способны образовывать микоризу с определенными видами лесных деревьев. Опытные грибники знают, под каким деревом какой гриб искать.

Клубеньки. В корнях бобовых растений поселяются азотфиксирующие бактерии из рода *Rhizobium*. Они проникают в кору корня через корневые волоски. Поселяясь в паренхимных клетках и быстро размножаясь, бактерии вызывают активное деление этих клеток, что приводит к образованию *бактероидной ткани*. Образование такой ткани сопровождается формированием на поверхности корня желваков, которые называют *клубеньками* (рис. 11).

Поселившись в корне и используя для своей жизнедеятельности органические вещества растения, бактерии начинают фиксировать азот почвенного воздуха, переводя его в связанное состояние: сначала образуя аммиак, а из него — аминокрупы. Синтезируемых азотистых веществ достаточно и для бактерий, и для бобового растения. После отмирания растения клубеньки разрушаются и обогащают почву азотом. Симбиоз бобовых растений с азотфиксирующими бактериями высоко ценится в практическом растениеводстве. Растения семейства Бобовые — ценные пищевые и кормовые культуры; получая дополнительные азотистые вещества, они отличаются повышенным содержанием белка и в вегетативных органах, и в семенах. Кроме этого выращивание бобовых культур обогащает почву азотом. Однолетние виды люпина (л. белый, л. желтый, л. узколистый) обычно выращивают в качестве *растений-сидератов*. Сидератами называют растения, которые возделывают именно для обогащения почвы азотом. Как только эти растения зацветают, их запахивают в почву.

В симбиотические отношения с бактериями вступает и ряд других растений. Клубеньки можно обнаружить на корнях ольхи, облепихи, лоха и некоторых других растений.

Контрольные вопросы

Каковы функции корня? Какими бывают корневые системы по происхождению и строению? Какие существуют метаморфозы корня? Чем по строению корнеплод отличается от корневого клубня? У каких растений метаморфозы корня используют в пищу? Что такое микориза? Чем вызвано образование клубеньков на корнях ряда растений? Что такое сидераты?

Глава 4. ПОБЕГ И ПОБЕГОВЫЕ СИСТЕМЫ

4.1. Функции, образование и особенности строения побега

Побег — вегетативный орган растения, состоящий из стебля с расположенными на нем листьями и почками. Основная функция побега — фотосинтез. Кроме этого побег может обеспечивать вегетативное размножение растений, быть местом отложения запасных питательных веществ, выполнять защитные функции и даже участвовать в снабжении растения азотосодержащими веществами.

Каждый побег развивается из почки. Первый побег растения, развивающийся из почечки зародыша, называют *главным побегом*. Все остальные побеги — *боковые побеги*. Одни из них, формирующиеся из почек в пазухах листьев, называют *пазушными побегами*. Вторые, образующиеся из придаточных почек, формирующихся на любой части растения кроме пазухи листа, называют *придаточными побегами*. Побег, формирующийся в течение одного периода вегетации, называют *годовым побегом*. Если побег живет несколько лет, то его называют

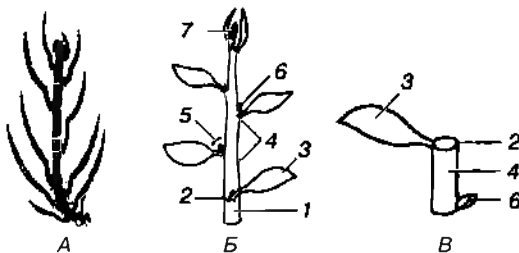


Рис. 12. Метамерное строение побега:

А — схема строения побега злаков, расчлененного на метамеры;

Б — схема строения побега; *В* — схема строения метамера (по В.Г. Хржановскому, 1972, О.А. Коровкину, 2007):

1 — стебель; *2* — узел; *3* — лист; *4* — междоузлие;

5 — пазуха листа; *6* — пазушная почка; *7* — верхушечная почка

многолетним. Рост годичного и многолетнего побегов осуществляется за счет деятельности верхушечной (апикальной) меристемы, находящейся в верхушечной почке побега.

В отличие от корня для побега характерно *метамерное строение* — повторяемость слагающих его элементов вдоль оси от основания до верхушки (рис. 12, А). *Метамером*, или *фитомером*, называют структурную единицу побега, состоящую из междоузлия, узла, листа (нескольких листьев) и пазушной почки (нескольких почек) (рис. 12, Б, В).

По особенностям роста и положению в пространстве побеги разделяют на прямостоячие (лен, подсолнечник, рожь), вьющиеся (вьюнок, хмель), цепляющиеся (горох, виноград, чина), стелющиеся (арбуз, клюква, тыква) и ползучие (клевер ползучий, вербейник монетчатый). В отличие от стелющихся ползучие побеги способны укореняться — на их стебле образуются придаточные корни (рис. 13).

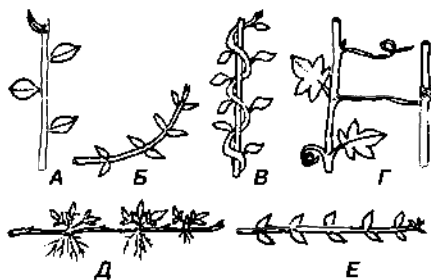


Рис. 13. Типы побегов по направлению роста (по О.А. Коровкину, 2007):
 А — прямостоячий; Б — приподнимающийся; В — вьющийся;
 Г — цепляющийся; Д — ползучий; Е — стелющийся

Развитие побега обычно завершается формированием верхушечного цветка или соцветия. Если побег зацветает в первый же год жизни, то его называют *моноциклическим*, если зацветает на второй год — *дидициклическим*, на третий год — *трициклическим*. Побеги, развивающиеся в течение нескольких лет, называют *полициклическими*. Побег, цветущий и плодоносящий один раз в жизни, называют *монокарпическим*, несколько раз (за счет формирования пазушных цветков) — *поликарпическим*.

4.2. Стебель

Стебель — осевая часть побега. Он обеспечивает оптимальное расположение в пространстве листьев и цветков. По стеблю осуществляется передвижение воды, минеральных и органических веществ между кор-

невой системой и листьями. Во внешнем строении стебля четко выделяются узлы — места отхождения от стебля листьев и расположенные между узлами междоузлия. По форме стебель у большинства растений *цилиндрический*, но он может быть *четырёхгранным* (крапивные, яснотковые) или *трехгранным* (осоковые). Часто встречаются *ребристые* стебли (хвощ, тыква). У некоторых растений на стеблях образуются плоские продольные выросты, увеличивающие фотосинтезирующую поверхность побега; такие стебли называют *крылатыми* (чина, картофель) (рис. 14). Обычно стебель бывает выполненным, т.е. заполненным тканями, но встречаются и полые стебли — с хорошо выраженной полостью внутри (злаки, сельдерейные). Полый стебель злаков принято называть *соломиной*.

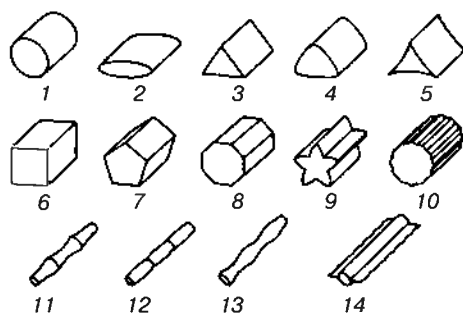


Рис. 14. Формы стебля (по О.А. Коровкину, 2007):

- 1 — цилиндрический; 2 — сплюснутый; 3 — трехгранный; 4 — тупотрехгранный;
 5 — выгнутотрехгранный; 6 — четырехгранный; 7 — пятигранный;
 8 — восьмигранный; 9 — ребристый; 10 — бороздчатый; 11 — узловатый;
 12 — членистый; 13 — четковидный; 14 — крылатый

В зависимости от степени выраженности междоузлий по длине стебля у травянистых растений выделяют несколько типов побегов (рис. 15). У *безрозеточного* побега все междоузлия стебля хорошо заметны (подсолнечник, георгина). У *розеточного* побега междоузлия стебля очень короткие, едва заметные; поэтому все листья такого побега располагаются почти на одном уровне — скученно, как говорят, в виде розетки (одуванчик, подорожник). Так как все листья розеточного побега располагаются близко к корням, то их розетку называют прикорневой. Редко можно встретить розетку листьев на верхушке побега — присоцветную розетку (циперус). У многих растений образуются *полурозеточные* побеги, у которых большинство листьев образует прикорневую розетку, но некоторые располагаются и на расположенной выше удли-

ненной (цветоносной) части стебля (земляника, салат, шавель, укроп, редис). Безлистную удлиненную часть стебля розеточных побегов, несущую на себе соцветие, иногда называют *стрелкой* (лук, одуванчик, подорожник). Стрелку, несущую соцветие, не следует путать с длинной цветоножкой одного цветка (тюльпан).

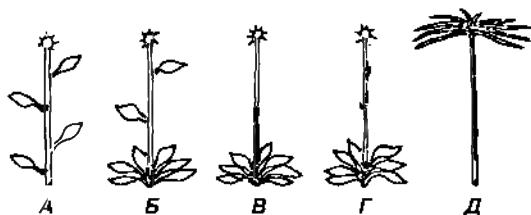


Рис. 15. Типы побегов по степени выраженности междоузлий стебля (по О.А. Коровкину, 2007):
 А — безрозеточный; Б — полурошеточный; В—Д — розеточные (В, Г — с прикорневой розеткой, Д — с присоцветной розеткой)

У древесных растений по степени выраженности междоузлий стебля различают удлиненные побеги — ауксибласты и укороченные побеги — брахибласты (рис. 16). Брахибласты образуются не у всех растений. Обычно с образованием брахибластов связана генеративная функция растения — у покрытосеменных растений на них формируются цветки, а затем и плоды. Хорошо, например, выражены брахибласты у наших плодовых растений — яблони и груши. В плодоводстве они известны под названием плодушек.

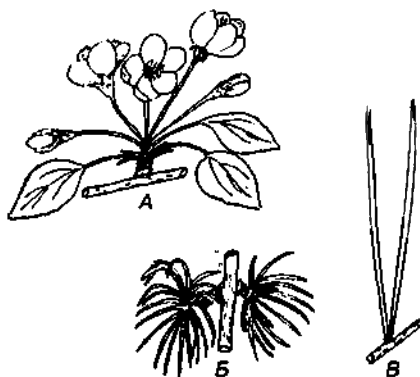


Рис. 16. Типы укороченных побегов: А — яблоня (*Malus sp.*);
 Б — лжелиственница (*Pseudolarix sp.*); В — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*)

Листорасположение (филлотаксис). Побеги отличаются закономерностями расположения листьев на стебле — *филлотаксисом* (рис. 17). Наиболее распространено *очередное*, или *спиральное*, *листорасположение*, при котором от каждого узла стебля отходит лишь один лист (яблоня, горох, морковь, картофель, подсолнечник). Если при очередном листорасположении все листья располагаются в одной плоскости, то говорят о *двурядном очередном листорасположении* (мятликовые, ирисовые). На трехгранном стебле осок листья располагаются в три ряда (*трехрядное очередное листорасположение*).

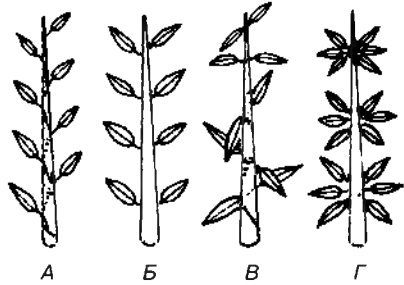


Рис. 17. Типы листорасположения (по Л.И. Лотовой, 2000):

А — спиральное (очередное);
Б — супротивное; *В* — накрест супротивное; *Г* — мутовчатое

При *супротивном листорасположении* от каждого узла отходят два листа, располагающихся напротив друг друга (клен, сирень, георгина). У растений с четырехгранным стеблем выделяют особый тип супротивного листорасположения — *накрест супротивное* (мята, шалфей, крапива). Реже встречается *мутовчатое листорасположение*, при котором от каждого узла стебля отходят более двух листьев (хвощ, молочай).

4.3. Лист

Функции листа. Лист — боковой плоский структурный элемент побега (часть метамера), выполняющий функции фотосинтеза, газообмена и транспирации. В процессе фотосинтеза в листьях образуются из воды и диоксида углерода органические вещества, главным образом сахара. Побочный продукт фотосинтеза — кислород выделяется в атмосферу. Сахара в виде раствора переносятся по проводящим тканям растения ко всем растущим органам, где служат источниками энергии и строительного материала. Интенсивность фотосинтеза — основа продуктивности сельскохозяйственных растений. Чем лучше будет развита листовая поверхность растения, чем меньше она будет повреждена болезнями и вредителями, тем более высокий урожай можно получить.

Транспирация — регулируемое испарение, обеспечивающее подъем воды с растворенными минеральными веществами из корневой системы в листья. Кроме этого транспирация обеспечивает охлаждение

растения на 5–7 °С по сравнению с температурой окружающего воздуха, что создает оптимальные условия для процесса фотосинтеза (при слишком высокой температуре он прекращается). Транспирация идет очень активно — например, одна береза испаряет в день до 200 л воды.

Газообмен обеспечивает фотосинтез и дыхание растений. При дыхании растение поглощает кислород, а выделяет в атмосферу диоксид углерода. Для осуществления фотосинтеза растение поглощает из воздуха диоксид углерода, а выделяет в него кислород. Фотосинтезирующие растения — основные поставщики кислорода в атмосферу нашей планеты.

Кроме основных, названных выше, листьям свойственны и другие функции. Видоизменяясь в чешуи, они могут стать местом отложения запасных веществ (луковицы) или защищать зимующие почки от иссушающего действия мороза. С помощью листьев, превратившихся в колючки, растения защищаются от травоядных животных. Усики листового происхождения, прикрепляя побеги к опорам, обеспечивают им нужное расположение в пространстве.

Размер листьев. Размер листьев сильно варьируется: от нескольких миллиметров (у растений-эфемеров) до 10–15 м (у некоторых пальм). Общая листовая поверхность культивируемых растений может быть очень большой. На одном гектаре кукурузного поля общая поверхность листьев может достигать 12 га, а картофельного — 40 га. Отношение площади поверхности листьев растений к единице площади, которую они занимают, называют *индексом листовой поверхности*. У кукурузы он равен 12, у картофеля — 40. Среди лесных растений один из самых высоких у ели — до 12 (недаром еловый лес — самый темный).

Продолжительность жизни листьев. У большинства листопадных растений умеренного климата листья живут недолго: от нескольких дней до нескольких месяцев, и осенью все они массово отмирают и опадают. У вечнозеленых растений продолжительность жизни листьев тоже ограничивается несколькими месяцами, реже годами, но смена листьев там менее заметна, так как происходит постепенно. Наиболее долго живущие листья у голосеменного растения вельвичии удивительной: они функционируют всю жизнь растения, т.е. более 200 лет!

Строение листа. Лист обычно состоит из *основания*, *черешка* и *пластинки* (рис. 18). *Пластинка* — плоская расширенная часть листа, в которой происходит процесс фотосинтеза. *Черешок* — относительно узкая часть листа, соединяющая пластинку с основанием. Благодаря неравномерному росту черешка обеспечивается оптимальное расположе-

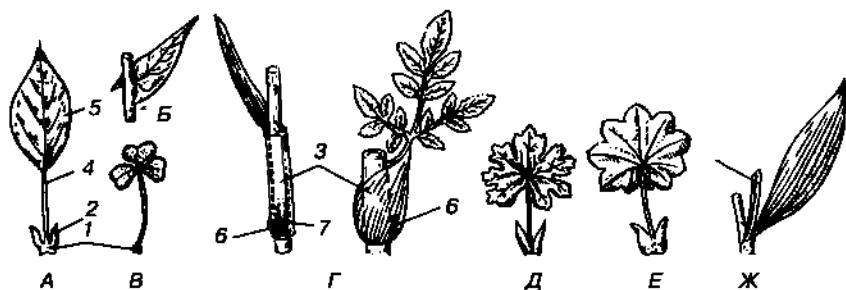


Рис. 18. Особенности строения простых листьев

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):

Листья: А — черешчатый; Б — сидячий; В — с подушечкой в основании; Г — с влагалищем; Д — со свободными прилистниками; Е — с приросшими прилистниками; Ж — с пазушными прилистниками: 1 — основание; 2 — прилистники; 3 — влагалище; 4 — черешок; 5 — пластинка; 6 — пазушная почка; 7 — интеркалярная меристема

ние пластинки по отношению к свету. Листья с черешком называют *черешчатыми*, а без него — *сидячими*. *Основание* — часть листа, соединяющая его со стеблем. Оно может быть незаметным или разросшимся в виде валика, в последнем случае его называют *листовой подушкой*. В результате разрастания основания у листа могут образовываться еще некоторые части. *Листовое влагалище* представляет собой трубку, охватывающую на том или ином протяжении вышележащее междоузлие. Функции его: защита вставочной меристемы, находящейся в основании междоузлия, и пазушной почки (почек). Если края влагалища не срастаются между собой, его называют *открытым* (у мятликовых), в случае их сращения — *закрытым*, или *замкнутым* (осоковые). Листовое влагалище чаще встречается у однодольных растений — в семействах Лилейные, Мятликовые, Осоковые, среди двудольных оно выражено у растений семейства Сельдерейные. У банана, лука-порея и других растений листовые влагалища, охватывая друг друга, формируют ложный стебель (рис. 19).

Прилистники — боковые выросты основания листа. Известны только у двудольных растений (семейства Розовые, Бобовые и др.). Как правило, лист имеет два прилистника, которые могут быть свободными (вика) или прирастать к черешку листа (клевер). У растений семейства Гречишные в результате разрастания основания листа формируется пленчатый *раструб*, охватывающий основание вышележащего междоузлия.



Рис. 19. Ложный стебель (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):
А — схема строения;
Б — банан (*Musa sp.*);
В — лук-порей (*Allium porrum*)

Так как у типичного листа с плоской пластинкой хорошо выражены верхняя и нижняя сторона, то его называют *двусторонним* — *бифациальным*. У *односторонних* (*унифациальных*) листьев выражена только одна сторона — верхняя (нижняя вычленяется при развитии листа). К унифациальным относятся трубчатые листья лука репчатого, листья ириса.

Простые и сложные листья. Листья делят на *простые* и *сложные*. Простой лист независимо от степени рассеченности его пластинки, отмирая, опадает целиком, не распадаясь на части. Сложный лист опадает по частям: он распадается на части — *листочки*, из которых состоит его пластинка.

Форма пластинки простого листа очень разнообразна. Она может быть *игловидной*, *линейной*, *продолговатой*, *ланцетной*, *овальной*, *округлой*, *яйцевидной*, *обратнойяйцевидной*, *ромбической*, *лопатовидной*, *почковидной*, *стреловидной*, *копьевидной*, *струговидной* и др. По характеру края пластинки листья делят на *цельнокрайние* (сирень), *зубчатые* (яблоня),

пильчатые (вишня), *выемчатые* (осина), *городчатые* (герань) и др.

В зависимости от степени рассеченности пластинки простые листья бывают *лопастными*, *раздельными* и *рассеченными*. Если глубина выреза меньше $\frac{1}{3}$ полуширины пластинки, лист называют *лопастным*, больше $\frac{1}{3}$, но меньше $\frac{2}{3}$ — *раздельным*, более $\frac{2}{3}$ — *рассеченным*. В названии листа учитывается и характер рассечения пластинки — *тройчатый*, *пальчатый* или *перистый*. В итоге выделяют 11 типов простых листьев: с цельной пластинкой, *тройчато-лопастный*, *тройчато-раздельный*, *тройчато-рассеченный*, *пальчато-лопастный*, *пальчато-раздельный*, *пальчато-рассеченный*, *перисто-лопастный*, *перисто-раздельный*, *парноперисторассеченный* и *непарноперисторассеченный*. Части пластинки лопастных листьев называют *лопастями*, раздельных — *долями*, рассеченных — *сегментами* (рис. 20).

Среди сложных листьев различают *тройчато-сложные*, *пальчато-сложные*, *парноперистосложные*, *непарноперистосложные*. У перисто-сложных листьев выделяют еще одну часть листа — *рахис*, от которого отходят *листочки*. Листочки могут быть *сидячими* или иметь *черешочки* (рис. 20, 21).

	Простые листья			Сложные листья (листочек на черешочках с сочленениями)
	лопастный (менее чем до половины ширины полу- пластинки)	раздельный (глубже половины ширины полу- пластинки)	рассеченный (до централь- ной жилки)	
Тройчато-				
Пальчато-				
Перисто-				

Рис. 20. Типы расчленения пластинки простого листа и типы сложных листьев (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.)

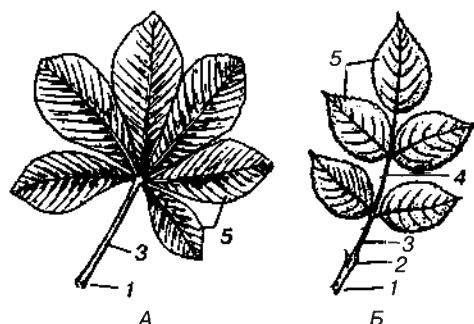


Рис. 21. Сложные листья (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):
 А — пальчато-сложный; Б — непарноперистосложный; 1 — основание;
 2 — прилистники; 3 — черешок; 4 — рахис; 5 — листочки

Жилкование листа. Характер прохождения проводящих пучков (жилок) по листовой пластинке называется жилкованием (рис. 22). У листьев однодольных растений жилкование бывает параллельным

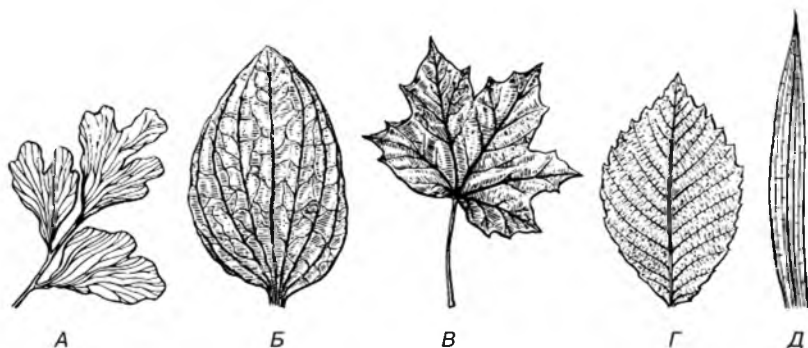


Рис. 22. Жилкование листьев (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003.):

- А — дихотомическое у гинкго двулопастного (*Ginkgo biloba*);
 Б — дуговидное у подорожника (*Plantago sp.*); В — пальчатое у клена (*Acer sp.*);
 Г — перистое у вяза (*Ulmus sp.*); Д — параллельное у ржи (*Secale sp.*)

(пшеница, кукуруза, просо) и дуговым (ландыш, купена, тюльпан); у двудольных — перистое (яблоня, вишня) и пальчатое (герань, клен). При перистом жилковании хорошо выражена крупная главная жилка, от которой отходят меньшие боковые. При пальчатом жилковании одинаковые по размерам жилки расходятся от основания пластинки в разных направлениях. В обоих случаях разветвления жилок соединены между собой перемычками. Типы жилкования листьев у двудольных растений считаются более совершенными.



Рис. 23. Три формации листьев у ландыша майского (*Convallaria majalis*) (по О.А. Коровкину, 2007):

- 1 — низовая (катафиллы);
 2 — срединная (фотосинтезирующие листья);
 3 — верховая (брактен)

Формации листьев. Совокупность листьев одного побега, рассматриваемых в порядке их образования, называют *листовым рядом*. При этом на разных этапах развития побега у него развиваются разные по строению и размерам листья (рис. 23). Так как формирование побега начинается с образования почки, первые листья побега — почечные чешуи, которые относят к низовой формации листьев. К этой формации относят и чешуевидные листья подземных побегов — кор-

Формации листьев. Совокупность листьев одного побега, рассматриваемых в порядке их образования, называют *листовым рядом*. При этом на разных этапах развития побега у него развиваются разные по строению и размерам листья (рис. 23). Так как формирование побега начинается с образования почки, первые листья побега — почечные чешуи, которые относят к низовой формации листьев. К этой формации относят и чешуевидные листья подземных побегов — кор-

невищ, клубней, луковиц. Листья низовой формации называют катафиллами. Основные функции этих листьев — защитная (почечные чешуи) и запасаящая (чешуи луковицы лилии). Катафиллы — листья метамеров с укороченными междоузлиями.

После катафиллов у побега начинают формироваться листья срединной формации — фотосинтезирующие листья, типичные для растений какого-либо вида. Обычно листья этой формации составляют большую часть листьев побега. Они отличаются наибольшими размерами и максимальной степенью рассеченности пластинки. Листья срединной формации, как правило, относятся к метамерам с хорошо выраженными междоузлиями.

Листья верховой формации развиваются в верхней части побега — это его последние листья. От листьев срединной формации они отличаются меньшими размерами и простотой формы (чаще чешуевидной). Обычно листья верховой формации — это листья, образующиеся в зоне соцветий; их называют брактеем. Брактеем представлены кроющими листьями соцветий, прицветниками и прицветничками, т.е. выполняют защитную функцию. Иногда ярко окрашенные листья верховой формации способны привлекать насекомых-опылителей, например у иванда-марьи.

У побегов многих растений хорошо выражена *гетерофиллия* — разнолистность, которая проявляется в различиях по размеру и форме между листьями срединной формации (рис. 24). Как правило, гетерофиллия связана с развитием побега в разных условиях среды. Хорошо выражено это явление у стрелолиста — растения, обитающего по заболоченным берегам водоемов. Подводные его листья — лентовидные, плавающие на поверхности воды — черешчатые с овальной пластинкой, надводные — со стреловидной пластинкой. Гетерофиллия типична для побегов инжира и шелковицы.

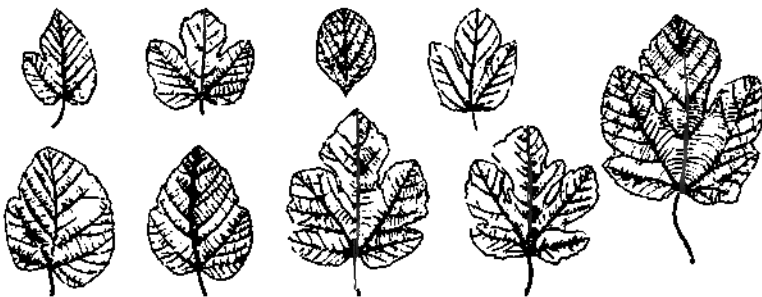


Рис. 24. Гетерофиллия у инжира (*Ficus carica*) (по В.Х. Тутаюк, 1980)

4.4. Почка

Почка — зачаточный побег. Она состоит из конуса нарастания (верхушечной меристемы) и нескольких молодых метамеров побега, у которых очень короткие междоузлия, а листья представлены в виде зачатков — листовых примордиев; в их пазухах уже заложены пазушные почки. При развитии из почки побега междоузлия метамеров сильно удлиняются, а из листовых примордиев развиваются взрослые листья. Благодаря делению клеток конуса нарастания формируются новые метамеры побега, т.е. происходит его рост.

Зимующие почки защищены снаружи почечными чешуями — листьями низовой формации (катафиллами), которые обычно покрыты снаружи слоем пробки и восковой кутикулой. Такие чешуи полностью перекрывают доступ воздуха внутрь почки и надежно защищают ее от иссушающего действия мороза. У некоторых растений (береза, конский каштан, тополь) для более надежной защиты зимующие почки снаружи покрываются смолистыми клейкими веществами, а чешуи почек ивы густо опушены волосками. В летний период почки покрыты более тонкими чешуями, защищающими их от высыхания и солнечных ожогов.

У древесных и кустарниковых растений новые побеги развиваются из почек побегов предыдущих порядков ветвления, располагающихся над уровнем почвы. Образование молодых побегов обеспечивает нарастание побеговой системы — ее дальнейшее распространение в пространстве. У травянистых многолетних растений надземные побеги ежегодно осенью почти полностью отмирают. На следующий год новые побеги — *побеги возобновления* формируются из почек подземных органов растения — корневищ, клубней, луковиц или остающихся живыми нижних частей прошлогодних побегов. Почки, дающие начало побегам возобновления, называют *почками возобновления*.

Классификация почек. Существует несколько принципов классификации почек. Почки разделяют по местоположению на растении, по составу, по степени защищенности, по функциям и т.д. По *местоположению* почки бывают *верхушечными* и *боковыми*. Верхушечные находятся на верхушках побегов. Боковые почки представлены *пазушными* и *придаточными (адвентивными)*. Пазушные почки развиваются в пазухах листьев — обычно по одной, но иногда и группами (рис. 25). У двудольных растений (аморфа, жимолость, грецкий орех) группа почек в пазухе листа располагается в виде вертикального ряда — друг над другом. Такое расположение почек называют *серийным*. У одно-

дольных растений (гладиолус, чеснок) несколько почек в пазухе листа с широким основанием образуют горизонтальный ряд (*коллатеральное расположение*). У некоторых двудольных растений коллатеральное расположение почек может возникнуть в результате ветвления единственной почки, заложившейся в конусе нарастания побега. Например, в средней части клубня картофеля в пазухе разросшегося основания листа («бровки») обычно находятся три почки, но центральная значительно превосходит по размерам боковые, которые формируются позже в пазухах нижних чешуй этой почки, т.е. они являются боковыми по отношению к ней. Такие почки иногда называют *ложно коллатеральными*.

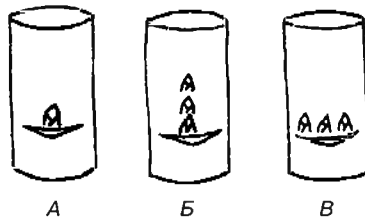


Рис. 25. Типы расположения пазушных почек (по О.А. Коровкину, 2007):
А — одиночное; Б — сериальное; В — коллатеральное

У многих растений боковые почки образуются не только в пазухах листьев, но и на других органах растения — на междоузлиях стебля, листьях, корнях. Такие почки называют *придаточными*, или *адвентивными*. На стебле они образуются из камбия, на листьях — из клеток фотосинтезирующей паренхимы, на корнях — из перицикла. Активное образование придаточных почек можно наблюдать на пнях срубленных деревьев (березы, вяза, дуба, липы). Из таких почек быстро развиваются очень мощные придаточные побеги с огромными листьями — так называемые *водяные побеги*. Побеги на пнях могут образовываться и из спящих почек. Совокупность развивающихся на пне побегов называют *пневой порослью*.

Побеги, развивающиеся из придаточных почек на корнях, называют *корневыми отпрысками*, а растения, у которых они образуются, *корнеотпрысковыми растениями*. Корнеотпрысковыми растениями бывают как деревья и кустарники (вишня, слива, облепиха, боярышник, осина, сирень), так и травы (бодяк, вьюнок, осот, хрен). Корневую поросль культивируемых растений можно использовать для вегетативного размножения растений. Некоторые корнеотпрысковые многолетние травы — трудноискореняемые сорняки, сильно засоряющие поля (осот, бодяк).

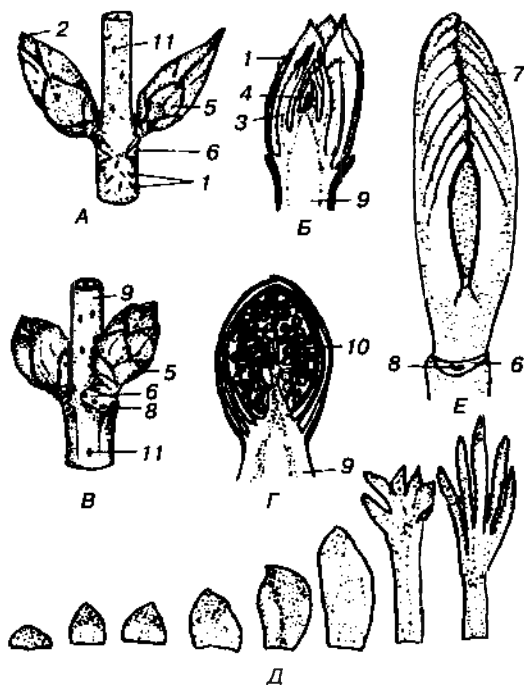


Рис. 26. Строение почек бузины кистевидной — *Sambucus racemosa* (А–Д) и калины гордовины — *Viburnum lantana* (Е) (по Л.И. Лотовой, 2000, с изм.):

- А — вегетативные почки; Б — вегетативная почка в продольном разрезе;
 В — цветочные почки; Г — цветочная почка с зачатком соцветия в продольном разрезе; Д — постепенный переход от почечных чешуй к листьям; Е — голая почка: 1 — волоски; 2 — верхушка почки; 3 — зачаток листа; 4 — конус нарастания; 5 — кроющие чешуи; 6 — листовые рубцы; 7 — наружные листья; 8 — пучки листовых следов; 9 — стебель; 10 — зачаток соцветия; 11 — чечевичка

Придаточные почки на листьях образуются редко (каланхоэ, сердечник). При искусственном вегетативном размножении растений специальными приемами можно вызвать формирование придаточных почек на листьях распространенных декоративных растений: бегонии, глоксинии, сенполии.

По *составу* различают почки вегетативные, генеративные (цветочные) и вегетативно-генеративные (смешанные) (рис. 26, А–Д). Вегетативные почки содержат только зачатки метамеров побега. Поэтому растения с таким типом почек зацветают обычно не ранее второй по-

ловины лета (липа, георгина, хризантема). В генеративных почках находятся только зачатки соцветий, которые развиваются в соцветия сразу же после сбрасывания почечных чешуй; такие почки типичны для растений, зацветающих ранней весной одними из первых (ива, волчегодник). Смешанные (вегетативно-генеративные) почки содержат как зачатки метамеров с листьями срединной формации, так и зачатки цветков или соцветий (яблоня, сирень, ландыш, черемуха).

По *степени защищенности* в зимний период почки делят на *закрытые* и *открытые (голые)*. Закрытые почки защищены почечными чешуями, а у открытых их нет. Голые почки встречаются у растений нашей флоры редко. Они характерны для бузины, барбариса, калины-гордовины, крушины ломкой (рис. 26, Е). Отсутствие у растений почек с защитными чешуями свидетельствует о происхождении их из областей с более теплым климатом. У тропических и субтропических растений почки обычно голые.

Некоторые пазушные почки, длительное время (несколько десятков лет!) оставаясь живыми, не развиваются в побеги. Они ежегодно нарастают стеблевой частью на величину годичного прироста ветви или ствола, оставаясь вблизи от их поверхности (рис. 27). Такие почки называют *спящими почками*. Функция их весьма важна — побеги из них образуются после сильного повреждения побеговой системы растения в результате подмерзания, обгорания, объедания животными и т.д. Побеги, развивающиеся на старых стволах или ветвях из спящих почек, называют *волчками*. Появление большого числа волчков у плодовых деревьев — признак их старения. Сильная обрезка таких деревьев позволяет сформировать у них новую крону на базе оставленных наиболее мощно развитых волчков. Обрезка, стимулирующая образование большого числа волчков, применяется в декоративном садоводстве при создании загущенных живых изгородей.



Рис. 27. Годичные следы спящей почки в стебле (по В.Х. Тутаюк, 1980)

4.5. Ветвление побега и нарастание побеговых систем

Ветвление побега. Увеличение числа побегов у растения происходит в результате ветвления побегов (см. ветвление корня). Как и у корня, выделяют два типа ветвления побега — вершущечное и боковое (рис. 28,

А, Б). При *верхушечном ветвлении* (более примитивном, древнем) новые побеги образуются в результате деления конуса нарастания (апекса) побега предыдущего порядка и обособления новых апексов. Если апекс побега делится на два новых (наиболее часто встречающийся вариант), ветвление называют *дихотомическим*, на три — *тритомическим*, на много — *политомическим*. Среди высших растений дихотомическое ветвление побегов встречается редко, например у плаунов, папоротников. (У низших растений — водорослей — за счет верхушечного ветвления происходит увеличение осей у многоклеточных талломов.)

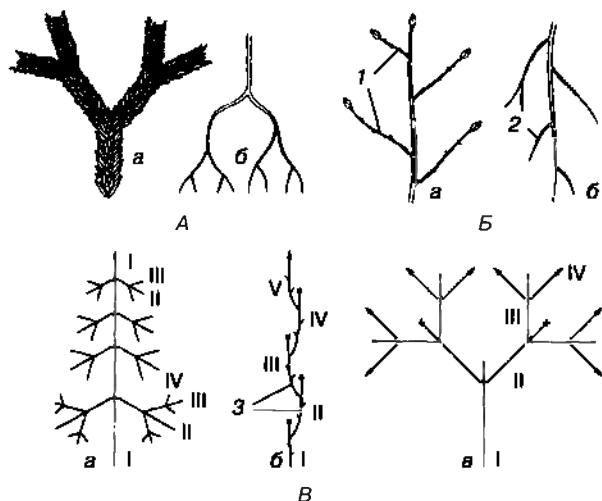


Рис. 28. Ветвление вегетативных органов и нарастание побеговых систем (по О.А. Коровкину, 2007):

А — верхушечное ветвление побега (а) и корня (б); Б — боковое ветвление побега (а) и корня (б); В — схемы моноподиального (а), симподиального (б) нарастания побеговой системы, а также симподиального нарастания побеговой системы при супротивном листорасположении у побегов (в):

1 — боковые побеги; 2 — боковые корни; 3 — побеги продолжения;
I—V — порядок побегов; x — прекращение роста побега; ↑ — растущий побег

При *боковом ветвлении* побега новые побеги образуются из боковых почек. Так как почки, из которых развиваются новые побеги, находятся на поверхности стебля, то боковое ветвление побега (в отличие от корня) называют *экзогенным*. В зависимости от интенсивности развития боковых дочерних побегов выделяют три типа бокового ветвления: *базитонию*, *мезотонию* и *акротонию*. При базитонном типе ветвления наиболее мощные боковые побеги развиваются из пазушных почек

нижней (базальной) зоны материнского побега, при мезотонном — средней, при акротонном — верхней. Базитонное ветвление типично для многолетних трав и полукустарников — оно обеспечивает расположение почек возобновления вблизи поверхности почвы, что позволяет им пережить зимний период под защитой листового опада и снежного покрова. У древесных растений чаще встречается акротония, при которой боковые побеги оказываются расположенными ближе к свету. Мезотония более характерна для плагиотропных побегов — стелющихся и ползучих, а также для корневищ.

Базитонный тип бокового ветвления характерен и для побегов многих культивируемых злаков (пшеница, рожь, ячмень). В растениеводстве нижнюю часть главного побега этих растений, на которой происходит активное образование боковых побегов, называют узлом кушения. Так как боковые побеги развиваются не на одном, а на нескольких сближенных узлах, то правильнее говорить не об узле, а о зоне кушения. Все три типа бокового ветвления (акротония, мезотония и базитония) встречаются у плодовых растений (яблоня, груша) и учитываются как важные сортовые признаки, позволяющие (с учетом ряда других особенностей побегообразования) отличить один сорт от другого даже в зимний период.

Нарастание побеговой системы. Нарастание побеговой системы растения происходит за счет образования новых побегов в результате ветвления уже имеющихся. Так как растения в отличие от животных растут в течение всей жизни, и нарастание побеговой системы происходит непрерывно вплоть до старения и отмирания растительной особи. В процессе эволюции у высших растений сложились два типа нарастания побеговых систем — *моноподиальное* и *симподиальное* (рис. 28, В).

При **моноподиальном нарастании** главный побег (реже один из боковых побегов) нарастает неограниченно долго, формируя единственную основную хорошо выраженную ось побеговой системы растения. Боковые побеги значительно уступают главному по мощности развития. По тому же принципу нарастают боковые системы побегов (ветви) растения. Моноподиальный тип нарастания прекрасно выражен у ели, сосны, пихты. Среди покрытосеменных растений он встречается как у деревьев (дуб, осина), так и у трав (клевер луговой, гравилат). Деревья с моноподиальным нарастанием побеговой системы особо высоко ценятся в лесном хозяйстве и деревообрабатывающей промышленности — из их длинных ровных стволов (у секвойи длиной более 100 м!) можно получать высококачественный строительный материал. Издавна хорошо известны корабельные сосны, из стволов которых изготовляли длинные и прочные доски для постройки кораблей.

При *симподиальном нарастании* побеговой системы каждый побег, начиная с главного, относительно быстро завершает развитие формированием верхушечного цветка или соцветия (реже его апекс отмирает), а процесс нарастания продолжается за счет одного из боковых побегов следующего порядка — *побега продолжения*, который растет в том же направлении, что и предыдущий побег. Говорят, что при таком типе нарастания побеговой системы постоянно идет процесс *перевершинивания*. Так как обычные боковые побеги мало отличаются от побегов продолжения, то хорошо выраженной главной оси у побеговой системы в этом случае нет.

Симподиальное нарастание наблюдается у большинства древесных и травянистых растений, в том числе и культивируемых (земляника, картофель, вишня, смородина, яблоня и др.). Биологическое значение этого типа нарастания побеговой системы весьма велико — оно значительно повышает жизнеспособность растения за счет увеличения числа реализующихся в побеги почек. Это приводит к росту числа листьев и цветков, а в конечном итоге к возрастанию продуктивности растения. При симподиальном типе нарастания побеговая система растения легче и быстрее восстанавливается после нанесения каких-либо повреждений (засыхание, обмораживание, объедание животными).

Иногда в учебной и научной литературе можно встретить неудачный термин «ложно дихотомическое ветвление». Следует помнить, что в этом случае речь идет не о ветвлении побега, а о симподиальном нарастании побеговой системы при супротивном листорасположении. У таких растений (клен, конский каштан, сирень) на верхушке каждого побега продолжения развиваются не один, а два супротивных побега продолжения следующего порядка. Так как находящаяся между ними верхняя часть побега предыдущего порядка (обычно верхушечное соцветие), на котором они образовались, быстро засыхает и разрушается, то внешне создается видимость дихотомического ветвления побега.

В онтогенезе многих растений, как древесных, так и травянистых, можно наблюдать смену типов нарастания побеговой системы: в первые годы жизни оно может быть моноподиальным, а позднее смениться на симподиальное.

Нарастание побеговой системы растения следует отличать от нарастания побега. Побег, являясь одноосным органом, нарастает в длину, во-первых, за счет образования новых метамеров в его конусе нарастания и, во-вторых, благодаря удлинению междоузлий стебля в результате деятельности вставочной меристемы. Излишне (что иногда встречается в литературе) говорить о моноподиальном нарастании побега — как

одноосный орган, развивающийся из одной верхушечной меристемы, побег по-другому — симподиально — нарастать не может. Термины «моноподиальное» и «симподиальное» нарастание можно применять только для характеристики особенностей формирования побеговой системы растения.

4.6. Соцветия

4.6.1. Структура соцветия

У покрытосеменных растений всегда пространственно и морфологически обособлена специфическая часть побеговой системы, несущая на себе репродуктивные органы — цветки. Цветки располагаются поодиночке крайне редко (мак, пион, тюльпан). Обычно они собраны в группы, которые называют соцветиями. *Соцветие — видоизмененная однолетняя часть побеговой системы покрытосеменных растений, несущая цветки.* Можно сказать, что соцветие — особый тип побеговой системы. Биологическое преимущество соцветий перед одиночными цветками состоит в повышении гарантии опыления цветков как у ветроопыляемых растений, так и у растений, цветки которых опыляют животные (главным образом насекомые). Посещая соцветия с компактно расположенными цветками, насекомое или птица успевает за единицу времени обследовать гораздо большее число цветков, чем при их одиночном расположении. Немаловажный фактор успешного опыления — одновременное распускание цветков одного соцветия. Кроме того, крупные многоцветковые соцветия обычно более заметны, чем одиночные цветки.

Число цветков в соцветии у разных растений сильно варьируется: от одного до трех — у гороха до нескольких сотен тысяч — у агавы и рогоза. У пальмы корифы оно достигает 6 млн. Самыми большими соцветиями тоже отличаются пальмы — до 12 м (каламус).

Структурной единицей соцветия, как любой побеговой системы, является побег (рис. 29). Стебли побегов, образующих соцветие (оси соцветия), бывают длинными или сильно укоро-

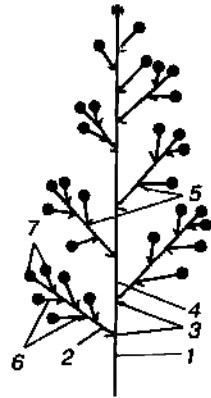


Рис. 29. Строение сложного соцветия (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

- 1 — главная ось;
- 2 — боковая ось частного соцветия; 3 — узлы;
- 4 — междоузлие;
- 5 — прицветник;
- 6 — цветоножки;
- 7 — цветки

ченными, а их листья могут быть срединной или верховой формации. Часто листья полностью редуцированы. Верхушечная меристема переходящего к цветению побега обычно полностью реализуется при формировании элементов цветка, поэтому такие побеги после образования верхушечного цветка уже не способны к дальнейшему развитию. У соцветий выделяют *главную ось*, *боковые оси* возрастающего порядка и *конечные оси* — *цветоножки*, несущие цветки. Листья, в пазухах которых образуются цветки, называются *прицветниками*, или *кроющими листьями*. Если листочки образуются у цветоножек, их называют *прицветничками* (у однодольных развивается один прицветничек, у двудольных — два).

4.6.2. Классификация соцветий

Классификация соцветий основана на степени разветвления осей, типе их нарастания и формации листьев.

В зависимости от характера ветвления соцветия делят на простые и сложные. У **простых соцветий** на главной оси располагаются цветки — на цветоножках или сидячие (смородина, подорожник, черемуха), т.е. ветвление их ограничивается двумя порядками. У **сложных соцветий** на главной оси располагаются не цветки, а парциальные соцветия, т.е. они ветвятся до третьего и более высоких порядков (морковь, пшеница, овес, рябина, сирень).

По типу нарастания соцветия делят на моноподиальные и симподиальные.

Моноподиальные соцветия. У соцветий этого типа главная ось нарастает неопределенно долго за счет деятельности апикальной меристемы. Все цветки боковые. Они распускаются или снизу вверх (в акропетальном направлении), или центростремительно, если ось соцветия сильно укорочена и уплощена. Моноподиальные соцветия называют *ботрическими* (от греч. «ботрион» — кисть), *рацемозными* (от лат. «рацемус» — кисть), *неопределенными* (неизвестно, сколько цветков образует верхушечная меристема), *открытыми* (ничто, как правило, не ограничивает образование боковых цветков верхушечной меристемой) и *бокоцветниками* (все цветки боковые).

Симподиальные соцветия. При симподиальном нарастании соцветие нарастает за счет разных осей (побегов) возрастающего порядка. Каждая из осей быстро заканчивает развитие формированием терминального (верхушечного) цветка. Распускание цветков идет по мере формирования осей: первым распускается цветок на оси первого порядка, вторым — на оси второго порядка и т.д. Если все оси симподи-

ально нарастающего соцветия расположены в одной плоскости, то распускание цветков идет в центробежном направлении. Симподиальные соцветия называют *цимозными*, или *цимоидными* (от лат. «цима» — полужонтик), *определенными* (на каждой оси формируется только один цветок), *закрытыми* (формируя верхушечный цветок, меристема перестает функционировать) и *верхоцветниками* (все цветки верхушечные).

Исходя из особенностей развития листьев, выделяют три типа соцветий: фрондозные, брактеозные и эбрактеозные. **Фрондозными**, или **олиственными**, называют соцветия, у которых прицветники представлены листьями срединной формации (вербейник, купена, фиалка, фуксия, яснотка). **Брактеозными** называют соцветия, в которых прицветники представлены листьями верховой формации — *брактеями* (ландыш, сирень). У **эбрактеозных**, или *голых*, соцветий прицветники полностью редуцированы (капустные).

4.6.3. Моноподиальные соцветия

Простые моноподиальные соцветия. Эти соцветия различаются длиной и формой главной оси, а также выраженностью цветоножек. Представлены кистью, колосом, початком, шитком, зонтиком, головкой и корзинкой (рис. 30, А).

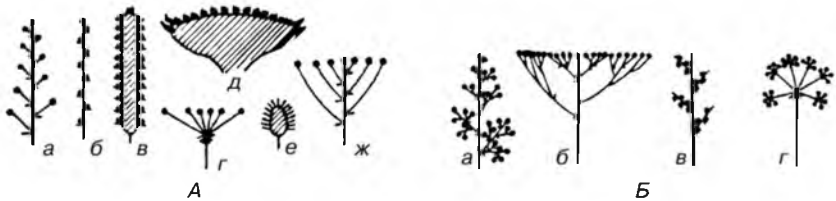


Рис. 30. Типы ботрических соцветий (по О.А. Коровкину, 2007):

- А — простые соцветия: а — кисть; б — колос; в — початок; г — зонтик; д — корзинка; е — головка; ж — шиток;
 Б — сложные соцветия: а — метелка; б — шитковидная метелка (сложный шиток); в — сложный колос; г — сложный зонтик

Кисть — соцветие с тонкой и длинной главной осью, по всей длине которой располагаются цветки с относительно равными по длине цветоножками. Кисти бывают фрондозными (фиалка трехцветная), брактеозными (люпин, черемуха), эбрактеозными (капуста, пастушья сумка). Кисть — основной тип простых моноподиальных соцветий, все следующие — ее производные.

Колос — соцветие, у которого на оси располагаются сидячие цветки (подорожник).

Сережка — поникающий колос; соцветие, содержащее только однополые цветки. После цветения обычно опадает целиком (ива, тополь). Характерна для древесных ветроопыляемых растений.

Початок — соцветие, отличающееся от колоса значительно утолщенной осью (аир, антуриум, белокрыльник). Обычно початок окружен крупным листом разнообразной формы и окраски, который называют покрывалом.

Щиток — соцветие, сходное по расположению цветков с кистью, но отличающееся от нее разной длиной цветоножек (у нижних цветков они значительно длиннее, чем у верхних). Поэтому все цветки располагаются в одной плоскости (груша, яблоня).

Зонтик — соцветие с сильно укороченной главной осью и примерно одинаковой длиной цветоножек (вишня, женьшень, примула, чистотел).

Головка — соцветие с шаровидно утолщенной главной осью, на которой располагаются сидячие цветки (клевер, люцерна).

Корзинка — соцветие с блюдцевидно расширенной осью, на которой очень плотно расположены сидячие цветки, распускающиеся в центростремительном направлении (от периферии к центру соцветия). Ось корзинки называют ложем соцветия. Снаружи оно окружено оберткой, состоящей из присоцветных листьев верховой формации. Листья обертки защищают молодые корзинки, а также могут способствовать распространению плодов, цепляясь крючковидно изогнутой верхушкой за шерсть животных или одежду (лопух). Корзинки (особенно маленькие, как, например, у тысячелистника) часто принимают за цветки, считая листочки обертки чашелистиками, а яркоокрашенные краевые цветки — венчиком.

Сложные моноподиальные соцветия. Эта группа соцветий представлена сложной кистью, сложным колосом, сложным зонтиком, сложным щитком и метелкой (рис. 30, Б).

Сложная кисть — соцветие, на главной удлиненной оси которого располагаются боковые (парциальные) соцветия — простые кисти. У двойной кисти на главной оси располагаются простые кисти, т.е. ветвление осей идет до третьего порядка (вероника простертая, донник); у тройной — ветвление осей идет до четвертого порядка (алоз, вайда, хрен).

Сложный колос — соцветие, от главной оси которого отходят простые колосья, которые называют колосками (пшеница, рожь, ячмень).

Сложный зонтик — соцветие с сильно укороченной главной осью, на которой в виде розетки располагаются брактеи, образуя в совокуп-

ности обертку соцветия. Из пазух этих брактеевых выходят оси парциальных соцветий — простых зонтиков, которые называют зонтичками. Цветки зонтичков образуются часто тоже в пазухах брактеевых, составляющих оберточку зонтичков. Наличие обертки и оберточки — важный признак, учитываемый при определении растений. Сложные зонтики характерны для сельдерейных (морковь, петрушка, укроп и др.).

Сложный щиток — соцветие, от главной оси которого отходят простые щитки, т.е. оси которого ветвятся до третьего и более высоких порядков. Все цветки этого соцветия, как и простого щитка, располагаются в одной плоскости (калина, рябина). Часто сложный щиток называют щитковидной метелкой.

Метелка — соцветие, отличающееся от сложной кисти более интенсивным ветвлением, а также тем, что нижние парциальные соцветия развиваются значительно сильнее верхних. Это приводит к тому, что метелка имеет обычно выраженную пирамидальную форму (кукуруза, мятлик, сирень).

Часто у растений формируются сложные соцветия необычного строения, в которых простые соцветия одного типа собраны в соцветия другого типа. Например, у тысячелистника и пижмы простые корзинки собраны в сложный щиток, у полыни — в метелку, а у сушеницы топяной — в колос. У плюща же формируется кисть зонтиков. Такие соцветия называют **агрегатными**, или **составными**.

4.6.4. Симподиальные соцветия

Симподиально нарастающие соцветия (цимозные, или цимоиды) — сложные, закрытые, с невыраженной главной осью. В таких соцветиях первыми раскрываются верхушечные цветки осей более низких порядков. Исходя из числа осей, продолжающих ось предыдущего порядка, различают три типа цимоидов: монохазий, дихазий и плеохазий (рис. 31).

Монохазий, или **однолучевой верхоцветник**, — цимозное соцветие, у которого каждая предыдущая ось продолжается только одной осью следующего порядка. В зависимости от направления роста осей продолжения выделяют два типа монохазиев — завиток и извилину. У **завитка** все оси направлены в одну сторону, и поэтому его еще называют **улиткой** (картофель, лилейник, незабудка). Завиток с сильно укороченными осями называют **клубком** (грыжник голый).

У **извилин** наблюдается закономерное изменение направления роста осей продолжения: они поочередно растут то в одну, то в другую сторону (норичник, петуния).

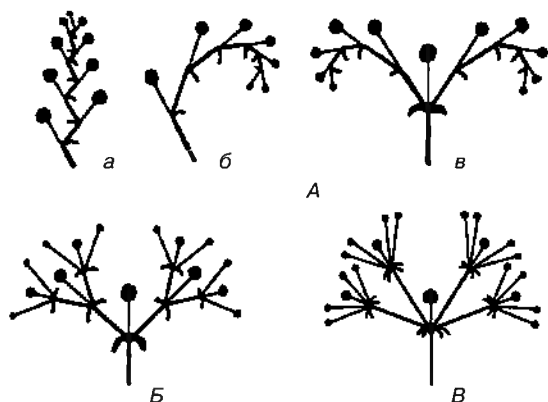


Рис. 31. Типы цимозных соцветий (по О.А. Коровкину, 2007):
 А — монохазии: а — извилины; б — завиток; в — двойной завиток;
 Б — дихазий; В — плеюхазий

Дихазий, или *двулучевой верхоцветник*, — соцветие, у которого каждая ось предыдущего порядка продолжается двумя осями следующего порядка. Дихазий обычно развивается у растений с супротивным расположением у побегов (гвоздичные).

Плеюхазий, или *многолучевой верхоцветник*, — соцветие, у которого каждую ось предыдущего порядка продолжают более двух осей следующего порядка (родiola).

У молочайных формируется особый тип цимойдного соцветия — **циаций**, состоящий из раздельнополых цветков. Циаций имеет верхушечный женский цветок (остатка редуцированного соцветия с женскими цветками) и пять тычинок (остатков пяти редуцированных соцветий с мужскими цветками). Обертка циация состоит из прицветников парциальных соцветий.

Нередко у растений встречаются соцветия, сочетающие оба способа нарастания — моноподиальное и симподиальное. Такие соцветия называют тирсами.

Тирс — сложное соцветие с моноподиально нарастающей (открытой) главной осью и симподиально нарастающими (закрытыми) парциальными боковыми соцветиями — цимоидами. Цимойды обычно представлены дихазиями, степень развития которых, как правило, уменьшается в акропетальном направлении — от нижних к верхним. Поэтому тирсы часто имеют коническую (пирамидальную) форму. Тирсы типичны для яснотковых (лаванда, мята, пустырник, шалфей),

березовых (береза, ольха), буковых (дуб, бук). Сильноразветвленные тирсы (*плейотирсы*) характерны для крапивы.

У древесных растений после плодоношения соцветия отмирают и, как правило, опадают. У травянистых растений отмершие соцветия не опадают. Обычно они отмирают вместе с побегами, на которых образовались.

4.7. Метаморфозы побега

Как и корень, побег может выполнять кроме основной (фотосинтеза) еще целый ряд дополнительных функций, т.е. он тоже пластичен и многофункционален. Диапазон видоизменений побега весьма широк: от незначительных отклонений от типичного облика до сильноизмененных форм, в которых трудно узнать побеговую природу. Для выполнения каких-либо функций побег может изменяться или полностью, или изменения касаются лишь отдельных его частей — стебля или листа. Различают надземные и подземные метаморфозы побега.

4.7.1. Надземные метаморфозы побега

Колючки выполняют защитную функцию — предотвращают поедание растения травоядными животными. Чаще они свойственны растениям, обитающим в районах с сухим и жарким климатом. Различают колючки побегового происхождения (в колючку превращается весь побег полностью) и листового происхождения (колючками становятся только листья).

Колючки побегового происхождения более разнообразны (рис. 32). Они обычно лишены листьев (листья быстро отмирают), но могут быть и олиственными. У одних растений колючки побегового происхождения неветвящиеся (боярышник, апельсин, лимон), у других — сильно-разветвленные (гледичия). Часто в колючку превращается не весь побег, а лишь его верхняя часть. В плодоводстве такие заостренные на верхушке побеги называют копыцами, они характерны для дикорастущих видов груши и яблони, а также для абрикоса, алычи, облепихи, сливы. Наиболее длинными (до 40 см), прочными и сильноветвящимися колючками вооружена гледичия: у этого высокого дерева колючки развиваются на стволе из спящих почек.

Колючки листового происхождения типичны для кактусов. Кроме защитной функции колючки этих растений способны в ночное время конденсировать на себе водяные пары воздуха, улучшая таким образом снабжение растений водой. Еще одна выгода от превращения листьев



Рис. 32. Колючки побегового происхождения
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

- А: 1 — группа колючек на стволе гледичии (*Gleditschia* sp.);
 2 — молодая колючка с листьями; Б — сеянец акантосициоса (*Acanthosicyos* sp.);
 В — понцирус трехлистковый (*Poncirus trifoliata*); Г — терн (*Prunus spinosa*);
 Д — боярышник (*Crataegus* sp.)

в колючки — уменьшение испаряющей поверхности растения, что в условиях пустыни очень важно. Среди растений умеренного климата колючками листового происхождения защищается, например, барбарис — они развиваются на его удлинённых побегах (рис. 33). У многих растений в колючки превращаются лишь части листа. Хорошо известны колючки, развивающиеся из прилистников (акация, держи-дерево, молочай, робиния). Они быстро одревесневают и еще много лет после опадения листьев, частью которых они были, сохраняются на узле стебля. Колючкой может стать и рахис перисто-сложного листа после опадения его листочков (астрагал, карагана, эспарцет).

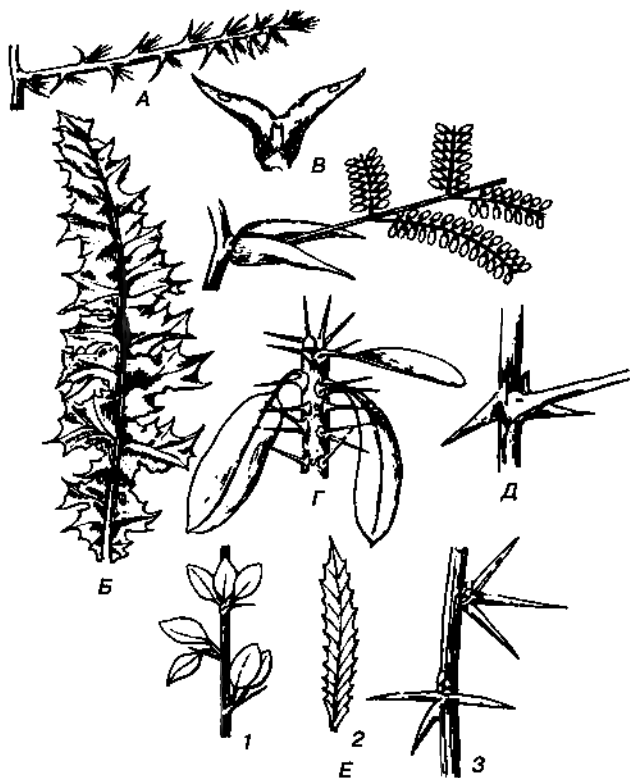


Рис. 33. Колючки листового происхождения
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

А — спаржа (*Asparagus* sp.); Б — альфредия (*Alfredia* sp.);
В — акация (*Acacia* sp.); Г — молочай блестящий (*Euphorbia milii*);
Д — робиния лжеакация (*Robinia pseudacacia*);
Е — разные виды барбариса (*Berberis* sp.) (1–3)

Не следует путать колючки с *шипами* — выростами клеток покровной ткани эпидермы. Шипы могут покрывать не только стебли, но и листья растений, развиваясь на них в большом числе и располагаясь без какой-либо закономерности (ежевика, крыжовник, малина, роза).

Усики характерны для лазающих лиан. Они чувствительны к прикосновению, что позволяет им закручиваться вокруг опоры при соприкосновении с ней и поддерживать побег в вертикальном положении. Как и колючки, усики бывают побегового и листового происхождения.

Усики побегового происхождения образуются у растений семейств Тыквенные и Виноградные (рис. 34). Они могут быть неветвящимися

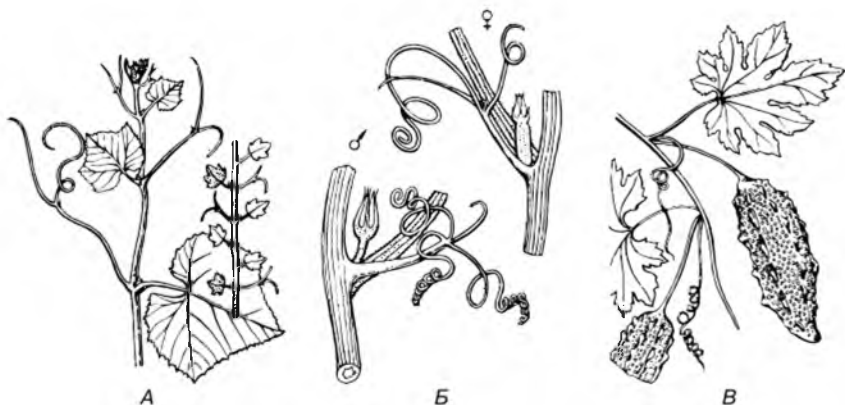


Рис. 34. Усики побегового происхождения
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

- A* — виноград культурный (*Vitis vinifera*): участок побега и схема его строения;
Б — сложные усики кабачка (*Cucurbita pepo*);
В — простые усики момордики (*Momordica sp.*)

(огурец, дыня, брioniя) и ветвящимися (тыква, арбуз, эхиноцистис). Окончания усиков винограда и партеноциссуса (девичьего винограда) могут быть дисковидно расширены и выполнять роль присосок, с помощью которых побеги этих растений могут взбираться даже по стеклу. Выделяемые присоской клейкие вещества очень прочно прикрепляют ее к опоре — легче порвать усик, чем оторвать присоску.

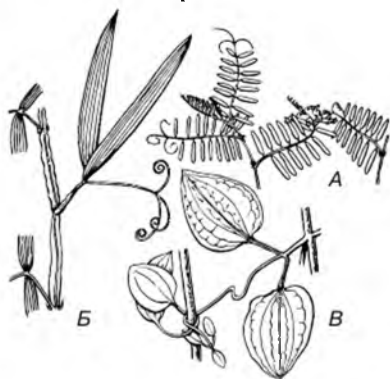


Рис. 35. Усики листового происхождения (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

- A* — горошек (*Vicia sp.*); *Б* — чина (*Lathyrus sp.*); *В* — ломонос (*Clematis sp.*)

Усики листового происхождения типичны для растений семейства Бобовые (рис. 35). В усик может видоизменяться как весь лист (чина безлистная, виды гороха), так и верхняя часть рахиса и отдельные листочки перисто-сложного листа (вика, чечевица). У хохлатки усиконной в усики превращаются верхние сегменты перисто-рассеченных листьев. Превращение листовой пластинки в усик обычно компенсируется сильным разрастанием прилистников, которым приходится заниматься фотосинтезом.

Происхождение колючки или усика можно определить по следующим признакам. Если они листового происхождения, то в их пазухе будет находиться пазушная почка. Если колючка или усик — видоизмененные побеги, то они располагаются в пазухе листа, после опадения которого под ними остается хорошо заметный листовый рубец.

Столон представляет собой нижнюю (базальную) часть высокоспециализированного побега вегетативного размножения (рис. 36, А, Б). Для stolона типичны длинные тонкие междоузлия и чешуевидные листья низовой формации. На стебле stolона могут образовываться придаточные корни (обычно узловые). Жизнь stolона коротка — он отмирает уже осенью (реже весной будущего года), обеспечивая отделение от материнского растения органа вегетативного размножения — прикорневой розетки. Этот орган представляет собой вторую часть побега вегетативного размножения, образующуюся позже stolона. Из нее развивается новое, дочернее растение. Таким образом, stolон сначала отдаляет дочернее растение от материнского, снижая конкурентные отношения между ними, а потом, отмирая, отделяет их друг от друга, обеспечивая вегетативное размножение. Надземные stolоны образуют земляника, камнеломка, молодило и др. Stolоны могут быть и подземными.

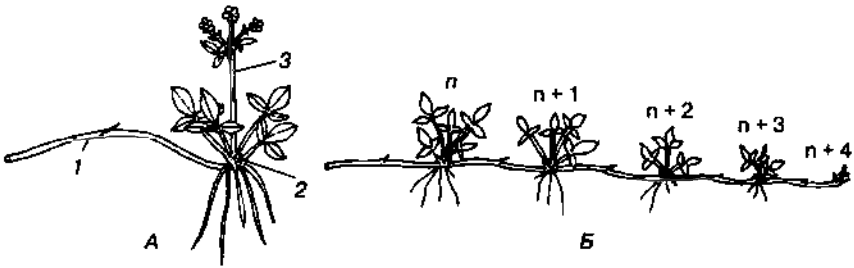


Рис. 36. Вегетативное размножение земляники (*Fragaria* sp.)

(по О.А. Коровкину, 1999):

А — побег вегетативного размножения; Б — ус (симподий, состоящий из побегов вегетативного размножения возрастающего порядка):
1 — stolон; 2 — прикорневая розетка; 3 — цветоносная часть побега

Ус — метаморфоз побеговой системы, обеспечивающий вегетативное размножение и распространение растений. Он представляет собой симподий, образованный несколькими побегами вегетативного размножения возрастающего порядка, у каждого из которых нижняя часть представлена stolоном, а следующая — прикорневой розеткой (рис. 36, А, Б). У растений земляники, например, благодаря однонаправленному

росту столонов к концу периода вегетации образуется система побегов вегетативного размножения возрастающего порядка с хорошо выраженной центральной осью, представленной столонными частями этих побегов, — ус. У земляники такой ус обычно состоит из четырех — семи побегов вегетативного размножения возрастающего порядка и может достигать длины 1,5 м. В результате интенсивного ветвления побегов вегетативного размножения у одного растения образуется много симподиев-усов, растущих в разных направлениях. Вегетативное размножение происходит из-за отделения прикорневых розеток вследствие быстрого отмирания столонов. Кроме земляники усами размножаются камнеломка, молодило, хлорофитум и др.

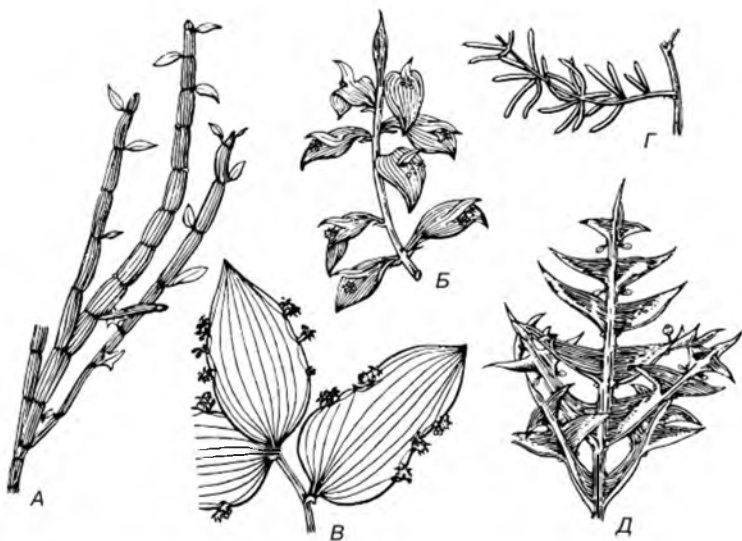


Рис. 37. Кладодии и филлокладии (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

А — кладодии мюленбекки плосковеточной (*Muehlenbeckia platyclada*);
 филлокладии: Б — иглицы (*Ruscus* sp.); В — семелы (*Semela* sp.);
 Г — спаржи (*Asparagus* sp.); Д — коллечии (*Colletia* sp.)

Кладодии и **филлокладии** представляют собой видоизмененные безлистные побеги с листовидно уплощенным стеблем, выполняющим функцию фотосинтеза (рис. 37). **Кладодии** — побеги с плоскими зелеными стеблями, способными к длительному росту, и хорошо выраженным метamerным строением (мюленбеккиа плосковеточная, опунция). **Филлокладии** еще более похожи на лист ограниченным ростом и отсутствием выраженной метамерии (иглица, коллечия, спаржа). Форма

филлокладиев может быть различной — игловидной, ланцетной, линейной, яйцевидной и др. Кладодии и филлокладии встречаются у растений, приспособившихся жить в условиях дефицита воды, — ксерофитов. Встречаются они в аридных областях всех континентов.

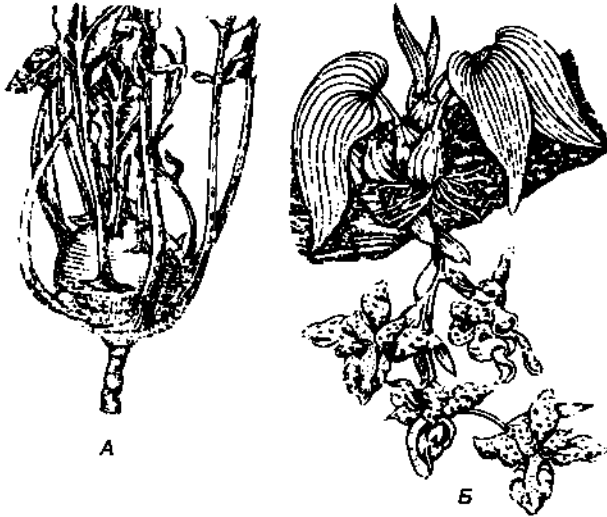


Рис. 38. Надземные клубни (по И. И. Андреевой, Л. С. Родман, 2003):

А — кольраби (*Brassica oleracea* var. *gongyloides*);

Б — туберидии эпифитных орхидей

Клубень — видоизмененный побег, стебель которого сильно разрастается, становясь мясистым и сочным, в связи с накоплением в нем запасных веществ. У ряда растений клубень может также выполнять функции органа возобновления или (и) вегетативного размножения. Побеговые клубни могут быть надземными и подземными. *Надземный клубень*, формирующийся в результате разрастания средней части стебля главного побега, хорошо выражен у капусты кольраби (рис. 38, А). Следует подчеркнуть, что листья главного побега в формировании клубня этой капусты участия не принимают — он стеблевого происхождения. На сформировавшемся клубне хорошо заметны рубцы от опавших листьев срединной формации, на нем располагавшихся.

Надземные клубни побегового происхождения формируются у многих *орхидей-эпифитов*, обитающих в дождевых и муссонных лесах Америки и Юго-Восточной Азии (дендробиум, каланте, цимбидиум). *Эпифитами* называют растения, поселяющиеся в кронах деревьев,

используя их только в качестве опоры и субстрата. Побеговые клубни эпифитных орхидей, состоящие из одного или нескольких метамеров, называют *туберидиями* (рис. 38, Б). Они представляют собой утолщенные стебли побегов и могут достигать размера от нескольких миллиметров до четверти метра. Форма их разнообразна — веретеновидная, шаровидная, цилиндрическая и др. В туберидиях запасается главным образом вода, а также питательные вещества.



Рис. 39. Листовые суккуленты (по Т.И. Серебряковой и др., 2006):
 А — алоэ (*Aloe sp.*); Б — очиток (*Sedum sp.*); В — агава (*Agave sp.*);
 Г — молодило (*Sempervivum sp.*)

Среди ксерофитов выделяют особую группу растений, которые, живя в засушливых местностях, научились запасать воду в побегах. Такие растения называют *суккулентами* (рис. 39, 40). *Листовые суккуленты* запасают воду в толстых мясистых листьях (агава, алоэ, молодило, очиток), *стеблевые* — в клубневидно утолщенных стеблях (кактусы, молочаи). У *стеблевых суккулентов* с редуцированными до колючек листьями зеленый стебель выполняет и функцию фотосинтеза.

Кочан представляет собой метаморфоз почки (рис. 41). Он может формироваться как из верхушечной почки побега (капуста кочанная), так и из пазушной (капуста брюссельская). Кочан, как сильно разросшаяся почка, состоит из сильно укороченного стебля — кочерыги

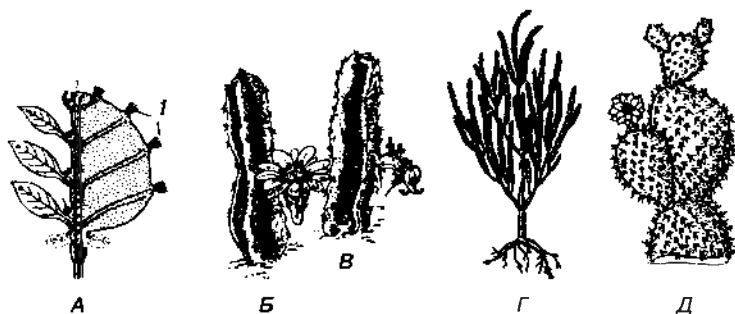


Рис. 40. Стеблевые суккуленты (по Т.И. Серебряковой и др., 2006):

А — схема строения побегов кактуса; левая половина соответствует побегу пейрескии (*Paireskia sp.*), 1 — ареолы; Б — часть побега и цветок кактуса; В — часть побега и соцветие молочая (*Euphorbia sp.*); Г — солерос (*Salicornia sp.*); Д — опунция (*Opuntia sp.*)

и большого числа мясистых зачатков листьев (листовых примордиев), прикрывающих и защищающих конус нарастания. В многочисленных зачатках листьев накапливается много воды и сахаров: например, масса кочана у позднеспелых сортов кочанной капусты может превышать 10 кг. Капуста кочанная — двулетнее растение. В первый год жизни у нее формируется кочан, из конуса нарастания которого будущей весной развивается цветonoсная часть главного побега. Родина кочанной капусты — Средиземноморье. Полагают, что его жаркое и сухое лето стало причиной формирования такого метаморфоза суккулентной природы, как водозапасающая почка.

К метаморфозам почки можно отнести и **выводковые почки**, обеспечивающие вегетативное размножение растений (рис. 42, 43). Из этих почек непосредственно на растении могут образовываться маленькие растения, которые, опадая, быстро укореняются и дают начало новым растениям. В большом числе выводковые почки образуются по краям листа каланхоэ. Выводковые почки могут быть пред-

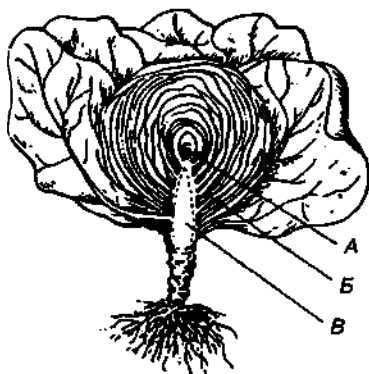


Рис. 41. Строение кочана капусты кочанной (*Brassica oleracea var. capitata*)

(по О.А. Коровкину, 2014):

А — конус нарастания; Б — зачатки листьев; В — стебель

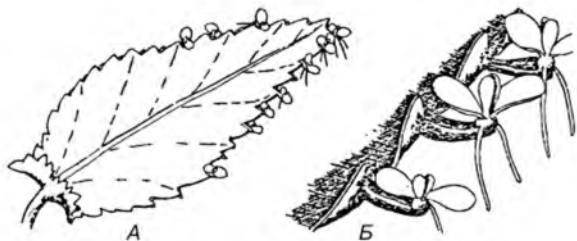


Рис. 42. Выводковые почки (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):
 А — лист каланхоэ Дегремона (*Kalanchoe daigremontiana*) с выводковыми растениями; Б — увеличенный фрагмент края листа

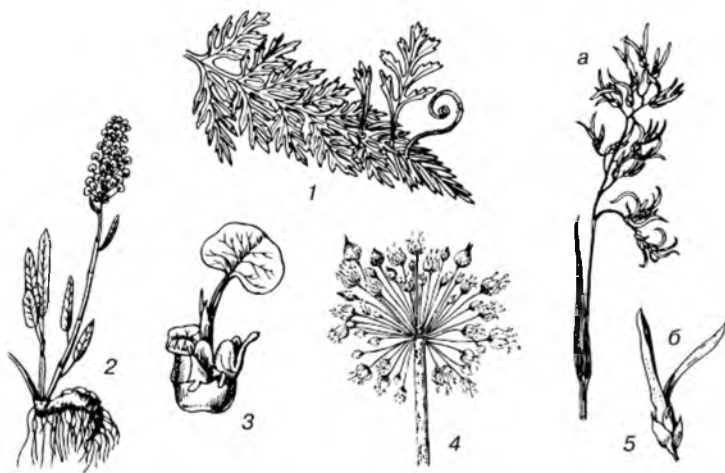


Рис. 43. Выводковые и зимующие почки
 (по Т.И. Серебряковой и др., 2006, с изм.):

1 — развитие растений из выводковых почек вайи папоротника асплениума (*Asplenium* sp.); 2 — горец живородящий (*Polygonum viviparum*); 3 — его отдельная почка; 4 — лук голубой (*Allium coeruleum*); 5 — мятлик луковичный (*Poa bulbosa*):
 а — соцветие с выводковыми почками вместо колосков, б — отдельная почка

ставлены маленькими луковичками (*бульбиллами*), которые могут формироваться либо в пазухах листьев (лилия тигровая), либо в соцветии вместо цветков (лук голубой, мятлик луковичный). В виде маленьких клубней (*бульбочек*) они представлены у горца живородящего.

Кроме названных выше (колючка, усик) встречаются и другие интересные метаморфозы листа. *Ловчие аппараты* листового происхождения образуются у насекомоядных растений как приспособление к жизни

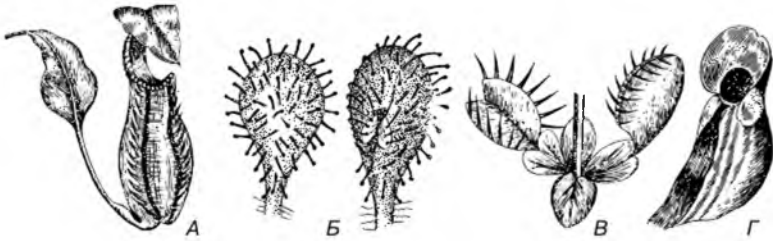


Рис. 44. Ловчие аппараты насекомоядных растений (по В.Х. Тутаюк, 1980):
 А — непентес (*Nepenthes sp.*); Б — росянка (*Drosera sp.*);
 В — мухоловка (*Dionaea sp.*); Г — саррацения (*Sarracenia sp.*)

в условиях недостаточного минерального питания, в частности азотного питания (рис. 44). Являясь автотрофными фотосинтезирующими организмами, эти растения с помощью ловчих аппаратов используют богатую азотом и фосфором органическую пищу, переваривая тела пойманных животных. Известно около 450 видов насекомоядных растений, обитающих в основном на верховых болотах и в пресноводных водоемах тропических и умеренных широт. Обитатель торфяных болот — росянка ловит насекомых с помощью железистых волосков, покрывающих верхнюю сторону листовой пластинки и выделяющих клейкую слизь, к которой и прилипают насекомые. Чувствительные к прикосновению волоски способны изгибаться, прижимая пойманное насекомое к пластинке листа. Выделяемые железами кислота и фермент, подобный пепсину, растворяют ткани жертвы и обеспечивают их поглощение клетками листа. Ловчие аппараты, способные к движению при ловле насекомых, есть также у венериной мухоловки, жирянки, пузырчатки.

У тропических лиан рода непентес листья видоизменяются в более совершенный ловчий аппарат — ярко окрашенный кувшинчик с крышечкой длиной от 10 до 50 см. Кувшинчик формируется из пластинки листа. Усиковидный черешок листа удерживает кувшинчик в воздухе, закручиваясь вокруг ветвей соседних растений, а разросшееся уплощенное основание листа занимается фотосинтезом. Крышечка



Рис. 45. Филлодии акации (*Acacia sp.*)
 (по И.И. Андреевой,
 Л.С. Родман, 2003)

(верхняя часть листовой пластинки) не может закрываться — она лишь препятствует попаданию воды в кувшинчик, что важно для поддержания нужной концентрации пищеварительных ферментов, расщепляющих органические вещества попавшего в кувшинчик насекомого.

Филлодий — уплощенный черешок листа, выполняющий функцию листовой пластинки, которая полностью редуцируется (рис. 45). Филлодии типичны для многих видов так называемых филлодийных акаций, живущих в сухих саваннах юго-запада Австралии. Можно обнаружить филлодии и у некоторых чин Южной Европы и Кавказа.

4.7.2. Подземные метаморфозы побега

У многих растений побеги растут не только над землей, но и весьма успешно развиваются в почве, причем на довольно большой глубине. Такие подземные побеги помогают растениям выживать при неблагоприятных условиях внешней среды (низкой температуре, засухе), а также обеспечивать им вегетативное размножение. Конечно, жизнь в почве вызвала значительные изменения в строении подземных побегов, что выразилось в появлении у них ряда метаморфозов: корневищ, клубней, луковиц. Эти метаморфозы подземных побегов часто представляют собой те продуктивные органы культивируемых растений, ради которых их и выращивают.

Корневище — самый распространенный подземный метаморфоз побега. Этот многолетний побег отличается сильной редукцией листьев — они представлены обычно чешуевидными листьями низовой формации — *катафиллами*. Кроме этого на стебле корневища обычно образуются придаточные корни. Запасные вещества (обычно крахмал) откладываются в стебле. Корневища обычно *платиотропны* — растут параллельно поверхности почвы (ирис, ландыш, пырей, сныть), но известны и вертикально растущие (*ортотропные*) корневища (гравилат, земляника, шавель). У некоторых растений они могут уходить на глубину более 1 м (хвощ). Часто корневище внешне похоже на корень. Но его можно отличить от корня по *метамерному* строению (наличию закономерно располагающихся узлов, междоузлий, листьев и почек). Корневище характерно для многолетних трав (крапива, ландыш, пырей, сныть), кустарничков (брусника, черника), полукустарников (малина) и кустарников (бересклет, шиповник).

Весной из верхушечной и ряда пазушных почек успешно перезимовавшего корневища развиваются надземные фотосинтезирующие побеги возобновления. Они цветут, образуют плоды и семена, а после этого

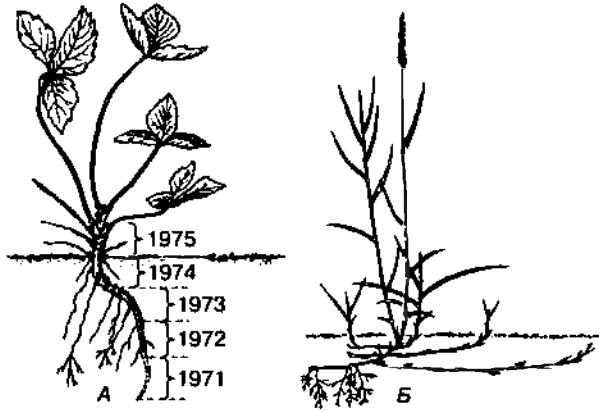


Рис. 46. Корневища (по Т.И. Серебряковой и др., 2006, с изм.):
 А — эпигеогенное земляники лесной (*Fragaria vesca*);
 Б — гипогеогенное пырея ползучего (*Elytrigia repens*)

осенью отмирают. Из других пазушных почек корневища летом формируются подземные побеги — новые корневища, которые, разрастаясь и ветвясь, занимают новые территории. Благодаря этому будущей весной новые побеги возобновления появятся уже на другом месте. В результате отмирания более старых частей корневища оно распадается на несколько самостоятельных частей — происходит естественное вегетативное размножение, и растение начинает существовать в виде клона.

Корневище, изначально развивающееся как подземный видоизмененный побег, называют *гипогеогенным* (крапива, ландыш, пырей, сныть). *Эпигеогенное* корневище образуется в результате постепенного естественного погружения надземного побега в почву (гравилат, земляника) (рис. 46). В зависимости от длины междоузлий стебля корневища могут быть удлинненными и укороченными (рис. 47). Выделяют *короткокорневищные* и *длиннокорневищные* растения. *Короткокорневищные* растения (имбирь, ирис, купена) отличаются короткими толстыми корневищами, нарастающими ежегодно всего на несколько сантиметров. Их главные функции — накопление запасных веществ и обеспечение ежегодного образования побегов возобновления. Живут такие корневища десятки лет, старые их части подолгу не отмирают, и поэтому вегетативное размножение происходит медленно. *Длиннокорневищные* растения, предпочитающие расти на рыхлых, достаточно увлажненных почвах, напротив, отличаются очень интенсивным вегетативным размножением. Стебли их не долгоживущих корневищ имеют длинные

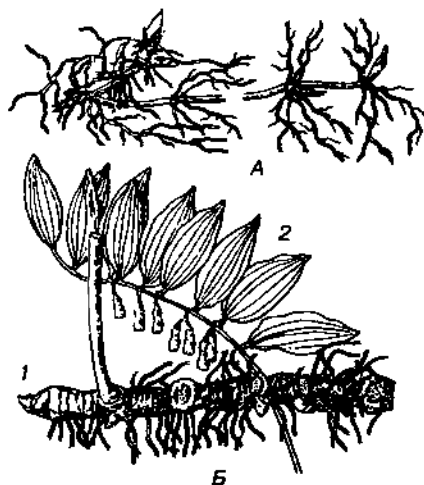


Рис. 47. Корневища (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):
 А — удлиненное ландыша майского (*Convallaria majalis*); Б — укороченное купены
 лекарственной (*Polygonatum officinale*): 1 — корневище с рубцами от цветоносных
 побегов, 2 — цветоносный побег

и тонкие междоузлия, что обеспечивает очень большой ежегодный прирост корневищ — до 1,5 м (мать-и-мачеха, пырей, свинорой, сныть). Главные функции таких корневищ — вегетативное размножение и захват территории. Именно длиннокорневишные растения представляют собой трудноискоренимые весьма вредоносные сорняки (пырей, свинорой, сныть).

Корневища некоторых растений съедобны (имбирь, лотос, рогоз, тростник) или используются как лекарственное сырье (лапчатка, родиола розовая).

Столон — метаморфоз побега, который бывает не только надземным, но и подземным. С формирования подземных столонов начинается развитие побегов вегетативного размножения картофеля, топинамбура, чистеца, гладиолуса, лилии и др. У этих растений столоны отдают и отделяют от материнского растения клубни, луковицы или клубнелуковицы, из которых развиваются дочерние растения.

Клубень — орган вегетативного размножения и возобновления (рис. 48). Как и стolon, он представляет собой часть побега вегетативного размножения, развивающуюся вслед за столоном. Побеговые подземные клубни формируются у растений не только разных семейств, но и разных классов. Среди двудольных растений они формируются

у паслена клубненосного (картофеля), подсолнечника клубненосного (топинамбура, или земляной груши), чистеца Зибольда, кислицы клубненосной, среди однодольных растений — у стрелолиста обыкновенного. Это служит ярким примером проявления *конвергенции* — образования в процессе эволюции сходных структур у растений разных систематических групп.

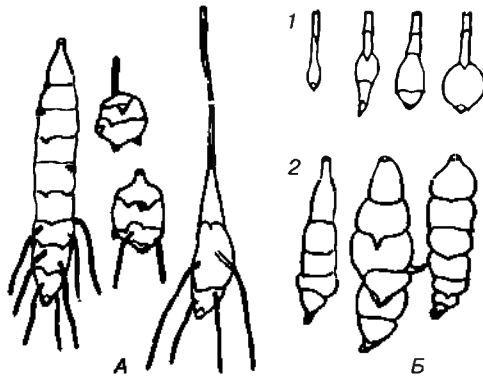


Рис. 48. Подземные клубни побегового происхождения (по О.А. Коровкину, 2005):
 А — топинамбура (*Helianthus tuberosus*); Б — стахиса Зибольда (*Stachys sieboldii*):
 1 — образующиеся; 2 — сформировавшиеся

У клубня запасные вещества откладываются в стеблевой его части, листья мелкие, чешуевидные, часто быстро отмирающие (картофель). На верхушке клубня находится верхушечная почка. Пазушные почки располагаются в соответствии с листорасположением: по спирали (картофель, кислица клубеносная), супротивно (топинамбур), накрест супротивно (чистец Зибольда). У клубня картофеля пазушные почки находятся в углублениях, образующихся в результате разрастания оснований рано опадающих листьев. В растениеводстве пазушную почку или группу ложно коллатеральных пазушных почек, образовавшихся в результате ветвления основной, называют глазком, а располагающиеся под ними разросшееся основание листа — бровкой.

В результате отмирания осенью столонной части побега вегетативного размножения у всех вышеназванных растений клубни оказываются изолированными от материнского растения — происходит естественное вегетативное размножение. Так как материнские растения к зиме полностью отмирают, то на будущий год возобновление растений произойдет тоже только с помощью клубней — из их почек разовьются новые надземные побеги. Таким образом, клубень представляет

собой не только орган вегетативного размножения, но и орган возобновления.

Кроме подземных клубней побегового происхождения у некоторых растений формируются подземные клубни гипокотильного происхождения (рис. 49). В формировании таких клубней не принимают участие ни главный корень, ни главный побег. Однолетний клубень гипокотильного происхождения образуется у редиса, многолетние — у ценных декоративных растений: бегонии клубневой, глоксинии, цикламена.

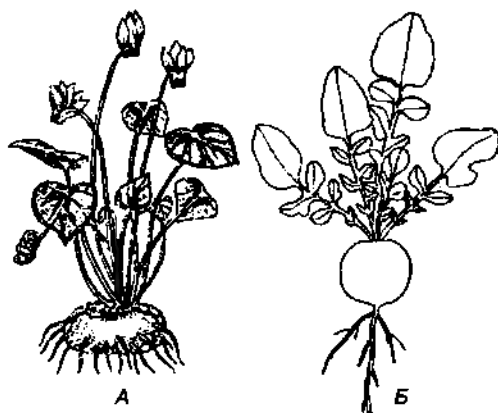


Рис. 49. Гипокотильные клубни
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003; О.А. Коровкину, 2014):
А — многолетний цикламена (*Cyclamen* sp.);
Б — однолетний редиса (*Raphanus sativus*)

Луковица — подземный метаморфоз побега, выполняющий функции возобновления и вегетативного размножения (рис. 50). Накопленные в луковице запасные вещества позволяют растению пережить неблагоприятное время года. У луковицы в отличие от клубня запасные вещества откладываются не в стебле, а в листьях или в пазушных почках. Короткий и плоский стебель луковицы называют *донцем*. На нем образуются придаточные корни. По структуре луковицы весьма разнообразны. Их можно разделить на простые и сложные. *Простая луковица* представляет собой один видоизмененный побег, а сложная — видоизмененную систему побегов. Простые луковицы делят на *пленчатые* (*туникатные*) и *черепитчатые* (*имбрикатные*). У простых пленчатых луковиц запасные вещества откладываются в разрастающихся подземных влагалищах зеленых фотосинтезирующих листьев срединной формации. После отмирания фотосинтезирующей части листа его влагалище

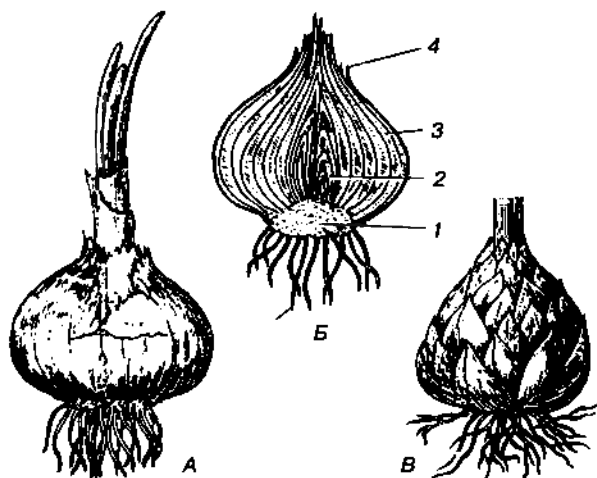


Рис. 50. Луковицы (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

А — пленчатая лука репчатого (*Allium cepa*); Б — ее продольный разрез:
 1 — донце; 2 — верхушечная почка; 3 — мясистые чешуи; 4 — сухие чешуи;
 5 — придаточные корни; В — черепитчатая лилии (*Lilium sp.*)

остается в составе луковицы в виде ее сочной чешуи. Наиболее старые внешние чешуи отмирают и, превращаясь в сухие чешуи, выполняют защитную функцию (лук репчатый). Чешуи пленчатой луковицы могут быть замкнутыми, т.е. сросшимися своими краями, в результате чего каждая предыдущая чешуя полностью охватывает последующую — они оказываются как бы вложенными одна в другую (гиацинт, лук репчатый, подснежник). Если чешуи луковицы не замкнутые, то каждая предыдущая чешуя не полностью охватывает последующую (пролеска, хионодокса).

У черепитчатых луковиц запасные вещества откладываются в чешуевидных листьях низовой формации (катафиллах). Располагаясь на стебле по спирали, эти чешуи соприкасаются лишь краями, черепитчато налегая друг на друга (лилия). Число чешуй в луковице может варьироваться от одной (кандык сибирский, птицемлечник) до ста и более (лилия Кессельринга).

Луковица может быть однолетней (кандык, лук, тюльпан) и многолетней (амариллис, гиацинт, нарцисс, подснежник). Однолетняя луковица ежегодно замещается новой, сформировавшейся из одной из пазушных почек. Если замещающих луковиц образуется больше одной, то имеет место естественное вегетативное размножение растения.

У многолетних луковец ежегодно образуются новые чешуи, а наиболее старые отмирают. Нарастание многолетней луковицы может быть моноподиальным за счет долговременного функционирования верхушечной почки (цветоносные побеги формируются из пазушных почек), например у нарцисса, подснежника. Симподиально нарастающая многолетняя луковица формируется за счет боковых побегов продолжения возрастающего порядка, у каждого из которых быстро образуется верхушечный цветок или соцветие (рябчик).

У некоторых луковичных растений (виды лука, тюльпана) из почек в пазухах луковичных чешуй образуются маленькие *дочерние луковички* — так называемые *детки*. Детки представляют собой специализированные органы вегетативного размножения. Они могут образовываться как на столонах, так и без них.

У *сложной луковицы* запасные вещества откладываются в сильно разросшихся пазушных почках, по сути — молодых дочерних луковицах (рис. 51). Поэтому сложная луковица представляет собой разветвленный побег или видоизмененную систему побегов. Например, у сложной луковицы чеснока (лука посевного) в пазухе засохшего замкнутого влагалища всего лишь одного листа развивается несколько сильно разросшихся коллатеральных почек, которые мы в обиходе называем дольками или зубками.

Клубнелуковица представляет собой подземную утолщенную часть стебля надземного ортотропного фотосинтезирующего побега (рис. 52). Внешне она похожа на луковицу, но накапливает запасные вещества не в листьях, а в разрастающемся стебле с очень короткими междоузлиями. Снаружи клубнелуковица защищена сухими чешуями, представляющими собой разросшиеся основания (влагалища) листьев срединной формации. На нижней ее части образуются придаточные корни. Исходя из особенностей строения, было бы точнее называть этот метаморфоз побега не клубнелуковицей, а *луковицевидным клубнем*. Клубнелуковицы образуются у многих многолетних однодольных растений целого ряда семейств: Амариллисовые,

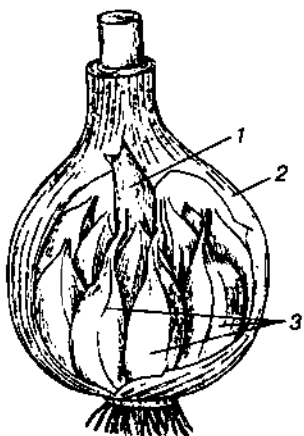


Рис. 51. Сложная луковица чеснока (*Allium sativum*) (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.): 1 — стебель; 2 — засохшие основания листьев; 3 — разросшиеся пазушные коллатеральные почки

Ароидные, Ирисовые, Лилейные, Осоковые и др. Широко известны такие ценные клубнелуковичные декоративные растения, как безвременник, шафран (крокус), шпажник (гладиолус).

Клубнелуковица — орган возобновления и вегетативного размножения. Живет она обычно один год. Из пазушных почек перезимовавшей клубнелуковицы весной развиваются один или несколько побегов возобновления. После того как все запасные вещества клубнелуковицы используются растущими побегами возобновления, она отмирает. На смену ей образуются молодые клубнелуковицы, которые формируются в результате утолщения нижней части стебля побегов возобновления.

После того как побеги возобновления отцветут и на них образуются плоды с семенами, их надземная часть полностью отмирает — живой остается только нижняя часть побега в виде сформировавшейся клубнелуковицы. Поэтому на верхушке клубнелуковицы, сформировавшейся у отцветшего побега, нет верхушечной почки — на ее месте есть лишь рубец от его отмершей надземной части.

У некоторых клубнелуковичных растений (шпажника, или гладиолуса, тритонии, фрезии и др.) из нижних пазушных почек (часто коллатеральных) развиваются маленькие *клубнелуковички-детки*, представляющие собой органы вегетативного размножения. Как правило, они образуются на столонах. Побеги, развивающиеся из таких клубнелуковичек, зацветают обычно только на третий-четвертый год. У клубнелуковиц, формирующихся из еще не цветущих побегов, есть верхушечная почка. Благодаря способности к вегетативному размножению все клубнелуковичные растения существуют в виде клонов.

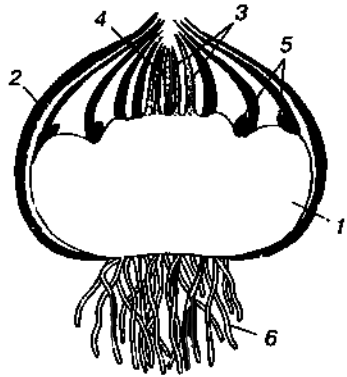


Рис. 52. Клубнелуковица шпажника, или гладиолуса (*Gladiolus sp.*) (по В.Г. Хржановскому, 1972, с изм.):
1 — укороченный утолщенный стебель; 2 — отмершие чешуи;
3—4 — верхушечная почка:
3 — зачатки листьев; 4 — зачаток соцветия; 5 — пазушные почки;
6 — придаточные корни

Контрольные вопросы

*Что такое побег? Какие выделяют побеги, исходя из их происхождения?
Что такое метамерное строение побега? Из каких частей состоит побег?*

Что такое стебель? Чем отличаются типы листорасположения у злаков и осок? Из каких частей состоит лист? На каких признаках основана классификация листьев? Какие формации листьев существуют? Что такое гетерофиллия? Что такое почка? На каких признаках основана классификация почек? Какими бывают побеги по направлению роста? Какие типы ветвления побега выделяют? К какому варианту ветвления относят кущение побегов злаков? Какие типы нарастания побеговых систем выделяют? Что такое соцветие? На каких признаках основана классификация соцветий? Чем цимозные соцветия отличаются от ботрических? Какое соцветие называют тирсом? Какое соцветие называют агрегатным? Соцветия каких растений используют в пищу? Какие надземные метаморфозы побега существуют? На каких признаках основана классификация луковец? Чем пленчатая луковец отличается от черепитчатой? Почему клубни топинамбура могут зимовать в почве, а клубни картофеля — нет? Чем клубнелуковец отличается от луковцы? Какие метаморфозы побега используют в пищу?

Глава 5. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

В процессе морфогенеза (формообразования) вегетативных органов растения формируется его внешний облик — *габитус*. В большей степени он определяется особенностями развития побеговой системы растения. *Жизненная форма*, или *биоморфа*, — это внешний облик растений, отражающий их приспособленность к условиям внешней среды. Существуют различные классификации жизненных форм растений. Одна из наиболее распространенных — эколого-морфологическая классификация жизненных форм И.Г. Серебрякова, в основе которой лежат такие признаки, как форма роста и длительность жизни надземных вегетативных органов (рис. 53). Согласно этой классификации, основные категории жизненных форм следующие.

1. Древесные растения (деревья, кустарники и кустарнички).
2. Полудревесные растения (полукустарники и полукустарнички).
3. Травянистые растения (многолетние и однолетние травы).

Древесные растения имеют многолетние надземные побеги с почками возобновления. Деревья отличаются наличием многолетнего одревесневшего побега — *ствола*. Высота деревьев варьируется от 2 до 150 м (секвойя, эвкалипт). Продолжительность жизни достигает 5 тыс. лет (сосна остистая). Иногда встречаются многоствольные деревья (ольха черная). Деревья со стелющимся стволом называют стланцами (кедро-

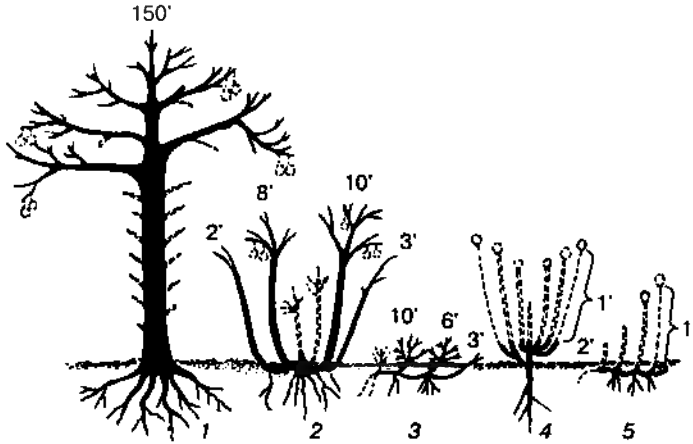


Рис. 53. Древесные и травянистые жизненные формы, соотношение многолетних и отмирающих частей (схема) (по Т.И. Серебряковой и др., 2006, с изм.): 1 — дерево; 2 — кустарник; 3 — кустарничек; 4 — полукустарничек; 5 — трава. Многолетние части показаны черным; отмершие ранее — двойным пунктиром; отмирающие в текущем году — пунктиром; цифрами с индексами обозначен примерный возраст осей побеговых систем

вый стланник). *Кустарники* — растения с несколькими стволами, жизнь которых значительно короче жизни растения (от двух до 40 лет). Такие сменяющие друг друга недолговечные стволы кустарников называют *стволиками*. Высота кустарников — 0,8–6 м (барбарис, ирга, лещина, шиповник). *Кустарничками* называют низкорослые кустарники (высотой от 0,2 до 0,6 м) с побегами, живущими от пяти до десяти лет (брусника, голубика, черника). *Деревянистые лианы* не способны самостоятельно поддерживать вертикальное положение и используют в качестве опоры другие деревья, обвиваясь вокруг них или прицепляясь к ним крючкообразными шипами, усиками (актинидия, виноград, лимонник китайский, пальма ротанг, плющ). Длина таких лиан может достигать нескольких десятков метров в основном за счет длинных междоузлий стебля, но диаметр их стволов относительно невелик. Особенно ценятся за высокое качество плодов виноград и актинидия китайская (киви).

У *полудревесных растений* ежегодно отмирает верхняя часть побегов. Ежегодное возобновление происходит за счет почек, находящихся на высоте более 5 см над уровнем почвы. К полудревесным растениям относятся *полукустарники* (малина) и *полукустарнички* (лаванда, полынь, шалфей). В отличие от полукустарников, у которых отмирают

лишь верхушки побегов, у полукустарничков многолетней является только самая нижняя зона побега, а большая его часть зимой отмирает. Высота полукустарничков достигает 2 м, у полукустарничков она значительно меньше. Для полудревесных растений, обитающих в крайне суровых условиях внешней среды, характерна подушковидная форма существования.

Травянистые растения, или **травы**, не имеют многолетних надземных побегов. Их делят на *однолетние*, *двулетние* и *многолетние*. *Однолетние травы* живут один период вегетации и полностью отмирают после плодоношения. Некоторые из них способны пройти жизненный цикл всего за 20–30 дней. Такие растения называют *эфемерами*, они типичны для полупустынь и пустынь. Именно эфемеры смогли первыми образовать семена в условиях космической станции. *Двулетние травы* проходят онтогенез за два периода вегетации. К ним относятся важнейшие овощные культуры: капуста кочанная, морковь, петрушка, свекла. Среди двулетних сорных растений наиболее известны борщевик Сосновского и лопух. Если у этих растений ежегодно удалять соцветия (например скашивать), то они становятся многолетними — будут жить до тех пор, пока не образуют семена.

Некоторые однолетние растения приспособились переносить суровые условия зимы. Семена их прорастают осенью, побеги перезимовывают под снегом в виде прикорневой розетки, а весной они уже цветут и образуют семена. Подобные *озимые формы* существуют и у таких важнейших сельскохозяйственных растений, как пшеница и рожь. *Озимые сорта* более урожайны, чем яровые (развивающиеся весной и летом). Среди озимых растений много сорных (пастушья сумка, ярутка и др.).

Многолетние травы могут прожить несколько десятков лет. Многолетними у них являются подземные или приземные побеги либо части побегов с почками возобновления. Все надземные побеги или части побегов у них односезонные — начиная развиваться весной, полностью отмирают осенью. Среди многолетних трав, исходя из особенностей строения их подземных органов, выделяют следующие жизненные формы. *Стержнекорневые* имеют во взрослом состоянии хорошо выраженный (часто запасующий) главный корень, проникающий в почву на значительную глубину (одуванчик, мак восточный, клевер горный). Кистекарневые травы во взрослом состоянии не имеют главного корня. Корневая система мочковатая. Придаточные корни толстые, часто запасующие или втягивающие, сосредоточены в виде кисти на небольшом участке стебля подземной части побегов (колокольчик, купальница, люпин многолистный, лютик едкий, подорожник, флокс). *Коротко-*

корневищные травы имеют короткое корневище (часто эпигеогенное), у которого длина междоузлий стебля обычно не превышает их диаметра. Корневая система придаточная. Возраст живой части корневища может достигать 20 лет (купена). К короткокорневищным относятся гравилаты, ирисы, купена, манжетки. *Длиннокорневищные травянистые растения* отличаются длинным, обычно гипогеогенным корневищем. Стебель корневища имеет длинные и относительно тонкие междоузлия. Корневая система придаточная, быстро сменяющаяся. Приросты корневища могут жить от полутора-двух лет (у длинокорневищных злаков) до десяти лет и более (у грушанок, ландыша, майника). *Дерновинные многолетние травы* — интенсивно кустящиеся короткокорневищные злаки и осоки, многолетняя побеговая часть которых представлена системой многочисленных пеньков от отмерших надземных побегов. Различают плотнокустовые злаки (белоус, ковыль, щучка) и рыхлокустовые злаки (овсяница луговая, тимофеевка). К клубнеобразующим травам относят растения, способные образовывать клубни разного происхождения: гипокотильного (бегония клубневая, глоксиния, цикламен), корневого (георгина, ятрышник), побегового (картофель, топинамбур). Луковичные травы имеют многолетние органы в виде лукович разного строения (гиацинт, лилии, луки, нарциссы, тюльпаны). *Наземно-ползучие и наземно-столонные травы* отличаются формированием относительно долго живущих (два-три года) плагиотропных ползучих побегов (вербейник монетчатый, будра) или быстро отмирающих столонов (живучка ползучая, земляника). Широко представлены многолетние травы с подземными столонами (картофель, стрелолист, топинамбур, чистец и др.).

Все представленные группы многолетних трав можно также разделить на вегетативно неподвижные (стержнекорневые, кистекарневые), вегетативно малоподвижные (короткокорневищные) и вегетативно подвижные (наземно-ползучие и столонообразующие). Следует учитывать, что среди многолетних трав могут встречаться и смешанные жизненные формы, например корневищно-стержнекорневые и др.

Среди травянистых растений особую группу представляют *травянистые лианы*. Они могут быть однолетними (горох, огурец, фасоль, чина душистая) и многолетними (повой заборный, хмель). Травянистые лианы обычно забираются на опоры с помощью вьющихся (вьюнок полевой, повой заборный, фасоль, хмель) и цепляющихся (горох, огурец, чина душистая) побегов. У многих многолетних травянистых лиан хорошо развиты длинные сильноветвящиеся корневища (повой заборный, хмель). В сельскохозяйственном производстве широко куль-

тивируют такие травянистые лианы, как огурец, фасоль, хмель, чина душистая (душистый горошек). Большой вред приносит вьюнок полевой, оплетающий побеги хлебных злаков и вызывающий их полегание, что приводит к значительной потере урожая.

Еще одной из наиболее распространенных и универсальных классификаций жизненных форм растений является экологическая классификация, предложенная в начале XX в. датским ученым К. Раункиером. Она рассмотрена в разделе «Основы экологии растений».

Контрольные вопросы

Что такое жизненная форма растения? На каких признаках основана классификация жизненных форм И.Г. Серебрякова? Чем кустарники отличаются от деревьев? Чем полукустарники отличаются от кустарников? Какие биоморфы выделяют среди многолетних трав? Какие растения называют озимыми? Чем эфемероиды отличаются от эфемеров? Какой жизненной формой представлены картофель, топинамбур?

Глава 6. ГИСТОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЦИТОЛОГИИ

6.1. Растительная клетка

6.1.1. Общие представления о строении растительной клетки

Клетка представляет собой основную структурную единицу всех представителей царства Растения — одноклеточных, колониальных, многоклеточных. Типичная растительная клетка, выполняющая все жизненные функции организма, характерна только для одноклеточных водорослей. У высших растений клетки выполняют только какие-то определенные функции, поэтому они сильно различаются по форме и строению. Обычно клетки представляют собой четырнадцатиграники, у которых восемь граней — шестиугольники и шесть — четырехугольники. Однако встречаются клетки, форма которых не поддается геометрическому описанию. Размер растительных клеток варьируется от 10 до 100 мкм (микрометр — одна тысячная доля миллиметра). Многообразие форм растительных клеток принято сводить к двум основным типам: паренхимным и прозенхимным клеткам (рис. 54).

Паренхимные клетки называют изодиаметрическими, так как все их диаметры примерно одинаковы. Паренхимные клетки, в которых

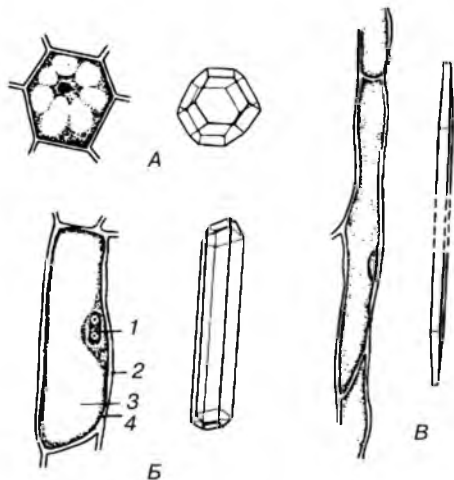


Рис. 54. Растительные клетки (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):

А, Б — паренхимные; *В* — прозенхимные: 1 — ядро с ядрышками;
2 — цитоплазма; 3 — вакуоль; 4 — клеточная стенка

происходит отложение запасных веществ, особенно велики. Например, клетки запасающей ткани плодов апельсина, арбуза, томата могут достигать размера более 1 мм. *Проzenхимные* клетки вытянуты в длину, которая превышает их ширину в 5 раз и более (до 100!). Примером проzenхимной клетки может служить волосок хлопчатника, который при длине в 5–6 см имеет диаметр всего в 50 мкм. Типичными проzenхимными клетками представлены волокна конопли, крапивы, льна.

Несмотря на большое разнообразие клеток высших растений, все они представляют собой в той или иной степени измененные варианты единого типа организации, унаследованного от своих предшественников — зеленых водорослей. Прежде всего эти клетки эукариотические, т.е. имеющие ядро. Основные отличия растительной клетки от клеток других эукариотических организмов — грибов и животных — заключаются в следующем:

- 1) *наличии жесткой целлюлозо-пектиновой клеточной стенки;*
- 2) *наличии пластид;*
- 3) *хорошо развитой системе вакуолей с клеточным соком;*
- 4) *отсутствии центриолей при делении;*
- 5) *использовании в качестве запасного вещества крахмала;*
- 6) *преобладающем образовании молекул АТФ в хлоропластах в процессе фотосинтеза.*

Живое содержимое растительной клетки — *протопласт*, включающий ядро и цитоплазму (рис. 55). Именно в нем проходят основные процессы обмена веществ. *Продуктами жизнедеятельности протопласта*, его производными являются *клеточная стенка*, *физиологически активные вещества*, *продукты обмена веществ*.

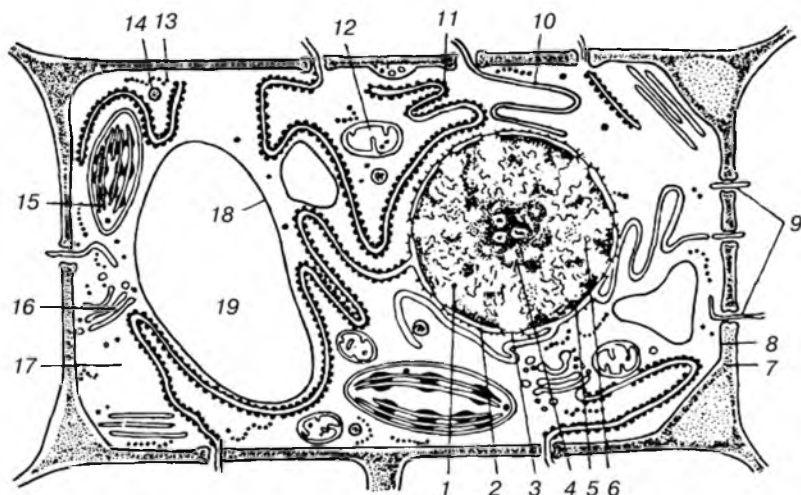


Рис. 55. Схема строения растительной клетки (электронная микроскопия) (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):

- 1 — ядро; 2 — ядерная оболочка; 3 — ядерная пора; 4 — ядрышко;
- 5 — хроматин; 6 — ядерный сок; 7 — клеточная стенка; 8 — плазмалемма;
- 9 — плазмодесмы; 10 — агранулярная ЭПС; 11 — гранулярная ЭПС;
- 12 — митохондрии; 13 — свободные рибосомы; 14 — лизосомы;
- 15 — хлоропласт; 16 — диктиосома аппарата Гольджи; 17 — гиалоплазма;
- 18 — тонопласт; 19 — вакуоль с клеточным соком

6.1.2. Протопласт

Протопласт представляет собой сложную коллоидную систему, состоящую из жидкой дисперсионной среды — воды, в которой находится дисперсная фаза — крупные молекулы или группы молекул органических веществ. Химический состав протопласта очень сложен, постоянно изменяется и зависит от функций, выполняемых клеткой. Для протопласта характерно большое содержание воды (до 90%). Основные органические вещества протопласта — белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы.

От продуктов своей жизнедеятельности протопласт отделен *биологическими мембранами*: от клеточного сока — *тонопластом*, от клеточной

стенки — *плазмалеммой*. Биологические мембраны играют большую роль в организации и функционировании протопласта (в наиболее активных клетках они составляют до 90% их сухого вещества). Биологические мембраны образованы липидами и белками, но в их состав также могут входить полисахариды и пигменты (рис. 56). Вода составляет 30% массы мембраны. Она определяет структурную ориентацию молекул веществ, входящих в состав мембраны, и способствует переносу через мембрану гидрофильных веществ. Мембрана представляет собой тончайшую пленку (5–10 нм), основу которой составляет бимолекулярный слой фосфолипидов. Неполярные гидрофобные концы молекул фосфолипидов располагаются в середине мембраны, а их полярные гидрофильные группы ориентированы наружу. Молекулы мембранных белков мозаично расположены по обеим сторонам липидного слоя или частично внедрены в него на различную глубину; некоторые из них пронизывают мембрану насквозь (транспортные, туннельные белки), обеспечивая перенос через мембрану определенных веществ. Набор липидов и белков, их соотношение и расположение у разных мембран определяется их функциями. Большинство мембранных белков — ферменты. Разные стороны мембраны могут отличаться составом белков и их функциями.

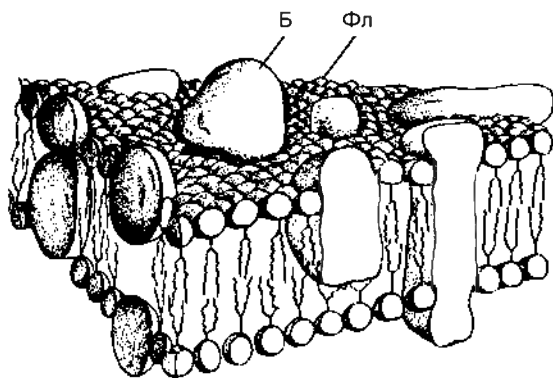


Рис. 56. Модель трехслойной биологической мембраны
(по Т.И. Серебряковой и др., 2006):
Б — молекула белка; Фл — молекула фосфолипиды

Важнейшее свойство биологических мембран — *полупроницаемость*, т.е. они способны проводить одни вещества и задерживать другие. Благодаря такой *избирательной проницаемости* мембраны способны пропускать вещества даже против градиента концентрации, если они

необходимы клетке. Эти свойства позволяют самым крупным мембранам клетки — плазмалемме и тонопласту — осуществлять барьерные функции для протопласта в целом.

Являясь местом локализации биологически активных веществ (ферментов, световоспринимающих пигментов), мембраны обеспечивают синтез многих жизненно важных веществ, например образование АТФ на мембранах митохондрий и хлоропластов. Крупнейшая мембрана клетки — плазмалемма не только регулирует проникновение веществ в клетку, но и обеспечивает полимеризацию и ориентацию молекул целлюлозы при формировании клеточной стенки. Мембрана вакуоли — тонопласт, играя барьерную роль, во многом определяет ход физиологических процессов в клетке.

С помощью биологических мембран, образующих оболочки оргanelл протопласта, достигается дискретность (самостоятельность) последних. Мембраны также разделяют протопласт на отдельные изолированные отсеки, в которых независимо друг от друга могут идти различные биохимические процессы. Таким образом, мембраны обеспечивают *компартиментацию* протопласта — распределение функций между его участками и оргanelлами, т.е. разделение функций на субклеточном уровне.

6.1.2.1. Цитоплазма

Цитоплазма — основная часть протопласта клетки, в которой проходят все процессы клеточного обмена веществ, кроме синтеза нуклеиновых кислот, происходящего в ядре. Основу цитоплазмы, ее бесструктурный матрикс называют гиалоплазмой. *Гиалоплазма* — бесцветная коллоидная система, обладающая ферментативной активностью и обеспечивающая взаимодействие всех оргanelл цитоплазмы. Гиалоплазму пронизывают *микротрубочки* и *микрофиламенты*, совокупность которых составляет *цитоскелет* растительной клетки. Цитоскелет влияет на перемещение внутриклеточных структур и определяет форму растущей клетки. *Микротрубочки* — надмолекулярные агрегаты длинной в несколько микронов с упорядоченным расположением молекул белка тубулина. Способны к самосборке и самораспаду. Принимают участие во внутриклеточном транспорте веществ, а также в формировании жгутиков, ресничек, ахроматинового веретена деления. *Микрофиламенты* — способные сокращаться нити белка актина. Образование и распад микротрубочек и микрофиламентов вызывают обратимые переходы участков цитоплазмы из золь в гель.

С гиалоплазмой связано важное свойство цитоплазмы — способность к движению, которое регулирует обмен веществ. Скорость движения цитоплазмы — 1–2 мм/с. С повышением интенсивности деятельности цитоплазмы скорость ее движения увеличивается. Различают *два типа движения цитоплазмы: струйчатое* (в молодых клетках) и *вращательное*, или *круговое* (в более старых клетках с большой вакуолью в центре).

Многообразные функции цитоплазмы клетки выполняют располагающиеся в ее гиалоплазме обособленные структуры — *органеллы (органониды)*. Цитоплазма одной растительной клетки может содержать 220 пластид, 700 митохондрий, 400 диктиосом, 500 тыс. рибосом. Все органеллы клетки можно разделить на три группы: не имеющие мембранного строения, одномембранные и двумембранные.

К органеллам, не имеющим мембранного строения, относятся *рибосомы* — универсальные органеллы, содержащиеся во всех клетках. Функция рибосом — биосинтез белка. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц — большой и малой. В состав рибосомы ядерных организмов входят четыре молекулы рибосомальной РНК (рРНК) и белки (около 100 видов). Образование субъединиц рибосом происходит в ядре. Покидая ядро, они поступают в цитоплазму, где на молекуле информационной РНК (иРНК) происходит их сборка в рибосому. Одни рибосомы при помощи специфических белков связаны большой субъединицей с эндоплазматическим ретикуломом. Они синтезируют белки, которые через эндоплазматический ретикулум поступают в аппарат Гольджи и выделяются за пределы клетки (секретируются). Другие рибосомы, находящиеся в гиалоплазме и не связанные с эндоплазматической сетью, синтезируют белки, необходимые самой клетке. Совокупность рибосом (в числе от четырех до 40), располагающихся на одной молекуле иРНК, называют полирибосомой, или полисомой. Чем активнее идет в клетке синтез белка, тем больше в ней полисом.

К одномембранным органеллам клетки относятся эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР), или *эндоплазматическая сеть*, — непрерывно изменяющаяся трехмерная система субмикроскопических *цистерн, канальцев и пузырьков*, отделенных от гиалоплазмы элементарной мембраной и заполненных бесструктурной *энхилемой*. Канальцы ЭР непосредственно переходят в наружную мембрану ядерной оболочки, благодаря чему осуществляется связь ядра с цитоплазмой. Канальцы ЭР, переходящие из одной клетки в другую и обеспечивающие связь между ними, называют *плазмодесмами*. Таким образом,

эндоплазматическая сеть обеспечивает транспорт веществ как внутри клетки, так и между клетками.

Длинные каналцы с гладкой поверхностью (*агранулярный*, или *гладкий*, ЭР) принимают участие в синтезе углеводов, жиров, эфирных масел, смол, каучука, стероидных гормонов, а также в накоплении и выведении ядовитых веществ. Цистерны, короткие каналцы и пузырьки, на поверхности которых располагаются рибосомы, представляют собой *гранулярный*, или *шероховатый*, ЭР. Его главная функция — транспорт и накопление белков, синтезированных рибосомами. Агранулярный ЭР в клетках обычно развит слабо, но в клетках выделительных тканей он выражен очень хорошо.

Аппарат Гольджи получил свое название в честь открывшего эту органеллу итальянского ученого К. Гольджи. Аппарат Гольджи состоит из отдельных *диктиосом* (*телец Гольджи*) и *пузырьков Гольджи*. Диктиосомы представляют собой стопки плоских круглых цистерн (пять — семь, иногда до 20), отделенных от гиалоплазмы одной мембраной и заполненных матриком. По краям цистерны переходят в состоящую из трубочек сеть, от которой отчленяются пузырьки Гольджи. Диктиосомы имеют два полюса. С одной их стороны (образующей) происходит постоянное образование новых цистерн из каналцев ЭР; с другой (секретирующей) — старые цистерны распадаются на пузырьки Гольджи, которые направляются к плазмалемме или тонопласту — двум пограничным мембранам клетки.

В цистернах диктиосом завершаются многие обменные реакции, проходящие в клетке. В них, в частности, накапливаются, конденсируются и упаковываются для транспортировки вещества, которые необходимо удалить из цитоплазмы, например ядовитые, — пузырьки Гольджи переносят их в вакуоли. Одна из важнейших функций аппарата Гольджи — синтез полисахаридов (пектинов, гемицеллюлоз, слизи), идущих на построение клеточной стенки. Упакованные в пузырьки, эти вещества доставляются к плазмалемме. Мембраны пузырьков встраиваются в плазмалемму, обеспечивая ее поверхностный рост, а их содержимое, поступая за пределы плазмалеммы, используется для построения клеточной стенки. Важна роль пузырьков Гольджи при образовании новых плазмалемм и клеточных стенок после деления клетки.

Лизосомы — одномембранные органеллы округлой формы, в матриксе которых содержатся *гидролитические ферменты* — *гидролазы*, способные расщеплять органические вещества, в том числе и биополимеры. В отличие от грибов и животных в клетках растений лизосомы встречаются реже. В растительной клетке гидролитические фер-

менты могут находиться в разных ее органеллах и зонах, образуя так называемый *лизосомный клеточный компартмент*. Основная функция лизосом — внутриклеточное переваривание, автолиз: разрушение отдельных участков цитоплазмы собственной клетки, заканчивающееся образованием на их месте цитоплазматической вакуоли. Лизосомы очищают клетку от уже не работающих органелл. Образующиеся при лизисе низкомолекулярные соединения могут снова использоваться в процессе обмена веществ, поддерживая жизнеспособность клетки. Гидролитические ферменты лизосом способны очищать полость клетки после отмирания протопласта, например при формировании члеников сосудов.

Пероксисомы (микротельца) встречаются в большинстве типов клеток растений и грибов. Они представляют собой мелкие (0,2–1,5 мкм) одномембранные органеллы сферической формы. Их плотный матрикс состоит в основном из окислительно-восстановительных ферментов. Функции определяются типом клеток, в которых они находятся. Например, при прорастании семян пероксисомы, находящиеся в клетках запасющих тканей, обеспечивают превращение жирных масел в сахара; в клетках же фотосинтезирующих тканей в них проходят реакции светового дыхания — поглощение кислорода, выделение двуокиси углерода, синтез аминокислот.

Органеллы цитоплазмы двумембранного строения — митохондрии и пластиды.

Митохондрии — постоянно перемещающиеся органеллы округлой, цилиндрической или нитевидной формы. Относительно крупный размер (длина — до 10 мкм, диаметр — 0,2–1 мкм) позволяет видеть их в световой микроскоп. Число, расположение, форма и размеры митохондрий постоянно меняются. Совокупность митохондрий клетки называют *хондриомом*. Внутренняя мембрана митохондрии образует выступающие в ее матрикс трубковидные выросты — кристы, что увеличивает внутреннюю активную поверхность органеллы. В матриксе находятся кольцевые молекулы митохондриальной дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), специфические иРНК и тРНК и рибосомы прокариотического типа, отличающиеся от цитоплазматических меньшими размерами. Это позволяет митохондриям самостоятельно синтезировать белки для своих мембран.

Митохондрии — энергетический центр клетки. На поверхности внутренней мембраны, в матриксе и межмембранном пространстве идут процессы внутриклеточного дыхания — окисление органических веществ кислородом воздуха до диоксида углерода и воды. Значитель-

ная часть выделяемой при этом энергии накапливается в синтезируемых молекулах *аденозинтрифосфата (АТФ)* — универсального аккумулятора и переносчика энергии в живых клетках. Образование АТФ происходит в результате присоединения остатка фосфорной кислоты к молекуле *аденозиндифосфата (АДФ)*. Молекулы АТФ переносят энергию в места наиболее активного обмена веществ, где она высвобождается при отсоединении остатка фосфорной кислоты и превращении молекулы АТФ снова в молекулу АДФ. При отсоединении от АТФ остатка фосфорной кислоты разрываются фосфорно-кислородные связи, в результате чего высвобождается много энергии. Поэтому эти связи называют *макроэргическими*.

В митохондриях химическая энергия метаболитов трансформируется в энергию макроэргических фосфатных связей АТФ и АДФ, которая используется клеткой в процессе жизнедеятельности. В клетке митохондрии обычно располагаются около ядра, хлоропластов, жгутиков, т.е. там, где особенно велики расходы энергии.

Увеличение числа митохондрий в клетке происходит в результате деления перешнуровкой по кристам, которому предшествует рост этих органелл и самоудвоение их ДНК. Несмотря на то что в митохондриях есть собственная ДНК, деятельность их находится под контролем ядра клетки.

Пластиды. Пластиды — двумембранные органеллы, встречающиеся в любой растительной клетке. По окраске и строению выделяют три типа пластид: бесцветные — *лейкопласты*, зеленые — *хлоропласты*, желтые, оранжевые или красные — *хромопласты*. Совокупность всех пластид клетки называют *пластидомом*. Форма, размеры и строение пластид каждого типа неодинаковы. Обычно в клетке присутствует лишь один тип пластид.

Пластиды образуются из *пропластид* — двумембранных округлых структур, заполненных матриксом. В матриксе содержатся кольцевая ДНК и мелкие рибосомы прокариотического типа. Пропластиды передаются в новый растительный организм через яйцеклетку, т.е. от материнского организма. Обычно они содержатся в клетках зародыша и образовательных тканей. Пропластиды могут делиться. Из них образуются все три типа пластид. На свету в клетках листьев, стеблей, плодов из пропластид формируются хлоропласты. В клетках запасющих тканей из пропластид образуются лейкопласты. Хромопласты обычно образуются из хлоропластов и лейкопластов, но иногда могут формироваться и из пропластид.

Хлоропласты содержатся во всех клетках растения, находящихся на свету. Особенно много их в клетках листьев и незрелых плодов, где они могут занимать основной объем клетки. Основная функция хлоропластов — фотосинтез. Фотосинтез — процесс, проходящий за счет использования энергии света, в результате которого из диоксида углерода и воды образуются углеводы и выделяется свободный кислород. Общебиологическое значение фотосинтеза огромно и заключается в том, что в результате только этого процесса энергия света преобразуется в химическую энергию углеводов, а впоследствии и в энергию всех остальных органических веществ организмов, населяющих нашу планету.

Хлоропласты высших растений имеют форму двояковыпуклой линзы. Их размер сопоставим с размером митохондрий: длина 5–10 мкм, диаметр 2–4 мкм. Число хлоропластов в клетках высших растений сильно варьируется — от пяти до 100 и более. Более разнообразные по форме, размеру и набору пигментов хлоропласты водорослей называют хроматофорами. Положение хлоропластов в цитоплазме зависит от степени освещенности — при прямом солнечном свете они перемещаются к боковым стенкам клетки и поворачиваются к источнику света ребром.

Хлоропласты содержат до 75% воды, белки, липиды, нуклеиновые кислоты, ферменты. Они содержат зеленый пигмент *хлорофилл*, существующий в нескольких формах, а также *пигменты из группы каротиноидов*: *желтый ксантофилл* и *оранжевый каротин*. Каротиноиды хлоропластов, а также синие, красные и бурые пигменты хроматофоров водорослей называют вспомогательными ферментами, так как они могут передавать поглощенную световую энергию молекулам хлорофилла. Хлорофилл поглощает энергию красно-оранжевой части светового спектра, каротиноиды — сине-фиолетовой.

В процессе эволюции хлоропласты приобрели достаточно сложное строение (рис. 57). При их развитии из пропластид происходит образование большого числа хорошо выраженных выпячиваний (складок) их внутренней мембраны, называемых *тилакоидами*. Система тилакоидов состоит из *гран* — стопок дисковидных тилакоидов и отдельных уплощенных канальцевидных тилакоидов стромы, связывающих грани между собой. Хлорофилл и каротиноиды находятся только в тилакоидах, входящих в состав гран. В *строме* (матриксе) хлоропластов имеется кольцевая ДНК и прокариотические рибосомы, т.е. они способны самостоятельно синтезировать свои белки, необходимые для роста тилакоидной системы. Кроме этого в строме хлоропластов встречаются

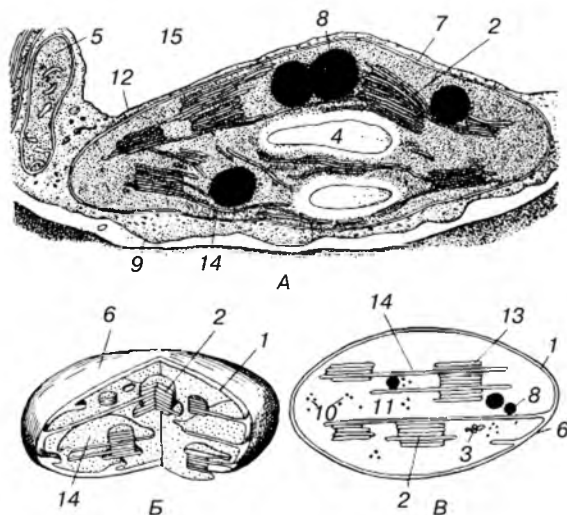


Рис. 57. Хлоропласт (по Т.И. Серебряковой и др., 2006):

А — хлоропласт и митохондрия в клетке мезофилла листа табака под электронным микроскопом (схема); увел. 20 000; *Б* — схема строения хлоропласта в объемном изображении; *В* — схема строения хлоропласта на срезе: 1 — внутренняя мембрана оболочки хлоропласта; 2 — грана; 3 — нить ДНК; 4 — крахмальное зерно; 5 — митохондрия; 6 — наружная мембрана оболочки хлоропласта; 7 — оболочка хлоропласта; 8 — пластоглобула; 9 — плазмалемма; 10 — рибосомы хлоропласта; 11 — строма; 12 — тонопласт; 13 — тилакоид граны; 14 — тилакоид стромы; 15 — центральная вакуоль

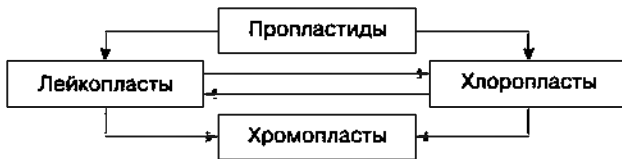
пластоглобулы — включения жиров, зерна первичного крахмала, белковые кристаллы.

Хлорофилл и каротиноиды хлоропласта поглощают энергию света, которая обеспечивает прохождение как светозависимых (*световая фаза фотосинтеза*), так и темновых (*темновая фаза фотосинтеза*) реакций. В световую фазу на мембранах тилакоидов гран осуществляется преобразование энергии света в химическую энергию макроэргических связей АТФ и восстановленного НАДФН₂. Проходит *фотолиз воды* — расщепление ее молекулы на водород и кислород. Водород присоединяется к универсальному переносчику энергии — НАДФ, восстанавливая его, а кислород выделяется в атмосферу. Темновая фаза проходит в строме хлоропласта, где за счет энергии, накопленной в световую фазу в молекулах АТФ и НАДФН₂, происходит восстановление CO₂ до глюкозы, а затем и крахмала. В процессе фотосинтеза могут образовываться жиры, жирные кислоты, аминокислоты, органические кислоты.

Лейкопласты — бесцветные пластиды сферической формы, в которых накапливаются запасные питательные вещества. По строению лейкопласты сходны с пропластидами, из которых они образуются. Тилакоиды, образованные внутренней мембраной, развиты очень слабо. Кроме ДНК и рибосом в стромах лейкопластов содержатся ферменты, осуществляющие синтез и расщепление (гидролиз) запасных веществ, главным образом крахмала. В лейкопластах запасной крахмал синтезируется из водорастворимых углеводов, образовавшихся в хлоропластах в процессе фотосинтеза. Лейкопласты, в которых синтезируется и запасается крахмал, называют *амилопластами*, или *крахмальными зернами*, белки — *протеинопластами*, масла — *олеопластами*. Лейкопласты обычны в клетках запасяющих тканей клубней, корневищ, семян. Транспорт углеводов из клеток фотосинтезирующих органов в клетки запасяющих тканей обеспечивают проводящие ткани растения.

Хромопласты характерны для клеток лепестков, плодов, корнеплодов, осенних листьев. Это пластиды оранжево-красного и желтого цвета, образующиеся из лейкопластов и хлоропластов в результате накопления в их стромах каротиноидов. Накапливаясь в большом количестве, каротиноиды способны кристаллизоваться. Такие кристаллы разрывают двумембранную оболочку, и хромопласты принимают их форму: зубчатую, игловидную, пластинчатую, ромбическую и т.д. В хромопластах клеток осенних листьев образуются крупные пластоглобулы, в жирных маслах которых растворены каротиноиды.

Значение хромопластов заключается в привлечении животных для опыления цветков и распространения плодов и семян.



Как считается, в историческом развитии (филогенезе) исходным типом пластид были хлоропласты, из которых в связи с дифференциацией органов растений по функциям (их специализацией) произошли лейкопласты и хромопласты. В индивидуальном развитии пластид (онтогенезе) возможные взаимопревращения пластид выглядят иначе. Обычно хлоропласты превращаются в хромопласты при созревании плодов и осеннем пожелтении листьев. Изменение окраски осенних листьев с зеленой на желтую или оранжево-красную объясняется разрушением в хлоропластах хлорофилла под действием короткого дня

и низких температур, в результате чего он перестает маскировать каротиноиды. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (позеленение на свету клубней картофеля) и в хромопласты. Хлоропласты могут трансформироваться в лейкопласты при помещении растений в темноту. Трансформация пластид сопровождается изменениями их размеров и набора пигментов, перестройкой их внутренней структуры. Хромопласты — конечный этап развития пластид.

6.1.2.2. Ядро

Ядро — центральная органелла клетки, регулирующая все процессы ее жизнедеятельности. В ядре находится и воспроизводится наследственная информация, зашифрованная в хромосомах и определяющая все признаки не только клетки, но и всего организма в целом. Ядро контролирует работу всех органелл клетки, определяет интенсивность и направление проходящего в ней обмена веществ. Вся жизнь клетки зависит от состава и количества ферментов. Так как все ферменты — белки, то передача наследственных признаков и свойств от клетки к клетке заключается в передаче сведений именно о тех белках, которые клетке придется синтезировать в ее жизни. Среди органелл клетки полуавтономны лишь митохондрии и пластиды, способные выполнять часть своих функций независимо от ядра. При удалении ядра клетка погибает.

Обычно в клетке находится только одно, окруженное цитоплазмой ядро. Размер его зависит от типа клетки, вида растения и варьируется в пределах 10–25 мкм. Наиболее крупные ядра у делящихся клеток образовательных тканей. Ядро, как и цитоплазма, представляет собой коллоидную систему, но более вязкой консистенции. По химическому составу оно значительно отличается от других органелл клетки очень высоким (15–30%) содержанием ДНК. Ядро содержит 99% ДНК клетки. В нем находятся также рибонуклеиновые кислоты. Рибосомальная РНК (рРНК) входит в состав ядрышка и образующихся в ядре субъединиц рибосом. Информационная РНК (иРНК) несет информацию о строении молекул белков клетки. Функция также синтезируемой в ядре транспортной РНК (тРНК) — доставка аминокислот, необходимых для синтеза молекулы белка. В ядре много белков, с которыми ДНК образует соединения — дезоксирибонуклеопротеиды.

Строение ядра одинаково у всех ядерных организмов. Оно состоит из *ядерной оболочки, ядерного сока (кариолимфы, или нуклеоплазмы), ядрышка и хроматина.*

Ядерная оболочка состоит из двух мембран, между которыми находится перинуклеарное пространство, заполненное матриксом. Внешняя мембрана ядерной оболочки, к которой часто прикрепляются рибосомы, соединена с канальцами ЭР, благодаря чему ядро оказывается связанным не только с цитоплазмой, но и с другими клетками. Ядерная оболочка не сплошная, а прерывистая — в ней есть ядерные поры. Эти поры могут открываться и закрываться, регулируя связь между ядром и цитоплазмой (кариолимфой и гиалоплазмой). Число открытых пор зависит от интенсивности процессов синтеза, происходящих в клетке.

Ядерный сок (кариолимфа, нуклеоплазма) — активный компонент ядра, в котором осуществляется деятельность остальных компонентов ядра. Это прозрачный коллоидный раствор, содержащий ферменты, необходимые для синтеза всех трех видов РНК, а также для образования субъединиц рибосом.

Хромосомно-ядрышковый комплекс. Важнейшая часть ядра — **хроматин**, который представляет собой молекулы ДНК, заключенные в белковые футляры. Скручивание этих структур (дезоксирибонуклеопротеидов) в спираль позволяет размещаться в ядре очень длинным (до 2 см) молекулам ДНК. **Хроматин представляет собой диспирализованные и гидратированные хромосомы, сохраняющие свою индивидуальность.** Таким образом, хроматин — это особая форма существования хромосом, их функционально активная форма. Хромосомы можно наблюдать в клетке лишь во время ее деления, когда происходит спирализация нитей (фибрилл) хроматина, в результате чего хромосомы утолщаются, укорачиваются и становятся хорошо заметными (рис. 58).

Перед делением клетки (в конце интерфазы) каждая хромосома состоит из двух половинок — **хроматид**. У хромосомы есть суженная часть — **первичная перетяжка**, которая делит ее на два плеча. Если перетяжка находится посередине, хромосому называют равноплечей, если она смещена в сторону — раз-

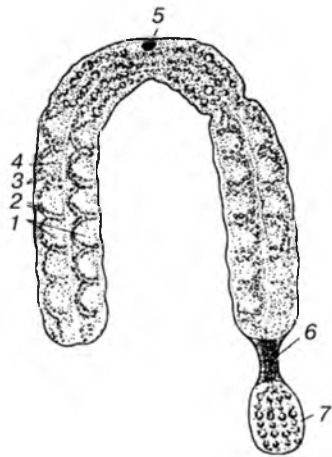


Рис. 58. Схема строения спутничной хромосомы (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):

- 1 — хроматиды; 2 — хромонемы (по две в каждой хроматиде);
- 3 — хромомеры; 4 — белковый матрикс хромосомы; 5 — первичная перетяжка с центромерой; 6 — вторичная перетяжка; 7 — спутник хромосомы

ноплечей. У некоторых хромосом на одном из плеч выражена *вторичная перетяжка*, отделяющая небольшой ее участок — *спутник*. Такие хромосомы называют *спутничными*.

Совокупность всех хромосом ядра называют *хромосомным набором*. Хромосомный набор может быть *гаплоидным* — одинарным (n), когда в ядре находится только по одной хромосоме определенного размера, формы, состава ДНК, *диплоидным* (двойным) — когда таких хромосом по две ($2n$), *триплоидным* — по три ($3n$) и т.д. Организмы с триплоидным и более высоким набором хромосом называют *полиплоидными*. Хромосомный набор постоянен для каждого вида организмов. В клетках тела растений (*соматических клетках*) он чаще бывает диплоидным ($2n$), а в половых клетках (*гаметах*) — гаплоидным (n). Например, в половых клетках пшеницы по 14 хромосом, а соматических — 28; у земляники лесной в гаметах по семь хромосом, а в клетках тела — по 14. Парные хромосомы называют гомологичными хромосомами. Совокупность всех признаков хромосомного набора (число, форма и размер хромосом), типичную для вида, называют *кариотипом*.

Ядрышко — плотное сферическое тельце, обычно образующееся в области вторичной перетяжки спутничных хромосом. В ядре содержится от одного до нескольких ядрышек диаметром 1–3 мкм. Размеры ядрышек зависят от интенсивности процесса биосинтеза белков. Главная функция ядрышка — синтез рРНК. Соединяясь с белками, поступающими из гиалоплазмы, рРНК образует субъединицы рибосом, которые через поры в ядерной оболочке перемещаются в цитоплазму, где из них на молекулах иРНК происходит самосборка рибосом.

Таким образом, ядрышки играют немаловажную роль в биосинтезе белков клетки. При делении клетки, когда хроматин трансформируется в хромосомы, ядрышки распадаются, а после окончания деления формируются вновь.

6.1.3. Производные протопласта

Производными протопласта называют совокупность всех продуктов его жизнедеятельности. Основная их часть сосредоточена в цитоплазме. Лишь некоторые, например клеточная стенка, откладываются за ее пределы. Продукты жизнедеятельности протопласта представлены:

- 1) *физиологически активными веществами* (белками, ферментами, фитогормонами, витаминами и т.д.);
- 2) *продуктами обмена веществ* — клеточными включениями (крахмальными зернами, кристаллами и др.) и веществами клеточного сока;
- 3) *клеточной стенкой*.

6.1.3.1. Физиологически активные вещества

Рост и развитие клетки, как и всего растения в целом, регулируются группой веществ, вырабатываемой протопластом. Эти вещества представлены ферментами, витаминами, фитогормонами, фитонцидами, которые могут находиться в протопласте или выделяться за его пределы. Важнейшая особенность всех этих веществ — способность сохранять свою активность за пределами клетки при ее разрушении, что позволяет широко использовать их в медицине и промышленном производстве.

Ферменты (энзимы) представляют собой специфические белки, присутствующие во всех органеллах и компонентах клетки. По сути, это органические катализаторы белковой природы. Действие их избирательно — каждый фермент определяет ход лишь определенной реакции. Число ферментов в клетке может достигать 2 тыс.

Фитогормоны — вещества, регулирующие физиологические процессы в клетке — ее рост, прохождение фаз развития, деление. Образуются фитогормоны в активно растущих клетках образовательных тканей, располагающихся на верхушках побега и корня. Поступая в другие части растения, они регулируют происходящие в них физиологические процессы, причем биологически активны они в весьма малых количествах. Фитогормонами регулируются важные стороны развития как отдельных органов, так и всего растения. Выделяют несколько групп фитогормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины и др.

Ауксины ускоряют ростовые процессы и вызывают увеличение размеров клеток, побегов, корней. В агропроизводстве их обычно применяют для стимуляции корнеобразования у черенков, при клональном микроразмножении растений.

Гиббереллины — тоже гормоны роста. Они стимулируют рост клеток, тканей, органов, цветение у длиннодневных растений, ускоряют прорастание пыльцы, прерывают естественный покой семян, клубней, луковиц.

Цитокинины убыстряют деление клеток, стимулируют развитие побегов из пазушных почек, устраняя действие апикального доминирования, продлевают жизнь срезанных побегов.

Этилен ускоряет созревание плодов и старение листьев. *Абсцизовая кислота* задерживает развитие боковых побегов и пазушных почек.

Витамины — коферменты, обеспечивающие контакт фермента и вещества, на который он воздействует. Витамины — органические вещества различной химической природы; они участвуют во всех биохимических и физиологических процессах, происходящих в клетке. Потребность в витаминах испытывают клетки всех живых организмов,

но лишь растения способны их самостоятельно синтезировать. В организм человека большинство важнейших витаминов поступает именно с растительной пищей. Известные на сегодняшний день витамины (около 40) принято обозначать буквами латинского алфавита: А, В, С и т.д. Витамины делятся на две группы: растворимые в воде (В, С, РР и др.) и растворимые в жирах (А, D, Е). Первые из них накапливаются в клеточном соке, вторые — в цитоплазме.

Витамины группы В содержатся в зародыше семян и проростках, наиболее высокой концентрацией витамина С отличаются плоды шиповника, черной смородины, лимона, витамина Е много в томатах и плодах цитрусовых, а витамина К — в корнеплодах моркови, листьях крапивы.

Фитонциды вырабатываются клетками высших растений в целях самозащиты. Обладая бактерицидными свойствами, они предохраняют растения от поражения бактериальными и грибными заболеваниями. Могут даже задерживать рост растений-конкурентов и растений-паразитов. Фитонциды выделяются в виде летучих веществ или в виде растворов. Много фитонцидов производят лук, чеснок, хрен, черемуха, лимон и др.

6.1.3.2. Клеточные включения

У растений в отличие от животных нет специализированных органов выделения. Поэтому каждой клетке растительного организма приходится хранить в себе (в гиалоплазме, органеллах, вакуоле и даже клеточной стенке) все продукты обмена веществ: как временно выведенные из обмена (запасные вещества), так и конечные его продукты (ненужные «отбросы»). Избыточное накопление таких веществ сопровождается их отложением в аморфном виде или в виде кристаллов — клеточных включений. Запасные питательные вещества — продукты первичного обмена, все остальные — вторичного.

Запасные питательные вещества откладываются в клетке в виде крахмальных и белковых (алеироновых) зерен, капель жира. Как правило, они накапливаются в клетках запасяющих тканей плодов, семян, корневищ, побеговых и корневых клубней, луковиц, клубнелуковиц.

Основное запасное вещество растений — *крахмал*. Он запасается во всех органах растений. Легко расщепляясь до растворимых в воде сахаров, которые в виде раствора могут перемешаться по всему растению, крахмал широко используется растением для синтеза других органических веществ и как источник энергии. Различают *ассимиляционный (первичный)* и *запасной (вторичный)* крахмал. Первичный крахмал синтезируется в хлоропластах из молекул глюкозы, запасной — откладывается

в лейкопластах (амилопластах). Крахмал, гидролизующийся до сахаров и в их виде перемещающийся по растению, называют *транзиторным*.

Заполненные вторичным крахмалом лейкопласты называют *амилопластами*, или *крахмальными зернами* (рис. 59). Выделяют три типа крахмальных зерен: *простые*, *полусложные* и *сложные*. В простых зернах — один *центр крахмалообразования*, вокруг которого откладываются слои крахмала. В полусложных зернах несколько центров, вокруг каждого из которых образуются сначала индивидуальные слои крахмала, а позднее — общие. В сложных зернах каждый центр имеет только свои слои крахмала — общих нет. Простые крахмальные зерна типичны для кукурузы, пшеницы, ржи; сложные — для гречихи, овса, риса. В клетках запасающей ткани клубня картофеля можно встретить все три типа крахмальных зерен. Размер, форма и тип крахмальных зерен специфичны для каждого вида растения. Проведя анализ муки, состоящей в основном из крахмала, можно по виду крахмальных зерен определить, из какого растения она получена и есть ли в ней примеси муки иного происхождения. Наблюдаемая в микроскоп *слоистость* крахмальных зерен объясняется различным содержанием воды в слоях: в темных — ее меньше, в светлых — больше. Это связано с неравномерностью поступления крахмала в течение суток, определяющейся в свою очередь интенсивностью проходящего в листьях фотосинтеза.

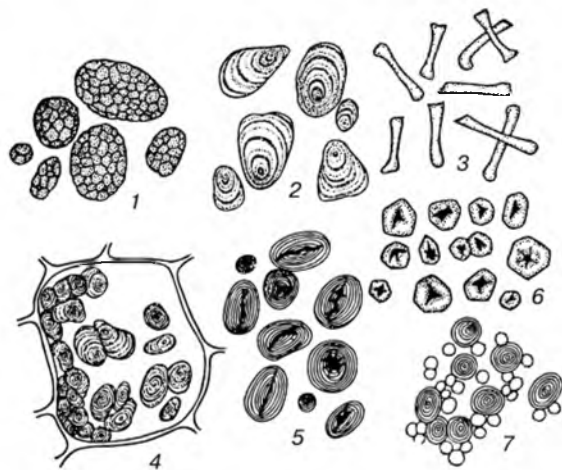


Рис. 59. Крахмальные зерна (по В.Х. Тутаяк, 1980):

- 1 — сложные овса (*Avena sp.*); 2 — картофеля (*Solanum tuberosum*);
3 — молочая (*Euphorbia sp.*); 4 — герани (*Geranium sp.*); 5 — фасоли (*Phaseolus sp.*);
6 — кукурузы (*Zea mays*); 7 — пшеницы (*Triticum sp.*)

Особенно большое значение в жизни человека играет крахмал, содержащийся в зерновках злаков (кукуруза, пшеница, рис, рожь), запасающих тканях клубней картофеля и батата, плодов банана.

Жиры (липиды) — второй по значимости для растений тип запасających веществ. Будучи вдвое калорийнее белков и углеводов, они представляют наиболее энергетически эффективную (выгодную) группу органических веществ и преобладают в клетках запасających тканей относительно мелких органов растения — семян, реже — плодов. Жиры как основное запасное вещество содержатся в семенах растений подавляющего числа видов (около 90%) покрытосеменных растений. Например, семена арахиса могут содержать более 40% масел от массы сухого вещества, подсолнечника — более 50%, клещевины — более 60%. В плодах маслины доля масла может достигать 50%.

Жиры откладываются в цитоплазме, как правило, в виде *липидных капель*, которые иногда рассматривают как одномембранные органеллы и называют в этом случае *сферосомами*. Могут они откладываться и в лейкопластах (олеопластах). Во время прорастания семян жиры гидролизуются с образованием растворимых углеводов, необходимых для развития проростка.

Из семян получают основную массу растительных масел, многие из которых используются как пищевые: подсолнечное, кукурузное, льняное, горчичное, конопляное. Особо высоко ценится масло, извлекаемое из плодов маслины, — оливковое масло.

Запасные белки (протеины) обычно встречаются в виде *алеироновых зерен (белковых телец)*. Алейроновые зерна имеют разную форму и размеры (от 0,2 до 20 мкм) и представляют собой многочисленные мелкие высохшие вакуоли, заполненные белками, находящимися в аморфной и кристаллической формах. Алейроновые зерна бывают *простыми* и *сложными*. Простые алейроновые зерна содержат только аморфный белок и типичны для бобовых растений, гречихи, кукурузы, риса. Сложные алейроновые зерна содержат аморфный белок *альбумин*, в который погружены кристаллоиды белка *глобулина* и *глобиды фитина* — вещества, содержащего важные для растения ионы фосфора, калия, магния и кальция. Такие алейроновые зерна образуются в клетках запасających тканей семян льна, тыквы, подсолнечника.

При прорастании семян алейроновые зерна, находящиеся в клетках их запасających тканей, набухают, и белки с фитином расщепляются на более простые вещества, необходимые для формирования проростка.

Продукты вторичного обмена. Часть конечных продуктов обмена веществ может накапливаться в специализированных клетках или

в особыхместилищах. Среди них наиболее распространены эфирные масла, смолы, оксалат кальция и др.

Эфирные масла представляют собой смесь органических безазотистых летучих соединений (терпенов и их производных — альдегидов, кетонов, спиртов и др.). Они содержатся в тканях цветков, листьев, семян, плодов, не участвуя в обмене веществ. Насчитывают около 3 тыс. видов растений, образующих эфирные масла. Многие из них используют в медицине, косметологии, парфюмерной промышленности. Особо высоко ценятся эфирные масла лаванды, розы, мяты, цитрусовых растений и др.

Смолы — комплексные соединения, накапливающиеся в виде капель в цитоплазме или клеточном соке. Они могут выделяться и за пределы клеток. Будучи непроницаемыми для воды и обладая антисептическими свойствами, смолы выполняют функции защиты растения, покрывая иногда поверхности его органов. Растительные смолы используют в промышленности и медицине. Особо ценится окаменевшая смола вымерших хвойных растений — янтарь.

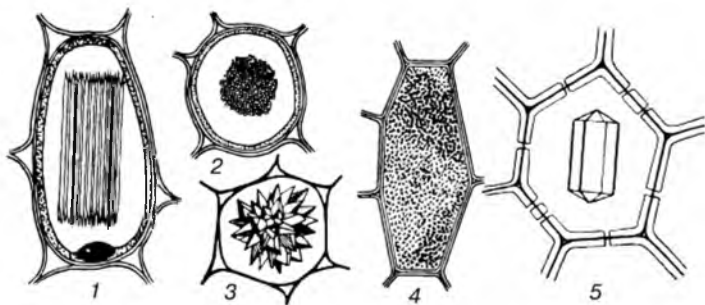


Рис. 60. Формы кристаллов оксалата кальция

(по Т.И. Серебряковой и др., 2006):

- 1, 2 — рафиды в клетке недотроги (*Impatiens* sp.) (1 — вид сбоку, 2 — вид на поперечном срезе); 3 — друза в клетке опунции (*Opuntia* sp.);
- 4 — кристаллический песок в клетке картофеля (*Solanum tuberosum*);
- 5 — одинокий кристалл в клетке ванили (*Vanilla* sp.)

Оксалат кальция кристаллизуется в клеточном соке (рис. 60). В отличие от кристаллов органических веществ он уже не включается в обмен веществ, а является его конечным продуктом. Образую оксалат кальция, растение выводит из обменных процессов излишки кальция. Кристаллы оксалата кальция представлены: *одиночными многогранниками* (сухие чешуи луковичы лука), *рафидами* — пучками мелких игольчатых кристаллов (листья винограда), *друзами* — шаровидными структурами,

образованными сросшимися кристаллами (корневище ревеня, клубень батата), *кристаллическим песком* (листья пасленовых).

В клетках растений можно встретить *цистолиты* — гроздевидные образования, возникающие на выступах клеточной стенки и представляющие собой кристаллы карбоната кальция (типичны для крапивных и тутовых).

6.1.3.3. Клеточный сок и вакуоли

Клеточный сок — водный раствор различных веществ. В основном это продукты жизнедеятельности протопласта, появляющиеся и исчезающие на разных этапах жизни клетки. Химический состав и концентрация клеточного сока зависят от вида растения и типа ткани, к которой относится клетка. Обычно клеточный сок имеет кислую реакцию. В его состав входят *водорастворимые* органические и неорганические вещества. В клеточном соке широко представлены запасные питательные вещества: простые белки и водорастворимые углеводы; вещества, обеспечивающие защиту клетки и ее контакты с другими организмами: алкалоиды, гликозиды, пигменты; осмотически активные соединения: соли неорганических и органических кислот. Здесь же изолируются ненужные протопласту конечные продукты обмена веществ.

Таблица 6.1

Вещества клеточного сока	
1. Органические вещества	
<i>Азотосодержащие</i>	
<i>Белки</i> (простые — протеины)	Семена сои, гороха, фасоли, пшеницы, клубни картофеля
<i>Аминокислоты</i>	Почки древесных растений
<i>Алкалоиды:</i> анабазин (инсектицид) атропин кокаин кофеин морфин никотин хинин эрготин	Анабазис безлистный Белладонна, дурман, скополия Плоды и листья коки Семена какао, кофе, листья чая Млечный сок мака снотворного Листья табака Кора хинного дерева (цинхоны) Склероции (рожки) гриба спорыньи
<i>Гликоалкалоиды:</i> соланин	Ягоды, листья, позеленевшие клубни картофеля

Окончание

<i>Безазотистые вещества</i>	
<i>Углеводы:</i> моносахариды (глюкоза и фруктоза) дисахариды (сахароза) полисахариды (инулин) пектины	Плоды арбуза, винограда, груши, земляники, яблоны и др. Корнеплоды свеклы, стебли сахарного тростника и др. Клубни георгины, стахиса, топинамбура, корнеплоды цикория и др. Плоды груши, смородины, яблоны, стебли кактусов и др.
<i>Гликозиды:</i> амигдалин дигиталин кумарин сапонин синигрин	Семена абрикоса, вишни, миндаля Побеги наперстянки Побеги донника, душистого колоска Плоды мыльнянки Семена горчицы, корни хрена и др.
<i>Пигменты:</i> флавоноиды (антохлор, антофсин) антоцианы бетаин	Желтые цветки георгины, льнянки Плоды вишни, сливы, смородины, черники, цветки василька, клевера, шиповника Корнеплод столовой свеклы
<i>Дубильные вещества</i> (катехины, танины)	Корка дуба, ольхи, листья бадана, чая, шалфея, плоды хурмы
<i>Органические кислоты:</i> бензойная лимонная салициловая яблочная	Плоды брусники, клюквы Плоды лимона, земляники и др. Плоды и побеги малины, побеги ивы Плоды барбариса, малины, яблоны
<i>Соли органических кислот:</i> оксалат кальция оксалат натрия	Листья винограда, чешуи луковицы лука Побеги солероса, солянки
2. Неорганические вещества	
Карбонат кальция	Побеги арбуза, огурца, тыквы
Нитраты калия, натрия (селитры)	Побеги гороха, лебеды, крапивы и др.
Фосфаты калия, натрия, кальция	Растущие органы растений; листья лука, клубни георгины и др.
Йод, бром	Таллом бурых и красных водорослей

Среди веществ, входящих в состав клеточного сока, больше всего водорастворимых углеводов. Особое значение имеют *сахара*: *глюкоза*, *фруктоза*, *сахароза*. Они служат основными источниками энергии в клетке и представляют собой типичные запасные вещества. В вакуолях клеток запасующих тканей клубней топинамбура (подсолнечника клубненосного) и стахиса Зибольда накапливается много водорастворимого полисахарида *инулина*, что, значительно повышая концентрацию клеточного сока, предотвращает его замерзание в зимний период и позволяет клубням зимовать в почве.

Роль содержащихся в клеточном соке *гликозидов* (эфироподобных соединений моносахаридов со спиртами и другими веществами) не совсем ясна. Некоторые из них, безусловно, могут защищать растения от поедания животными своей токсичностью (амигдалин, дигиталин), горьким вкусом (синигрин) или неприятным резким запахом (кумарин). Относящиеся к гликозидам пигменты клеточного сока обеспечивают окраску цветков и плодов, способствуя соответственно их опылению и распространению. Наибольший интерес представляют пигменты *антоцианы*, способные изменять окраску в зависимости от реакции клеточного сока. В кислой среде она красная, в нейтральной — фиолетовая, в щелочной — синяя. Именно этими пигментами обычно обусловлена столь разнообразная окраска цветков (василек, герань, дельфиниум, мак, пион, шиповник) и плодов (виноград, вишня, слива, смородина). Красно-фиолетовый пигмент *бетаин* окрашивает листья и корнеплоды столовой свеклы.

Накапливающиеся в клеточном соке *дубильные вещества*, обладая антисептическими свойствами, защищают растения от патогенных бактерий и грибов. Очень много дубильных веществ содержится в коре дуба и в листьях чая (до 20%). Благодаря противовоспалительному и вяжущему действию их применяют при лечении ожогов, кожных болезней, воспалительных процессов в ротовой полости, горле, пищеварительной системе. Издавна дубильные вещества используются для дубления кож.

Алкалоиды (органические основания, содержащие азот) находятся в клеточном соке в виде солей органических кислот. Сильноядовитые и гжучие на вкус, они, очевидно, как и гликозиды, защищают растения от травоядных животных. Обладая высокой физиологической активностью, оказывают сильное воздействие на организм человека. Широко применяются в медицине как лекарства разного действия: болеутоляющего (кокаин, морфин), антималярийного (хинин), сосудорасширяющего (атропин) и др. Инсектицидными свойствами обладают анабазин и никотин.

Вакуоли. Клеточный сок накапливается в *вакуолях* — полостях, образуемых цистернами ЭР. В образовании вакуолей принимает участие и аппарат Гольджи, в диктиосомах которого изолируются продукты вторичного обмена. С помощью пузырьков Гольджи они доставляются к вакуоли, где содержимое пузырька пополняет состав клеточного сока, а мембрана пузырька обеспечивает поверхностный рост мембраны вакуоли — *тонопласта*. В процессе жизнедеятельности клетки многочисленные мелкие вакуоли сливаются между собой, образуя одну большую центральную вакуоль. В зрелой клетке она занимает до 70–90% ее объема (протопласт располагается в такой клетке постенно).

Вакуоль — не только место хранения разнообразных веществ. Она играет важную роль в поддержании клетки в состоянии тургора и регуляции водно-солевого обмена. При достаточной оводненности клетки вода поступает в вакуоль путем диффузии — движением молекул из области их высокой в область их низкой концентрации, т.е. по градиенту концентрации. При выравнивании концентрации движение молекул останавливается. Диффузию воды через мембрану по градиенту концентрации называют осмосом. В результате осмоса молекулы воды перемещаются из раствора с низкой концентрацией растворенных веществ (гипотонического) в раствор с более высокой их концентрацией (гипертонический) до тех пор, пока концентрации растворов не сравняются (они станут изотоническими).

Ведущую роль в осуществлении осмоса в растительной клетке играет вакуоль. Если концентрация клеточного сока выше, чем у гиалоплазмы, то вода из нее будет поступать в вакуоль. Увеличиваясь при этом в размерах, вакуоль начинает давить на протопласт, прижимая его к клеточной стенке и тем самым создавая так называемое *тургорное давление*. Достаточно упругая клеточная стенка оказывает в этом случае обратное давление на протопласт — *тургорное натяжение*. Оно увеличивается по мере поступления воды в клетку. Поступление воды в клетку лимитируется растяжимостью эластичной клеточной стенки — при достижении ее предела вода перестает поступать в клетку. Напряженное состояние клеточной стенки, создаваемое внутриклеточной жидкостью, называется *тургором*. Клетка в состоянии тургора имеет наибольший объем, наименьшую концентрацию клеточного сока и максимальное тургорное натяжение.

Состояние тургора — нормальное физиологическое состояние клетки. Оно играет огромную роль в жизни растения. Благодаря тургору органы растения поддерживают свою форму и сохраняют нужное положение в пространстве, противостоя различным механическим воздей-

ствиям. При помещении клетки, находящейся в состоянии тургора, в раствор с более высокой концентрацией, чем концентрация ее клеточного сока (с более высоким *осмотическим давлением*), вода начнет быстро покидать клетку. Уменьшение объема вакуоли приводит к понижению ее давления на протопласт, а последнего — на клеточную стенку. Сокращение поверхности клеточной стенки приводит к уменьшению размера клетки. Когда размер клетки достигает минимума, а уменьшение объема протопласта из-за потери воды продолжается, то, сжимаясь, он может сначала локально — местами, а потом и полностью отделиться от клеточной стенки. Такое противоположное тургору состояние клетки называют *плазмолизом*. Если клетку в состоянии плазмолиза поместить в чистую воду, то она может вернуться в состояние тургора, т.е. произойдет *деплазмолиз*. В этом случае имеет место *обратимый плазмолиз*. Когда протопласт из-за потери воды полностью отделяется от клеточной стенки, клетку в состояние тургора вернуть уже невозможно — наступает *необратимый плазмолиз*, в результате которого протопласт погибает.

Последствия плазмолиза можно наблюдать при недостаточном поливе растений — листья их поникают и увядают. Об осмотических особенностях клеток следует помнить и при внесении удобрений. Высокая концентрация вносимых удобрений может так сильно повысить концентрацию почвенного раствора возле корневых волосков, что вода начнет покидать клетки корня, а не поступать в них.

6.1.3.4. Клеточная стенка

Клеточная стенка является производным протопласта, т.е. образуется в процессе его жизнедеятельности (рис. 61). Она придает клетке определенную форму, защищает протопласт и, противостоя внутриклеточному давлению, предотвращает разрыв клетки. Выполняя функции внутреннего скелета растения, стенки клеток придают его органам необходимую механическую прочность.

Клеточные стенки хорошо пропускают солнечный свет, по ним легко перемешаются вода и растворенные в ней минеральные вещества. Между стенками соседних клеток находится *срединная пластинка* — пектиновая прослойка, которая, являясь, по сути, межклеточным веществом, скрепляет между собой стенки соседних клеток. В тех местах, где клеточные стенки соседних клеток не смыкаются, образуются заполненные водой *межклетники*. Процесс разрушения межклеточного вещества, в результате которого стенки соседних клеток разъединяются, называется *мацерацией*. Естественную мацерацию можно наблюдать

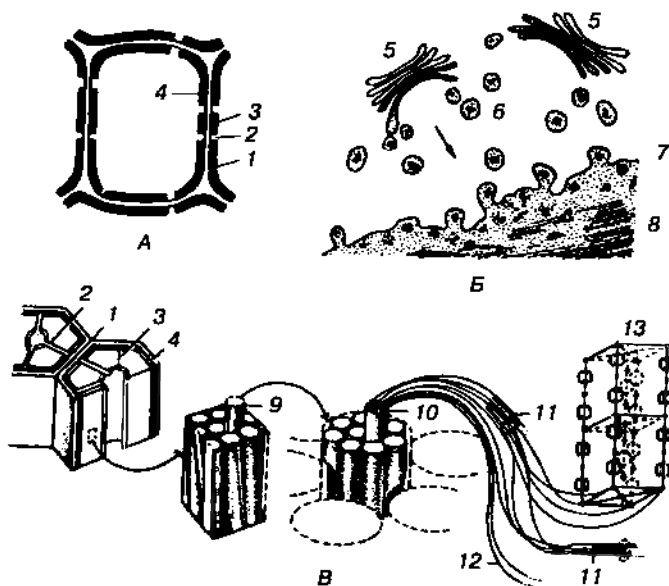


Рис. 61. Клеточная стенка (по Л.С. Родман, 2001):

А — схема строения клеточной стенки; Б — схема участка аппарата Гольджи в построении клеточной стенки; В — детальная структура клеточной стенки:

- 1 — срединная пластинка; 2 — пора; 3 — вторичная стенка;
- 4 — первичная стенка; 5 — диктиосома; 6 — пузырьки Гольджи;
- 7 — плазмалемма; 8 — клеточная стенка; 9 — макрофибрилла;
- 10 — микрофибрилла; 11 — мицелла; 12 — молекула целлюлозы;
- 13 — строение фрагмента молекулы целлюлозы

в перезревших плодах яблони, рябины, дыни и др. Искусственную мацерацию проводят, например, при вымачивании стеблей льна для отделения из них лубяных волокон; происходит она и при термической обработке плодов.

В состав клеточной стенки входят полисахариды: *пектины*, *гемичеселлюлоза* и *целлюлоза*. Очень длинные молекулы целлюлозы упорядоченно располагаются параллельно друг другу (по 40–60), образуя *мицеллы*. Мицеллы собраны в пучки — *микрофибриллы*, представляющие собой основную структурную единицу целлюлозы. Микрофибриллы в свою очередь объединены в *макрофибриллы* — очень тонкие волокна неопределенной длины. Макрофибриллы целлюлозы погружены в сильнообводненный *матрикс*, состоящий из пектинов, гемичеселлюлоз и некоторых других веществ. Прочность клеточной стенке придают

эластичные микрофибриллы целлюлозы, которые по прочности на разрыв близки к стали. Прочность и эластичность клеточной стенки лежат в основе ее способности обратимо растягиваться. Благодаря пектинам и гемицеллюлозе клеточная стенка высокопроницаема для воды — вода и растворенные в ней вещества легко передвигаются по ней от клетки к клетке.

Клеточная стенка прилегает снаружи к плазмалемме, которая активно участвует в ее росте. Молекулы пектинов, гемицеллюлозы, целлюлозы и других веществ синтезируются и накапливаются в цистернах диктиосом аппарата Гольджи. Пузырьки Гольджи доставляют их к периферии протопласта — к плазмалемме. В месте контакта пузырька и плазмалеммы последняя растворяется, и содержимое пузырька, оказываясь снаружи плазмалеммы, идет на строительство клеточной стенки. Мембрана пузырька не только восстанавливает целостность плазмалеммы, но и обеспечивает ее поверхностный рост. Рост клеточной стенки осуществляется за счет ферментативной деятельности плазмалеммы.

Стенки делящихся и растущих клеток называют *первичными*. Они содержат много воды (60–90%), в их сухом веществе преобладают пектины и гемицеллюлоза — целлюлозы в нем не более 30%. При делении клетки в телофазе митоза происходит разделение материнской клетки на две дочерние в результате формирования в ее экваториальной плоскости перегородки — *срединной пластинки*. С двух сторон от срединной пластинки каждая из двух дочерних клеток начинает создавать свою первичную клеточную стенку. Рост срединной пластинки и первичных стенок двух дочерних клеток идет в центробежном направлении — от центра материнской клетки к ее периферии. Срединная пластинка очень тонкая и состоит из пектина.

Образовавшаяся в результате деления новая клетка начинает расти, при этом объем ее может увеличиваться в 100 и более раз. Рост клетки идет в основном путем *растяжения* за счет поглощения воды и увеличения объема вакуолей. Возникающее внутреннее давление растягивает первичную стенку, в которую легко внедряются мицеллы целлюлозы, пектины и гемицеллюлоза. Способ роста клеточной стенки путем *внедрения* строительного материала между имеющимися структурами называется *интуссусцепцией*.

В первичной клеточной стенке изначально имеются более тонкие участки, где фибриллы целлюлозы располагаются более рыхло, — *первичные поровые поля*. Первичные поровые поля стенок двух соседних клеток обычно совпадают. Здесь из одной клетки в другую проходят

канальцы эндоплазматического ретикулума — *плазмодесмы*. Пути, которыми плазмодесмы проходят из одной клетки в другую, называют *плазмодесменными канальцами*. Через эти канальцы соединяются между собой и гиалоплазмы соседних клеток. По плазмодесмам осуществляется межклеточный транспорт веществ (гормонов, аминокислот, АТФ, сахаров и др.). Объединенные в единое целое при помощи плазмодесм протопласты клеток организма называют симпластом. Транспорт веществ по плазмодесмам называют *симпластическим*. (Совокупность клеточных стенок, срединной пластинки и межклетников называют *апопластом*, по ним идет *апопластический* транспорт веществ.)

После завершения роста клетки ее стенка может оставаться тонкой первичной (у клеток образовательных тканей) или начинать расти в толщину (у клеток постоянных тканей). Рост клеточной стенки в толщину называется *вторичным утолщением*. В результате его на внутреннюю поверхность первичной стенки откладывается *вторичная стенка*, которая растет путем *аппозиции* — наложения мицелл целлюлозы на уже имевшуюся стенку. При этом наиболее молодые слои вторичной клеточной стенки располагаются рядом с плазмалеммой. Вторичная клеточная стенка выполняет в основном опорные, механические функции. В ее составе значительно меньше воды, чем в первичной, а в сухом веществе преобладает целлюлоза (до 50%). Например, во вторичных стенках одноклеточных волосков хлопчатника и лубяных волокон льна содержание целлюлозы может достигать 95%.

Вторичное утолщение клеточной стенки происходит неравномерно. Участки вторичной клеточной стенки в местах расположения первичных поровых полей обычно остаются неутолщенными. Такие неутолщенные места клеточной стенки называют *порами*. Поры в стенках двух соседних клеток, как правило, совпадают, формируя *пару пор*. Поровый канал, образованный парой пор, перегороден *замыкающей пленкой поры* — перегородкой, состоящей из срединной пластинки и двух первичных стенок соседних клеток. Замыкающая пленка поры пронизана многочисленными плазмодесменными канальцами, через которые проходят плазмодесмы.

Различают поры *простые* и *окаймленные* (рис. 62). У простых пор диаметр их участка порового канала одинаков по всей длине, т.е. он цилиндрический по форме. Простые поры типичны для паренхимных клеток. Окаймленные поры характерны для стенок клеток, проводящих воду с растворенными минеральными веществами, — трахеид и члеников сосудов. У таких пор их участок порового канала имеет форму воронки, которая широкой стороной прилегает к замыкающей пленке поры.

В клетках проводящих тканей хвойных замыкающая пленка поры пронизана для воды только по краям, так как ее центральная дисковидно утолщенная и одревесневающая часть — *торус* — воду не пропускает. Торус играет роль клапана. Если давление воды в соседних клетках неодинаково, замыкающая пленка отклоняется и торус перекрывает движение воды по поровому каналу.

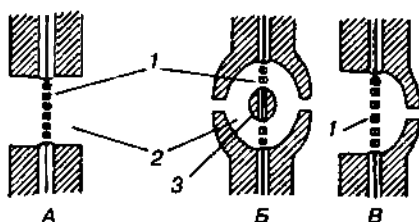


Рис. 62. Различные пары пор (по Г.В. Гуляеву, 1965):
 А — простые; Б — окаймленные; В — полуокаймленные;
 1 — замыкающая пленка; 2 — поровый канал; 3 — торус

В стенках проводящих воду клеток кроме пор могут образовываться *перфорации* — сквозные отверстия (членики сосудов, водозапасающие клетки мха сфагноума).

Видоизменения клеточной стенки. В зависимости от выполняемых клеткой функций ее стенка может видоизменяться благодаря отложению в ней каких-либо веществ. Обычные ее видоизменения: одревеснение, пробковение, кутинизация, минерализация и ослизнение.

Одревеснение клеточной стенки, или *лигнификация*, происходит в результате отложения в межмиецеллярные промежутки лигнина — вещества ароматической природы со сложным химическим строением. Прочность и твердость стенки при этом возрастают, но эластичность ее уменьшается. Одревесневшие стенки способны пропускать воду и воздух. При одревесневшей клеточной стенке протопласт клетки может оставаться живым, но обычно отмирает. У некоторых древесных растений в древесине накапливается до 30% лигнина. Лигнин может накапливаться и в стенках клеток стареющих побегов трав, что значительно снижает их кормовую ценность и определяет сроки заготовки сена. В процессе получения из древесины целлюлозной массы, необходимой для производства бумаги, проводят искусственное раздревеснение. Естественное раздревеснение клеточной стенки возможно, но встречается редко.

Пробковение, или *суберинизация*, — отложение в клеточную стенку стойкого жироподобного аморфного вещества суберина (гидрофоб-

ного полимера). Опробковевшие стенки клетки непроницаемы для газов и воды, что вызывает гибель протопласта. Клетки с опробковевшими стенками надежно защищают растения от потери воды, экстремальных температур, патогенных бактерий и грибов.

Кутинализация — отложение в стенках клеток кутина (вещества, близкого по химическому составу к суберину). Кутин обычно откладывается в поверхностных слоях наружных стенок клеток и на их поверхности. В виде пленки — кутикулы — он покрывает, например, поверхность клеток покровной ткани — эпидермы.

Минерализация стенки клетки происходит благодаря отложению в ней солей кальция и кремнезема. Эти вещества придают стенке твердость и хрупкость. Особенно хорошо выражен процесс минерализации в стенках клеток эпидермы побегов злаков, осок, хвощей. По этой причине побеги осок и злаков рекомендуется скашивать до их цветения — позднее из-за сильной минерализации они грубеют, что снижает качество сена.

Ослизнение — превращение целлюлозы и пектинов клеточной стенки в особые полисахариды — слизи и камеди, способные к сильному набуханию при соприкосновении с водой. Ослизнение стенки наблюдается у клеток кожуры семян, например у айвы, льна, огурца, подорожника. Клейкая слизь может способствовать распространению семян (подорожник); при прорастании семян слизь, поглощая и удерживая воду, защищает их от высыхания. В корневом чехлике слизи играют роль смазки, облегчающей прохождение корня между комочками почвы. Слизь и камеди могут образовываться в значительных количествах при растворении клеточных стенок вследствие их повреждения. У вишни и сливы часто наблюдается выделение камеди при поранении ветвей и стволов. Так называемый вишневый клей представляет собой застывающую в виде наплывов камедь, которая покрывает поверхность ран, морозобоин, предотвращая проникновение в них инфекции. Ослизнение такого характера называют *гумозом* и считают явлением патологическим.

Так как вторичные клеточные стенки выполняют роль внутреннего скелета растения, придавая необходимую прочность его органам (что особенно актуально для наземных растений), часто они способны значительно утолщаться — локально или полностью — с целью придания большей прочности ткани, а значит, и органу растения. Утолщение стенки клетки происходит за счет отложения целлюлозы.

Функции клеток часто выполняются исключительно их стенками, так как протопласты клеток отмирают. Это касается клеток пробки,

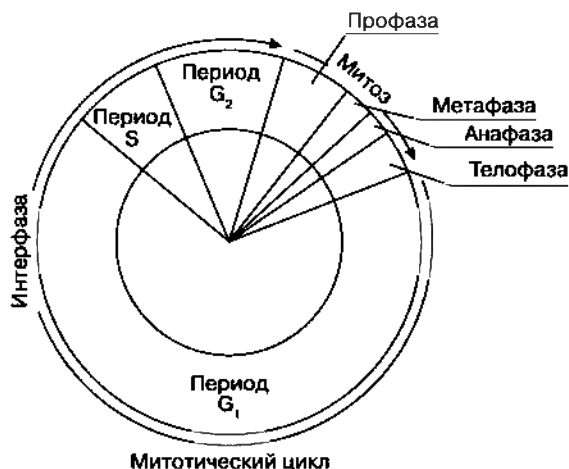


Рис. 63. Митотический цикл (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003)

трахеид, члеников сосудов, волокон механической ткани. Древесина, занимающая большую часть огромных стволов деревьев, состоит, например, в основном из одревесневших стенок клеток, протопласты которых давно отмерли.

Клеточные стенки играют большую роль в нашей жизни. Из них получают текстильное сырье (волоски семян хлопчатника, волокна льна и др.) и сырье для получения канатов и веревок (волокна конопли, канатника, сизаля и др.). Целлюлоза, извлекаемая из клеточных стенок, идет на изготовление бумаги (древесина ели, осины), ацетатного шелка, вискозы, пластмасс, целлофана и многого другого. Ткань, состоящая из мертвых клеток с опробковевшими стенками, — пробка издавна используется как ценный водо- и воздухо непроницаемый теплоизоляционный материал и находит все более широкое применение в современном строительстве.

6.1.4. Деление растительной клетки

Деление растительной клетки связано прежде всего с делением ядра. У растений, как и у других эукариотов, наблюдаются два типа деления ядра: *митоз*, или *кариокинез*, и *мейоз*.

Митоз представляет собой универсальный тип деления ядра, во многом сходный у растений и животных. Происходящее в результате митоза деление клеток приводит к увеличению числа соматических

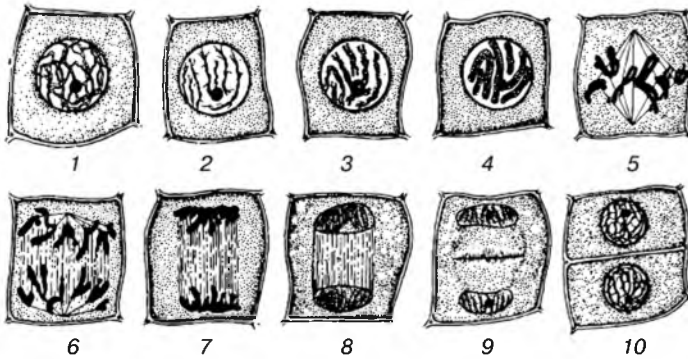


Рис. 64. Фазы митотического деления клетки в апексе корня лука (*Allium sp.*) (по В.Х. Тутаюк, 1980):

1 — интерфаза; 2–4 — профаза; 5 — метафаза; 6 — анафаза;
7–9 — телофаза; 10 — цитокинез

клеток (клеток тела) организма. Из одной материнской клетки образуются две дочерние с тем же самым набором хромосом. Митоз, как и мейоз, осуществляется при прохождении клеткой ее митотического, или клеточного, цикла.

Митотический цикл — жизнь клетки от одного деления до другого, включая само деление. Клеточный цикл состоит из *интерфазы*, *митоза* — деления ядра и *цитокинеза* — деления клетки (рис. 63). Под *интерфазой* понимают период жизни клетки от ее возникновения до следующего деления.

Интерфаза и первые фазы митоза у растений и животных сходны (рис. 64).

Различия начинают проявляться в конце *анафазы* — начале *телофазы*, когда из микротрубочек, на которые распадается ахроматиновое веретено деления, в экваториальной полости клетки формируется особая структура — *фрагмопласт*. Фрагмопласт, контролируя перемещение пузырьков Гольджи, обеспечивает формирование срединной пластинки и первичных клеточных стенок двух дочерних клеток из доставляемых ими полисахаридов (пектинов, гемицеллюлозы, целлюлозы). Мембраны пузырьков Гольджи обеспечивают рост плазмалеммы. Образование срединной пластинки, первичных клеточных стенок и плазмалеммы начинается с центра материнской клетки и идет в центробежном направлении.

Таким образом в *телофазе* — конечной фазе митоза растительной клетки — завершается деление ядра — *кариокинез*. После этого осу-

шествляется *цитокинез* — разделение цитоплазмы, в результате которого из одной материнской образуются две дочерние клетки. В отличие от животной клетки эти процессы обеспечиваются фрагмопластом. Иногда фрагмопласт понимают более широко — как совокупность не только микротрубочек, но и пузырьков Гольджи.

После завершения цитокинеза дочерние клетки, вступая в пресинтетический период интерфазы, активно растут и достигают размера материнской клетки. В дальнейшем они могут снова делиться (для этого они должны перейти в синтетический период интерфазы) или в процессе дифференциации приобрести специфические черты строения и стать клетками какой-либо постоянной ткани (как правило, оставаясь всю жизнь в пресинтетическом периоде интерфазы).

Мейоз. Мейоз так же универсален, как и митоз, и встречается у большинства видов организмов. Сущность мейоза, или *редукционного деления ядра*, состоит в двукратном уменьшении (редукции) числа хромосом у дочерних клеток по сравнению с материнской. Значение мейоза — *сохранение постоянного числа хромосом в клетках организмов при их половом размножении*. Образующиеся в результате мейоза половые клетки (гаметы) содержат в отличие от *диплоидных* ($2n$) клеток тела организма *гаплоидный* (n) набор хромосом. При половом процессе в результате слияния двух гаплоидных гамет образуется *диплоидная зигота*, из которой развивается новый организм с таким же, как и у родителей, диплоидным набором хромосом в клетках тела. У растений мейоз чаще проходит не при формировании гамет, а при образовании спор.

Мейоз — непрерывный процесс, состоящий из двух последовательных делений ядра, приводящих к тому, что из *одной материнской клетки* образуется *четыре дочерние с уменьшенным в два раза числом хромосом*. В каждом делении выделяют те же фазы, что и в митозе: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Обоим делениям предшествует одна интерфаза. Собственно редукционным, приводящим к уменьшению числа хромосом, является первое деление, в анафазе которого к полюсам материнской клетки расходятся не хроматиды, а двуххроматидные гомологичные хромосомы. Второе деление идет по типу обычного митоза.

В профазе первого мейотического деления спирализованные гомологичные хромосомы *конъюгируют* и между ними происходит обмен гомологичными участками — *кроссинговер*.

Следует подчеркнуть, что при мейозе кроме кратного уменьшения числа хромосом происходит обмен генетической информацией между гомологичными хромосомами (кроссинговер), а также их рекомбинация вследствие случайного расхождения к полюсам клетки. В резуль-

тате в каждой дочерней клетке (споре или гамете) возникают новые, ранее не существовавшие сочетания генов. Таким образом, благодаря мейозу повышается генетическое разнообразие организмов, что расширяет возможности естественного, а в селекции — и искусственного отбора.

Полиплоидия — наиболее распространенный тип *геномных мутаций*. Это наследственное изменение, заключающееся в кратном увеличении числа наборов хромосом в клетках тела растения. Она возникает в результате нарушения расхождения хромосом к полюсам клетки в митозе или мейозе. Подобные нарушения могут происходить в результате воздействия на растение различных мутагенов: химических веществ, ионизирующих излучений, экстремальных температур и др. Полиплоидные клетки могут быть тетраплоидными ($4n$), ... гексаплоидными ($6n$), ... октоплоидными ($8n$) и т.д. Полиплоидные растения обычно отличаются от диплоидных более мощным ростом и крупными размерами. Полагают, что полиплоидия сыграла важную роль в эволюции дикорастущих и культивируемых растений. Получение полиплоидных форм — одна из важных задач современной селекции. Многие высокоурожайные и устойчивые к болезням и вредителям сорта земляники, кукурузы, пшеницы, томатов и других культур — полиплоиды.

Амитоз, или прямое деление, происходит в результате деления ядра, а потом и всей клетки путем перетяжки пополам. При этом не происходит спирализация хроматина, не образуется ахроматиновое веретено деления. Цитокинез не всегда следует сразу за кариокинезом — поэтому в результате амитоза часто образуются многоядерные клетки. У растений амитозом обычно делятся клетки, заканчивающие развитие, — больные или специализированные (например клетки запасавшей ткани клубней, плодов и др.).

6.1.5. Онтогенез клетки

У многоклеточного растительного организма образовавшиеся в результате митоза клетки имеют одинаковый набор генов, а следовательно, обладают одинаковыми наследственными свойствами. Из каждой из них может развиваться целый организм. Свойство клеток реализовывать всю генетическую информацию, содержащуюся в хромосомах, обеспечивающую их дифференцировку, т.е. способность становиться клеткой любой ткани организма, и даже развитие до целого организма, называется *тотипотентностью*. Благодаря тотипотентности из зиготы в ходе своего онтогенеза (жизненного цикла) развивается многоклеточ-

ное растение со многими типами разных по строению и выполняемым функциям клеток.

Онтогенез (жизненный цикл) клетки — это развитие клетки от ее возникновения до следующего деления или отмирания. В нем можно выделить *пять фаз: инициальную, фазу роста, фазу дифференциации, фазу зрелости, фазу старения, заканчивающуюся отмиранием клетки.*

В *инициальной фазе* находятся клетки образовательных тканей (меристем), онтогенез которых совпадает с митотическим циклом. Среди них выделяют *инициальные клетки*, постоянно сохраняющие способность к делению, и производные инициальных клеток, деление которых ограничено определенным числом раз.

В *фазу роста* переходят клетки, переставшие делиться и остановившиеся в пресинтетическом периоде интерфазы. Объем таких клеток значительно увеличивается (иногда в 100 раз) в основном за счет увеличения объема вакуолей и формирования одной центральной вакуоли, окруженной цитоплазмой. Ядро регулирует деятельность клетки с помощью белков-ферментов.

У клеток, вступивших в *фазу дифференциации*, начинают образовываться структуры, специфические для клеток какой-либо постоянной ткани растения, в составе которой клетка будет функционировать в дальнейшем. В клетках фотосинтезирующей ткани развиваются хлоропласты, а у клеток механической ткани значительно утолщаются вторичные клеточные стенки.

Клетки, находящиеся в *фазе зрелости*, имеют хорошо выраженные особенности строения, отражающие их функции. Продолжительность этой фазы различна у клеток разных тканей. Клетки поглощающей ткани корня (ризодермы) живут всего несколько дней, клетки покровной ткани побега (эпидермы) — один вегетационный период, а клетки запасающих тканей могут прожить несколько лет.

Фаза старения клетки характеризуется ослаблением протекающих в ней жизненных процессов и прогрессирующим упрощением строения. Объем цитоплазмы уменьшается, а число органелл сокращается в результате их самопереваривания (работает *лизосомный клеточный компартмент*). В конечном итоге протопласт полностью отмирает и в результате *автолиза* исчезает — от клетки остается только ее стенка.

Таким образом, клетка растения, как и любая другая живая система, рождается, растет, приобретает специфическое строение, функционирует и отмирает в определенные сроки.

Важно подчеркнуть, что выход растительной клетки из митотического цикла, ее дифференциация и функционирование в качестве

клетки постоянной ткани могут быть временными. В случае необходимости (при повреждении органов растения) клетки постоянных тканей *дедифференцируются*: у них исчезает центральная вакуоль и специфические органеллы (например пластиды). Эти клетки переходят в синтетический период интерфазы и полностью проходят свой клеточный цикл, образуя дочерние клетки, т.е. они возвращаются в инициальную фазу онтогенеза. Благодаря работе этих клеток нанесенные растению раны зарастают новыми постоянными тканями. Способность к дедифференциации — важное свойство растительных клеток, обеспечивающее регенерацию растения (восстановление из какой-либо отделенной части) и его вегетативное размножение.

6.2. Ткани растений

6.2.1. Понятие о ткани. Классификация растительных тканей

Переход растений от относительно однообразных условий жизни в водной среде к наземным сопровождался процессом разделения их тела на органы — корень и побег. Это стало предпосылкой к глубокой внутренней дифференциации тела растения и появлению в нем устойчиво повторяющихся комплексов клеток, имеющих специфическое строение и выполняющих определенные функции, — тканей. *Ткань — это устойчивый, закономерно повторяющийся комплекс клеток, сходных по происхождению, строению, местоположению в теле растения и выполнению одной или нескольких функций.*

Существует несколько классификаций тканей. Наиболее распространена классификация, построенная на функциональной основе еще в середине XIX в., однако и она в достаточной степени условна, так как многие ткани полифункциональны. Тем не менее у растения реально существуют четко различимые ткани с рядом характерных признаков.

Ткань, состоящую из одинаковых однотипных клеток, называют *простой*. Если ткань состоит из клеток разных типов, располагающихся в строгой закономерности относительно друг друга, ее называют *сложной*. Кроме того, в теле растения выделяют устойчивые сочетания тканей — *комплексы тканей*.

В настоящее время у находящихся на вершине эволюции растительного мира покрытосеменных растений выделяют около 80 различных типов клеток. Клетки специфического вида, с определенными функциями, располагающиеся *поодиночке* среди клеток какой-либо ткани с другими функциями, называют *идиобластами*.

Наука, изучающая ткани, называется *гистологией*.

Классификация тканей. Как правило, сегодня различают следующие типы тканей: 1) *образовательные (меристемы)*; 2) *покровные*; 3) *поглощающие (всасывающие)*; 4) *ассимиляционные*; 5) *проводящие*; 6) *механические*; 7) *выделительные*; 8) *воздухоносные* и 9) *запасающие*. Все ткани за исключением образовательных называют *постоянными*. Конечно, полный набор тканей встречается далеко не у всех растений.

Исходя из происхождения и общего сходства в строении клеток, ассимиляционные, запасающие и воздухоносные ткани во многих учебных пособиях рассматривают как разновидности одной ткани — *основной паренхимы*. Однако в последнее время их предпочитают рассматривать как отдельные типы тканей, а основной паренхимой называть ткань с *неопределенной функциональной спецификой*, но занимающую наибольший объем в теле растения.

6.2.2. Образовательные ткани, или меристемы

Цитологические особенности меристем. Рост в течение всей жизни растениям обеспечивают образовательные ткани, клетки которых, делясь митозом, образуют все новые и новые клетки организма. Деятельность меристем в течение всей жизни растения (иногда тысячи лет) объясняется наличием у них *инициальных клеток (инициалей)*, способных делиться неограниченное число раз (см. онтогенез клетки). Клетки меристем — изодиаметрические, не разделены межклетниками. Клеточная стенка первичная, тонкая, с низким содержанием целлюлозы. Густая цитоплазма окружает крупное, расположенное в центре протопласта ядро. В цитоплазме много митохондрий и рибосом, обеспечивающих синтез белков и других веществ, и мелких вакуолей. Клетки меристем потенциально благодаря своей *тотипотентности* могут превращаться в клетки любой ткани растения.

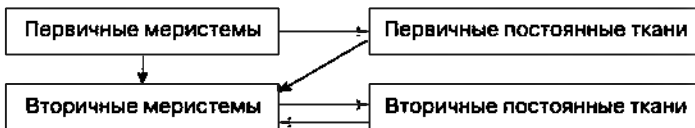
Классификация меристем. В зависимости от *происхождения* образовательные ткани делят на *первичные* и *вторичные*, хотя это подразделение довольно условно.

Первичные меристемы происходят непосредственно из меристем зародыша, развивающегося из зиготы, и характеризуются изначальной способностью к делению. В результате деления клеток предзародыша (эмбриональных клеток) на двух полюсах формирующегося зародыша — зародышевом корешке и зародышевой почке — обособляются группы инициалей, обеспечивающие рост главного корня и главного побега в длину — *апикальные (верхушечные меристемы)*. У взрослых растений корней и побегов они находятся только на их верхушках. У побега

первичные меристемы сохраняются также в основаниях междоузлий стебля, черешках листьев и пазушных почках. Первичные меристемы, обеспечивающие рост корня и стебля побега в толщину, возникают в непосредственной близости от апикальных меристем этих органов и в связи с ними. Эти меристемы представлены *прокамбием и перициклом*.

Вторичные меристемы возникают позже первичных. Образуются они или из переставших функционировать первичных меристем — прокамбия и перицикла, — или из клеток постоянных тканей, прошедших дедифференциацию. Они представлены *камбием, феллогеном и раневыми меристемами*.

Постоянные ткани, образованные первичными или вторичными меристемами, называют соответственно первичными или вторичными.



Второй принцип классификации меристем — *по положению* в теле растения. Различают верхушечные (апикальные), боковые (латеральные), вставочные (интеркалярные) и раневые меристемы.

Верхушечные (апикальные) меристемы, как уже отмечалось выше, располагаются на верхушках корня и побега, образуя их конусы нарастания, или апексы. Эти меристемы выражены уже у зародыша (первичны по происхождению) и обеспечивают верхушечный, или апикальный, рост органов растения: удлинение корня и образование новых метамеров побега.

Боковые (латеральные) меристемы располагаются по окружности корня или стебля побега в виде тонкостенного полого цилиндра и обеспечивают их рост в толщину. Первичные боковые меристемы — прокамбий и перицикл, вторичные — камбий и феллоген. Из прокамбия и камбия образуются проводящие ткани, из феллогена — покровный комплекс тканей перидерма, из перицикла в стебле образуется механическая ткань склеренхима, в корне же его роль более значима и разнообразна (см. анатомия корня).

Вставочные (интеркалярные) меристемы — первичные меристемы, находящиеся в основаниях междоузлий стебля, реже — черешков листьев и обеспечивающие их рост в длину (вставочный рост). Особенно хорошо выражены у представителей семейства Мятликовые (Злаки), в частности у бамбука, обуславливая совместно с верхушечной меристемой очень быстрый рост его побегов.

Раневые меристемы возникают при повреждении органов растения. Клетки постоянных тканей, окружающие травмированный участок, *дедифференцируются* и начинают делиться, т.е. образуется вторичная раневая меристема. В результате ее деятельности формируется *каллус* — плотная белая ткань, состоящая из беспорядочно расположенных паренхимных клеток, покрывающая поврежденное место. В каллусе могут образовываться придаточные корни и почки. Каллус образуется при размножении растений прививками, обеспечивая срастания *подвоя и привоя*. При размножении растений с помощью черенков побегового или листового происхождения каллус образуется на их основании — на месте среза. Клетки каллуса используют также при размножении растений методом культуры тканей.

6.2.3. Постоянные ткани

6.2.3.1. Покровные ткани

Покровными называют ткани, располагающиеся на поверхности органов растения и защищающие их от потери воды и воздействия неблагоприятных условий внешней среды. Исходя из происхождения из разных меристем и особенностей строения, можно выделить две покровные ткани: *эпидерму* и *феллему*.

Эпидерма. Эпидерма — первичная покровная ткань, состоящая обычно из одного слоя клеток и образующаяся из наружного слоя клеток конуса нарастания побега (рис. 65). Эпидермой покрыты листья, зеленые стебли молодых побегов, части цветков, плоды и семена. Эпидерма не только препятствует испарению воды из тела растения, но и защищает его от болезнетворных организмов, выделяет во внешнюю среду воду, соли, эфирные масла и др. Эпидерма может придавать дополнительную прочность органам растения и даже функционировать как поглощающая ткань.

Эпидерма — *сложная ткань*. Она состоит из *основных клеток*, *замыкающих* и *побочных клеток устьиц*, *трихом*.

Основные клетки эпидермы плотно сомкнуты — межклетников нет. Боковые их стенки (перпендикулярные поверхности органа) обычно извилистые, что обеспечивает более плотное их смыкание и прочность сцепления. Наружные стенки толще остальных. Вся внешняя поверхность эпидермы покрыта сплошной *кутикулой*, состоящей в основном из *кутина*, а также *воска*. Воск хорошо заметен (в виде сизой пленки) на плодах винограда, сливы, листьях позднеспелой капусты. Удаление воскового слоя негативно сказывается на сохранности плодов. У расте-

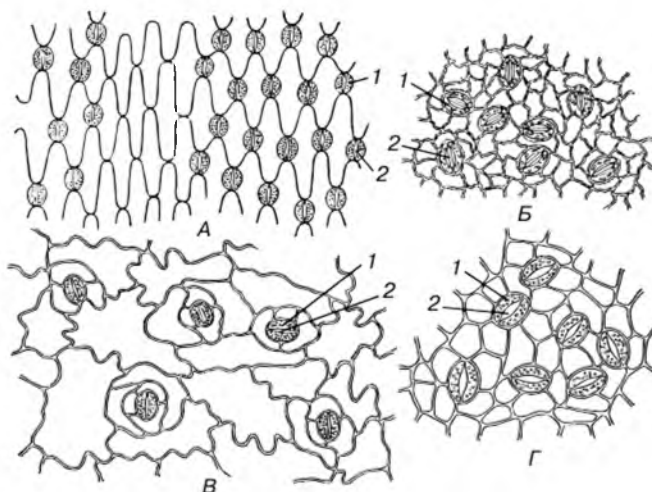


Рис. 65. Строение эпидермы различных растений (по В.Х. Тутаяк, 1980):

А — хлорофитума (*Chlorophytum sp.*) — однодольного растения;
Б — плюща обыкновенного (*Heder helix*); *В* — герани душистой (*Pelargonium graveolens*); *Г* — шелковицы белой (*Morus alba*):
 1 — замыкающая клетка устьица; 2 — устьичная щель

ний, обитающих в засушливых условиях, кутикула наиболее толстая; у водных растений ее нет.

Стенки основных клеток эпидермы могут *одревесневать* (кукуруза, рожь), пропитываться *кремнеземом* (острые края листьев осок и злаков), содержать *слизи* (семена мальвы, льна, огурца).

Протопласт основных клеток эпидермы отличается развитым ЭПР и аппаратом Гольджи, в нем нет пластид. Эти клетки хорошо пропускают свет.

Устьица — специализированные структуры эпидермы, осуществляющие газообмен и транспирацию (рис. 66). Устьице состоит из двух замыкающих клеток, между которыми находится *устьичная щель*. Под ней располагается *подустьичная*, или *дыхательная*, *полость* — большой межклетник. К замыкающим клеткам примыкают две или несколько *побочных* клеток. Совокупность замыкающих и побочных клеток — *устьичный аппарат*. Исходя из количества и характера расположения побочных клеток, выделяют несколько типов устьичных аппаратов, встречающихся у растений разных видов.

Стенки замыкающих клеток устьица утолщены неравномерно: обращенные к устьичной щели значительно толще остальных. Кроме

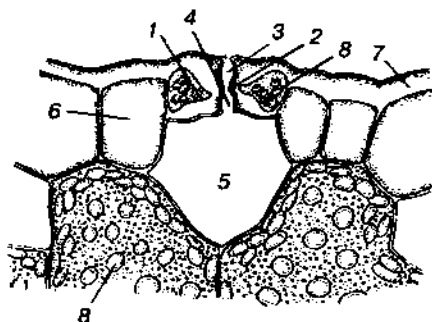


Рис. 66. Строение устьица на поперечном срезе листа
(по В.Х. Тутаюк, 1980, с изм.):

- 1 — замыкающая клетка; 2 — устьичная щель; 3 — передний дворик;
4 — задний дворик; 5 — воздушная полость; 6 — основная клетка эпидермы;
7 — кутикула; 8 — хлоропласты

этого протопласты этих клеток содержат хлоропласты. Эти структурные особенности замыкающих клеток позволяют устьицу открываться и закрываться. На свету в процессе фотосинтеза в замыкающих клетках повышается концентрация сахаров, в результате чего в них увеличивается осмотическое давление. За счет всасывания воды из основных клеток эпидермы (фотосинтез в них не проходит) объем замыкающих клеток значительно возрастает и тонкие участки стенки сильно растягиваются, увлекая за собой ее утолщенный участок. Это приводит к значительному увеличению устьичной щели — устьице открывается. В темноте при прекращении фотосинтеза сахара покидают замыкающие клетки, концентрация клеточного сока в них снижается, а вслед за ней и осмотическое давление. Из-за потери воды замыкающие клетки приобретают первоначальный объем, и устьичная щель уменьшается — устьице закрывается.

Устьица обычно открыты на свету и при достаточной насыщенности тканей растения водой. Они очень эффективно регулируют *транспирацию* — выделение воды в парообразном состоянии. При полностью открытых устьицах транспирация идет с такой же эффективностью, как если бы эпидермы вовсе не было. Число устьиц на единице поверхности листа у разных растений сильно варьируется — от нескольких десятков до нескольких тысяч на 1 мм². У большинства культивируемых растений оно колеблется от 100 до 700.

Трихомы — различные по размерам, форме, строению и функциям одно- или многоклеточные выросты эпидермы. Трихомы бывают *кро-*

ющими и железистыми. Кроющие трихомы представлены *простыми* (яблоня, картофель), *ветвящимися* (коровяк) и *звездчатыми* (лох) *волосками* (рис. 67). В железистых волосках образуются различные вещества, которые могут выделяться в окружающую среду. Поэтому их рассматривают в составе *выделительных тканей*.

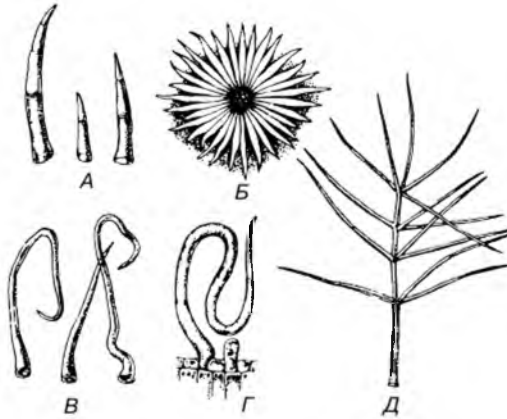


Рис. 67. Волоски (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):
 А — простые многоклеточные листья картофеля (*Solanum tuberosum*);
 Б — звездчатые листья лоха (*Elaeagnus sp.*), В — простые одноклеточные
 листья яблони (*Malus sp.*); Г — то же листьев хлопчатника (*Gossypium sp.*);
 Д — ветвистые многоклеточные листья коровяка (*Verbascum sp.*)

Отмершие волоски обычно заполняются воздухом и защищают растение от сильной инсоляции, излишнего испарения воды и колебаний температуры. Особенно сильным опушением отличаются высокогорные растения (эдельвейс). Отмершие волоски эпидермы семян хлопчатника достигают длины 6 см и используются текстильной промышленностью. Волоски способствуют *распространению* плодов (одуванчик) и семян (ива, тополь). Жесткие и густые волоски способны защитить растения от насекомых-вредителей.

Кроме волосков у эпидермы образуются *эмергенцы*, в формировании которых участвуют не только клетки эпидермы, но и более глубоко лежащие ткани (субэпидермальные). К эмергенцам относят шипы ежевики, крыжовника, малины, шиповника.

Эпидерма обычно живет лишь один вегетационный период. В конце лета — начале осени она замещается образовавшейся под ней *феллемой* (*пробкой*). У некоторых тропических растений (бегония, фикус), живущих в условиях непостоянной обеспеченности водой, эпидерма

может состоять из нескольких слоев клеток (2–15). Предполагают, что многослойная эпидерма выполняет водозапасающую функцию. От многослойной эпидермы следует отличать *гиподерму* — слой клеток, прилегающих к эпидерме изнутри, но возникающий независимо от нее и отличающийся по строению от глубже лежащих тканей. Гиподерма усиливает защитные и механические свойства эпидермы.

Феллема (пробка). Феллему — вторичную покровную ткань — образует *вторичная латеральная меристема* — *феллоген* («пробковый камбий»). Он возникает из клеток фотосинтезирующей паренхимы, располагающихся непосредственно под эпидермой (бузина) или глубже (вишня, малина, смородина), реже — из клеток самой эпидермы (груша, ива) (рис. 68, А). Как правило, феллоген закладывается в стеблях побегов древесных растений в середине лета. Клетки феллогена делятся параллельно поверхности стебля (тангентально), образуя наружу от себя несколько слоев (2–25) клеток покровной ткани феллемы, а внутрь — один-два (редко больше) слоя клеток фотосинтезирующей паренхимы — *феллодермы* (рис. 68, Б, В). Феллема (покровная ткань), феллоген (боковая меристема) и феллодерма (фотосинтезирующая паренхима) — три разные по функциям *простые* ткани — вместе представляют собой *единый покровный комплекс тканей* — *перидерму*. В учебной ботанической литературе можно встретить и иное толкование термина «перидерма». Одни авторы называют ее *сложной* тканью. Другие, подчеркивая нелогичность трактовки перидермы как ткани, предлагают определять ее как *анатомо-топографическую зону*.

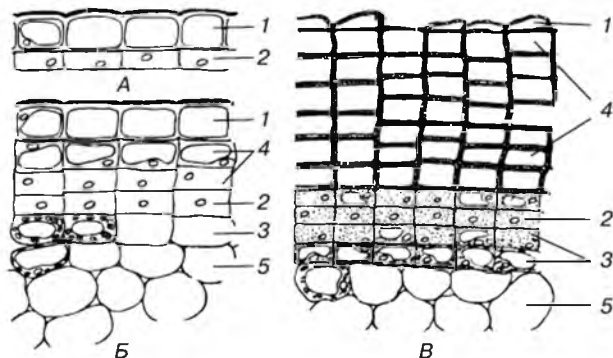


Рис. 68. Образование перидермы (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

А — заложение феллогена; Б — формирование феллемы и феллодермы;

В — опробковение стенок и отмирание протопласта у клеток феллемы;

1 — эпидерма; 2 — феллоген; 3 — феллодерма; 4 — феллема;

5 — основная паренхима

Функции перидермы определяются феллемой (пробкой), представляющей ее основную часть. Клетки феллемы плотно сомкнуты — межклетники не выражены. Стенки образовавшихся клеток быстро утолщаются. Формирующиеся при этом вторичные стенки состоят из чередующихся слоев *суберина* и *воска*, не пропускающих воздух и воду. В результате этого протопласты клеток отмирают и разрушаются — клетки оказываются заполненными воздухом. В процессе замены эпидермы пробкой первоначально зеленый цвет стебля побегов изменяется на коричневый. Побеги, у которых к зиме сформировалась многослойная пробка, считаются *вызревшими* и готовыми к зимовке. Заполненные воздухом клетки феллемы имеют низкую теплопроводность и более эффективно по сравнению с эпидермой защищают растение от потери воды и перепадов температур, что особенно актуально в зимний период.

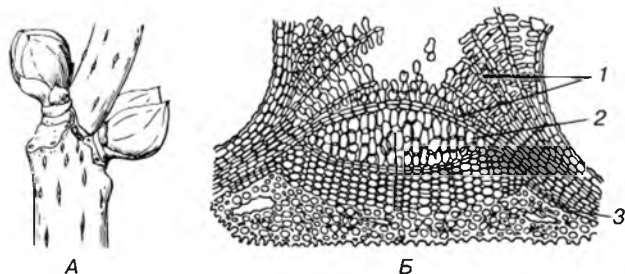


Рис. 69. Чечевички (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003; Т.И. Серебряковой и др., 2006):

А — внешний вид чечевичек на ветке бузины (*Sambucus sp.*);

Б — строение чечевички черешни (*Cerasus avium*):

1 — замыкающий слой; 2 — выполняющая ткань; 3 — феллоген

Газообмен и транспирация через перидерму осуществляются с помощью чечевичек. *Чечевички* представляют собой участки перидермы с рыхло расположенными паренхимными клетками (рис. 69). Формирование чечевички начинается весной, когда феллоген в некоторых местах (обычно там, где были устьица у эпидермы) начинает вместо клеток пробки образовывать очень рыхло расположенные паренхимные клетки — *выполняющую ткань* чечевички. Под напором этих клеток располагающиеся над ними слои пробки разрываются, обеспечивая прохождение по межклетникам выполняющей ткани газов и водяных паров. На поверхности стебля молодых побегов древесных растений чечевички выглядят как небольшие бугорки округлой или вытянутой (чечевицеобразной) формы, с чем связано, очевидно, их название. Все

лето чечевичка функционирует, а осенью феллоген перекрывает ее, образуя под ней слой пробки — *закрывающий слой*. Весной этот слой пробки снова будет разорван образующимися клетками выполняющей ткани. Таким образом, в отличие от устьица с его *суточным ритмом* работы у чечевички ритм работы *сезонный* — она открывается весной и закрывается осенью.

По мере утолщения ветвей дерева чечевички могут растягиваться: у осины они становятся ромбовидными, у березы — в виде штрихов. У березы клетки пробки заполнены белым смолоподобным веществом — бетулином, придающим перидерме (бересте) белый цвет.

У древесных голосеменных и двудольных растений перидермой покрыты *ветви, стволы, корни, почечные чешуи*. У двудольных трав она образуется на *корнях, корневищах, клубнях*. Проведенные недавно исследования показали, что перидермой могут быть покрыты и зрелые плоды позднеспелых сортов яблони — яблоки, чем, очевидно, и объясняется их лучшая сохранность в период хранения.

Степень сформированности перидермы оказывает влияние на сохранность овощей. Корнеплоды моркови с тонким слоем пробки из-за опасности высыхания рекомендуется хранить в песке. От толщины пробкового слоя зависит сохранность побеговых клубней картофеля. У клубней позднеспелых сортов пробковый слой толще. У молодых растущих клубней пробку легко снять — тонкостенные клетки феллогена рвутся, обеспечивая ее отрыв. В зрелых, закончивших рост клубнях феллоген полностью дифференцируется в постоянные ткани, и перидерма с них уже не снимается. А в период хранения перидерма надежно защищает вызревшие клубни картофеля от проникновения в их ткани патогенных организмов. В отличие от клубней картофеля клубни топинамбура покрыты эпидермой и в выкопанном виде хранятся очень плохо — они высыхают и загнивают.

В промышленных масштабах используют пробку средиземноморского пробкового дуба. Первую высококачественную пробку срезают с тридцатилетних деревьев, а затем делают это через каждые 10–15 лет. Лучшей считается пробка, получаемая от марокканских дубов. В нашей стране в народных промыслах широко используют перидерму березы — бересту.

У некоторых деревьев (бук, осина, платан, эвкалипт) стволы покрыты перидермой в течение всей жизни растений. У большинства же из них на смену перидерме приходит третичный покровный комплекс *ритидом*, или *корка*. У стволов яблони она формируется на восьмой — десятый год жизни, березы, дуба, сосны — на 20–25-м году.

Ритидом, или **корка**, образуется в результате формирования в коровой части стволов нескольких перидерм, каждая из которых находится глубже предыдущей (рис. 70). Располагающиеся между ними живые ткани коры, изолированные мертвой пробкой, также отмирают. Таким образом, корка представляет собой совокупность нескольких перидерм с находящимися между ними вынужденно отмершими тканями коры.

Различают два типа корки: кольцевую и чешуйчатую. **Кольцевая корка** образуется, когда каждая из перидерм полностью опоясывает ствол, отрезая от коры цилиндрические участки. Кольцевая корка периодически сбрасывается на всем протяжении ствола. Это важно для древесных лиан (винограда, лимонника, жимолости каприфоли), так как при сбрасывании корки уменьшается их масса.

Чешуйчатая корка формируется, если перидермы закладываются не по всей окружности ствола, а отдельными полудугами. Это наиболее распространенный тип корки.

По мере утолщения ствола не способная растягиваться мертвая корка растрескивается и ее наиболее старые внешние участки постепенно сбрасываются. Корка надежно предохраняет стволы, старые ветви и корни деревьев от механических повреждений и лесных пожаров. Особенно надежна в этом отношении корка деревьев-великанов — секвойи и секвойядендрона, толщина которой может достигать 30 см.

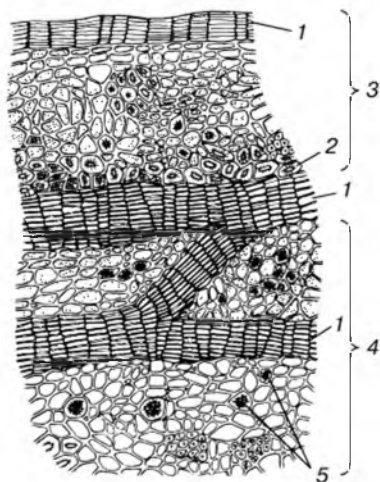


Рис. 70. Корка дуба (*Quercus sp.*) (по Т.И. Серебряковой и др., 2006, с изм.): 1 — перидерма; 2 — волокна; 3 — первичная кора; 4 — вторичная кора; 5 — друзы оксалата кальция

6.2.3.2. Поглощающие ткани

Поглощающие, или всасывающие, ткани представлены *ризодермой* и *веламеном*.

Ризодерма, или **эпibleма**, — первичная однослойная ткань. Она представляет собой наружный слой клеток молодых участков корней. Основная функция ризодермы — поглощение (всасывание) из почвенных растворов воды с растворенными в ней минеральными веществ-

вами. Через ризодерму из корня в почву могут выделяться некоторые вещества, например кислоты, которые, воздействуя на субстрат, делают его более пригодным для жизнедеятельности корней.

Плотно сомкнутые клетки ризодермы тонкостенные, с вязкой цитоплазмой и большим числом митохондрий. Поглощающая поверхность ризодермы многократно увеличивается (в 10 раз и более) за счет образования *корневых волосков*. Корневой волосок представляет собой вырост клетки ризодермы длиной 1–3 мм (до 8 мм). При формировании корневого волоска наружная стенка клетки выпячивается и ядро перемещается в его растущую верхнюю часть. У одних растений все клетки ризодермы образуют корневые волоски, у других — уже на ранних этапах развития ризодермы выделяются клетки двух типов: способные образовывать корневые волоски *трихобласты* и не способные к этому *атрихобласты*.

Веламен представляет собой многослойную ткань, покрывающую поверхность воздушных корней однодольных *растений-эпифитов* (орхидеи, бромелии). В результате быстрого отмирания протопластов плотно сомкнутые разные по форме клетки веламена заполнены воздухом, который во время дождей может замещаться водой. Вода поступает в клетки веламена не осмотическим путем (в них нет протопласта), а капиллярным — через крупные поры и перфорации в стенках наружных клеток. Стенки клеток веламена имеют сетчатые или спиральные утолщения, придающие им жесткость и предотвращающие их смыкание.

Как поглощающие ткани можно рассматривать всасывающий слой клеток *щитка* (видоизмененной семядоли) зародыша злаков и внутренней поверхности ловчих аппаратов насекомоядных растений, а также *гаустории (присоски)* растений-паразитов.

6.2.3.3. Ассимиляционные ткани

Главная функция ассимиляционных тканей — *фотосинтез*. Поэтому их еще называют *фотосинтезирующими паренхимами*. Располагаются они в листьях и в стеблях молодых побегов под прозрачной эпидермой, а также в цветках и плодах. Фотосинтезирующую паренхиму можно встретить и в воздушных корнях *растений-эпифитов* (орхидей), и корнях водных растений, т.е. корнях, которые развиваются на свету. Именно эти ткани придают зеленую окраску листьям и стеблям. Ассимиляционную паренхиму стебля называют *хлоренхимой*, листа — *мезофиллом*. В верхней части листовой пластинки обычно располагается *столбчатый*, или *палисадный*, *мезофилл*, состоящий из плотно сомкну-

тых клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности листа и располагающихся в один или несколько рядов; в нижней части пластинки сосредоточен *губчатый мезофилл*, отличающийся более или менее изодиаметрическими клетками и большим числом крупных *межклетников*.

Фотосинтезирующие паренхимы *первичны по происхождению* и имеют простое строение. Они состоят из относительно однородных паренхимных клеток с тонкими стенками. В постенном слое цитоплазмы много хлоропластов, общий объем которых может достигать 80% объема протопласта. В зависимости от условий освещенности хлоропласты могут перемещаться в цитоплазме, занимая наиболее оптимальное положение (недостаточное или избыточное освещение тормозит процесс фотосинтеза). Иногда увеличение поверхности постенного слоя цитоплазмы, а следовательно, и числа хлоропластов в клетках мезофилла листа достигается образованием вдающихся внутрь клетки складок ее стенки. Это можно наблюдать у многолетних игловидных листьев (хвоинок) сосны. Такой мезофилл называют *складчатым*.

6.2.3.4. Запасющие ткани

К накоплению запасных веществ способны все живые клетки растения. Когда же запасаящая функция является для клеток ткани основной, говорят о *запасяющих тканях* (*запасяющих паренхиммах*). Запасяющие паренхимы могут быть *первичными* и *вторичными* по происхождению. Они состоят из живых тонкостенных изодиаметрических клеток, особенности строения которых зависят от типа запасных веществ. Если это *крахмал*, то клетки содержат много *лейкопластов* (*амилопластов*, или *крахмальных зерен*); если *сахара* или *инулин*, то в клетках есть крупная *вакуоль*, а если *белок* — много мелких вакуолей, образующих со временем *алейроновые зерна*. В качестве запасного вещества в стенках клеток может откладываться *гемиллюлоза* (у семян финиковой пальмы).

У *растений-суккулентов*, обитающих в засушливых местах (агава, алоэ, кактусы), в клетках запасяющей паренхимы накапливается вода. В этом случае в вакуолях водоносных клеток часто содержатся *слизи*, обладающие высокой водоудерживающей способностью.

В запасяющих тканях растений накапливаются вещества, широко используемые человеком. Пищевые сортовые растения обычно отличаются очень хорошо развитыми запасящими паренхимами, находящимися в разных их органах. В запасяющей паренхиме *корнеплодов* моркови, редьки, репы, свеклы, *корневых клубней* батата, *кочанов* капусты, *луковиц* лука, стеблей сахарного тростника накапливаются сахара;

в *побеговых клубнях* стахиса и топинамбура — инулин, в таких же *клубнях* картофеля, *зерновках* кукурузы, пшеницы, риса и других культивируемых злаков — крахмал. Благодаря усилиям селекционеров в запасющих тканях *семянков* масличных сортов подсолнечника содержится более 50% масла — намного больше, чем у их дикорастущих родственников.

6.2.3.5. Аэренхима (воздухоносная ткань)

В растениях довольно часто встречается ткань с большим числом очень крупных межклетников — *аэренхима* (рис. 71). Соединяясь между собой, ее межклетники образуют *единую вентиляционную сеть*. Поэтому эту ткань иногда называют вентиляционной. Газовый состав межклетников значительно отличается от состава атмосферного воздуха, так как клетки в процессе своей жизнедеятельности выделяют в межклетники одни газы и поглощают другие. От условий обитания и особенностей строения того или иного растения зависит характер циркуляции газов по межклетникам, обеспечивающий нормальную жизнедеятельность растительного организма. Проходя по всему телу растения от корней

до листьев, аэренхима выполняет вентиляционные и отчасти дыхательные функции, обеспечивая близлежащие ткани растения кислородом. Газы в аэренхиме перемешаются только путем *диффузии*. Аэренхиму можно рассматривать как модификацию паренхимы. Однако форма ее клеток очень разнообразна. Они могут быть округлыми (цветоножка кубышки), звездчатыми (стебель ситника) и др.

Аэренхима — первичная ткань. Ее клетки имеют тонкие первичные стенки, покрытые со стороны межклетников слизью, уменьшающей транспирацию. Вакуоли крупные, цитоплазма занимает постенное положение и содержит много мелких лейкопластов.

Аэренхима хорошо развита в органах водных и болотных растений:

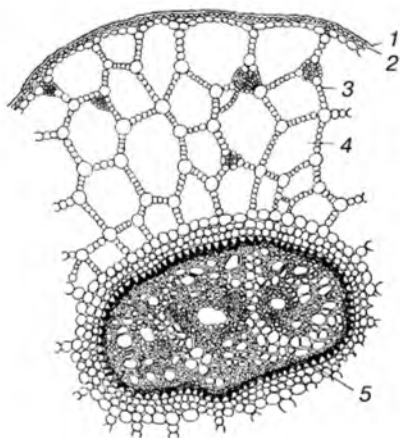


Рис. 71. Воздухоносная паренхима в стебле рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*) (по В.Х. Тутаяк, 1980):
1 — кутикула; 2 — эпидерма;
3 — клетки воздухоносной паренхимы; 4 — воздухоносная полость; 5 — эндодерма

в цветоножках кубышки, стеблях белокрыльника, пушицы, рдеста, ситника, корнях камыша. У водных растений аэренхима выполняет не только *вентиляционные функции*. Воздушные полости в стеблях и листьях уменьшают удельный вес растений, позволяя им свободно плавать в воде.

6.2.3.6. Механические ткани

Освоение растениями суши было связано с образованием у них специализированных *механических тканей*. Прочность этих тканей обусловлена либо повышенным *тургорным давлением (гидроскелетом)*, либо *прочностью стенок* их клеток. Механические ткани обеспечивают необходимую прочность органам растения, позволяя им занимать необходимое положение в пространстве и противостоять действию факторов внешней среды: ветру, снегу, вытаптыванию животными и т.д. Подвергаясь постоянным меняющимся нагрузкам, органы растений благодаря механическим тканям действуют подобно пружинам, возвращаясь в исходное состояние после снятия нагрузки. Механические ткани обычно выполняют свои функции только в сочетании с остальными тканями растения, образуя среди них жесткий каркас, или арматуру. Поэтому эти ткани называют *арматурными*. В корне и побеге механические ткани располагаются по-разному. У корня, испытывающего в основном *нагрузки на разрыв*, они сконцентрированы в центре; у стебля побега, подвергающегося *нагрузкам на излом и изгиб*, — по периферии.

Характерная особенность клеток механических тканей — сильно утолщенная клеточная стенка, которая сохраняет опорную функцию и после отмирания протопласта. У высших растений в ходе эволюции сформировались два типа механических тканей: колленхима и склеренхима.

Колленхима. Колленхима — первичная ткань, развивающаяся в побегах двудольных растений (у однодольных — редко). Обычно она располагается в виде сплошного тонкостенного цилиндра по периферии стебля или отдельными тяжами вдоль его ребер. Колленхима состоит из живых клеток — удлинённых, т.е. типично *прозенхимных*. Основной их объем занимает центральная вакуоль, в постенной цитоплазме много хлоропластов, благодаря чему колленхима фотосинтезирует, но менее активно, чем хлоренхима.

Прочность колленхимы обусловлена главным образом тургором ее клеток. Дополнительную прочность ей придают неравномерно утолщенные стенки клеток. В утолщенных участках стенок слой целлюлозы

чередуются с сильнообводненными слоями, богатыми гемицеллюлозой и пектинами. Долго растущие, с целлюлозными стенками, клетки колленхимы не только придают необходимую прочность молодым органам растения, но и, что особенно важно, не сдерживают их дальнейшего роста.

В зависимости от характера утолщения стенок и особенностей их соединения различают уголковую, пластинчатую и рыхлую колленхиму (рис. 72). *Уголковая колленхима* имеет стенки, утолщенные в углах клеток. Утолщения трех, четырех или пяти соседних клеток сливаются, образуя трех-, четырех- и пятиугольники. Этот вид колленхимы обычно встречается под эпидермой над главной жилкой листа, по ребрам травянистых стеблей (стебли георгины и тыквы, черешки листьев свеклы и др.).

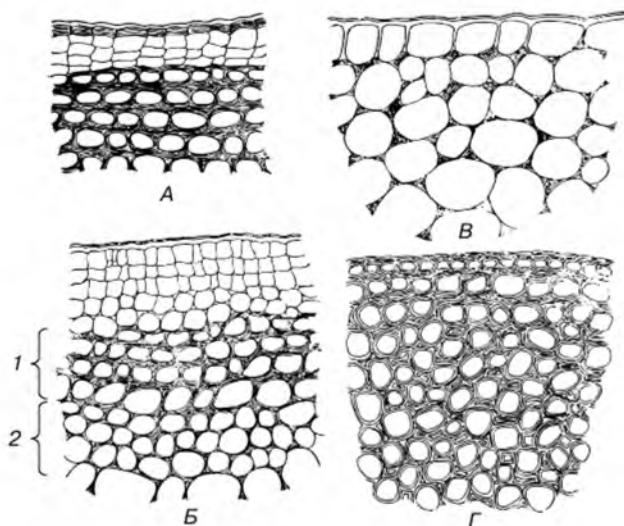


Рис. 72. Типы колленхимы (по В.Х. Тутаюк, 1980):

- А — пластинчатая колленхима побега дуба черешчатого (*Quercus robur*);
 Б — пластинчатая (1) и уголковая (2) колленхимы в стебле баклажана (*Solanum melongena*); В — уголковая колленхима в черешке листа бегонии (*Begonia sp.*);
 Г — рыхлая колленхима в черешке листа лопуха (*Arctium sp.*)

Пластинчатая колленхима отличается утолщением стенок, параллельных поверхности органа (тангентальных), и чаще встречается в виде сплошного тонкостенного цилиндра по периферии стебля (баклажан, клевер, подсолнечник и др.).

Рыхлая колленхима — ткань с крупными межклетниками. Утолщаются лишь те части стенок ее клеток, которые к ним прилегают. Рыхлая

колленхима образуется в черешке листьев баклажана и лопуха большого, в стебле ваточника. Она более типична для побегов болотных и водных растений.

Склеренхима. *Склеренхима* отличается от колленхимы тем, что состоит из клеток с равномерно утолщенными, обычно одревесневшими стенками и рано отмирающим протопластом. Таким образом, склеренхима выполняет свои механические функции, будучи уже мертвой тканью. Механические ее свойства полностью обусловлены прочностью клеточных стенок, толщина которых может занимать до 90% площади поперечного сечения клетки.

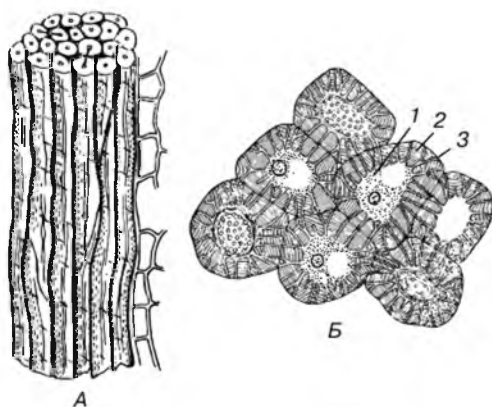


Рис. 73. Склеренхима (по В.Х. Тутаяк, 1980, с изм.):

А — волокна склеренхимы; Б — склереиды косточки незрелого плода алычи растопыренной (*Prunus cerasifera*): 1 — цитоплазма; 2 — утолщенная вторичная стенка; 3 — ветвистый поровый канал

Склеренхима — *первичная* или *вторичная* ткань, свойственная большинству семенных и высших споровых растений. Выделяют два типа клеток склеренхимы: *волокна* — длинные веретеновидные клетки и *склереиды* — клетки паренхимной формы (округлые, удлинённые, ветвистые) (рис. 73). *Склеренхимные волокна* обеспечивают сохранение целостности органов растений при воздействии на них нагрузок на разрыв, сжатие, изгиб. Прочность волокон близка к прочности стали и обусловлена тем, что фибриллы целлюлозы располагаются в их стенках, винтообразно закручиваясь. Концы волокон могут быть заостренными (лен), тупыми (крапива), ветвистыми (конопля).

Склеренхимные волокна могут располагаться в растении в виде отдельных клеток (*элементарное волокно*) или, соединяясь друг с дру-

гом (по 10–50), образовывать пучок волокон (*техническое волокно*). Для получения волокна используют стебли рами с длиной волокон до 40 см (!), льна (4–6 см), кендыря (5 см), конопли (до 4 см), кенафа (12 мм). Волокна из побегов растений выделяют с помощью вымачивания («мочки») или механическим путем. Лучшие результаты дает вымачивание, при котором окружающие волокна паренхимные ткани разрушаются бактериями. Получаемые из двудольных растений волокна используют обычно для изготовления тканей. Из листовых волокон однодольных растений (абака, новозеландский лен, сизаль) делают канаты, веревки, маты.

Склереиды — паренхимные клетки первичного происхождения — могут располагаться в растении плотными группами или поодиночке. Это мертвые клетки с очень толстыми одревесневшими клеточными стенками. Стенки настолько утолщены, что соседние поровые каналы могут сливаться друг с другом, образуя ветвистые поровые каналы. Склереиды могут быть представлены каменистыми клетками и ветвистыми клетками. *Каменистые клетки*, или *брахисклереиды*, — располагающиеся группами изодиаметрические клетки. Из них состоят косточки абрикоса, вишни, сливы, околоплодник ореха лещины. Встречаются они и в мякоти сочных плодов айвы, груши, рябины, среди тонкостенных клеток корней хрена. При созревании плодов у некоторых сортов груш можно наблюдать *раздревеснение* клеточной стенки каменистых клеток. *Ветвистые клетки*, или *астросклереиды*, отличаются многолучевой звездообразной формой. Как правило, они встречаются поодиночке среди клеток других тканей (как *идиобласты*) в листьях камелии, маслины, чая, в стеблях побегов водных растений, где выполняют опорную функцию.

6.2.3.7. Проводящие ткани и комплексы

Проводящие ткани обеспечивают передвижение веществ по телу растения. Возникли они вследствие приспособления растений к жизни на суше, когда у них четко обособились два полюса питания: *почвенный* и *воздушный*. В связи с этим появилась необходимость обеспечивать транспорт веществ в двух противоположных направлениях. От корней к побеговой системе растениям нужно проводить воду с растворенными в ней минеральными солями (*восходящий ток веществ*). Из побегов к корням, обеспечивая их рост, необходимо транспортировать органические вещества, образованные листьями в процессе фотосинтеза (*нисходящий ток веществ*). Ткани, обеспечивающие восходящий ток веществ, представлены *трахеальными элементами*, а нисходящий ток —

ситовидными элементами. При изучении проводящих тканей следует учитывать, что понятия «восходящий ток» и «нисходящий ток» довольно условны. Например, у *ампельных растений* со свешивающимися вниз побегами эти понятия приобретут совершенно противоположное толкование: нисходящим будет ток воды с минеральными веществами, а восходящим — ток органических веществ от листьев к корням.

Проводящие ткани обеспечивают *дальний транспорт* веществ. На небольшие расстояния (например в пределах одной ткани) вещества могут перемещаться по симпласту и апопласту. Такое медленное и эффективное только на коротких расстояниях перемещение веществ называют *ближним транспортом*.

Трахеальные элементы. К трахеальным элементам относятся *трахеиды* и *трахеи (сосуды)*. *Трахеиды* представляют собой типично прозенхимные клетки с заостренными или округлыми концами, одревесневшими стенками и быстро отмирающим протопластом. Вода переходит из трахеиды в трахеиду только через *окаймленные поры*, сосредоточенные на их концах. Трахеиды встречаются у всех высших растений, но у большинства плаунов, хвощей, папоротников и голосеменных растений вода проводится только ими, т.е. они являются у этих растений единственной водопроводящей тканью.

Трахеи (сосуды) — многоклеточные трахеальные элементы. Они образованы вертикальным рядом клеток, каждая из которых представляет собой *членик сосуда*. Обычная длина сосуда — около 10 см. В соприкасающихся поперечных стенках члеников сосуда имеются сквозные отверстия — *перфорации*, через которые вода переходит из одного членика в другой. Поперечные (концевые) стенки члеников сосудов с перфорациями называют *перфорационными пластинками*. Наиболее совершенна *простая перфорация*, которая образуется в результате полного растворения поперечной стенки у членика сосуда и занимает почти всю площадь перфорационной пластинки.

По сосудам передвижение воды идет значительно легче и быстрее, чем по трахеидам. Сосуды сформировались в процессе эволюции из трахеид в результате уменьшения их длины, увеличения диаметра, замены пор на поперечных стенках перфорациями. Сосуды типичны для покрытосеменных растений. В виде исключения они встречаются у некоторых плаунов, хвощей и папоротников, а также голосеменных растений (класс Гнетовые).

По трахеальным элементам растворы могут перемещаться и в горизонтальном направлении — через окаймленные поры, имеющиеся в их боковых стенках, и через неутолщенные участки стенок. Так они

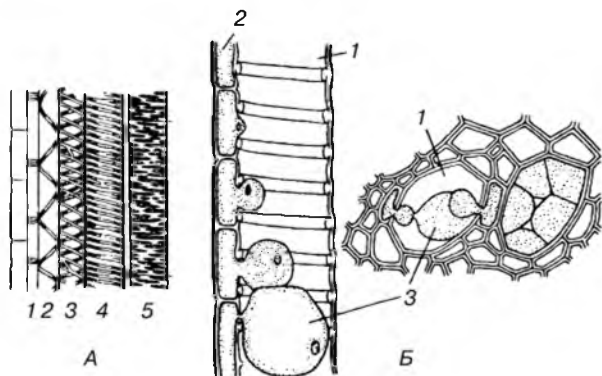


Рис. 74. Трахеальные элементы (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.): *А* — типы сосудов: кольчатый (1), спиральные (2–4), сетчатый (5); *Б* — закупорка сосуда (1) выростами клеток древесинной паренхимы (2) — тилами (3)

попадают из одного трахеального элемента в другой или в живые клетки соседних тканей. Вторичные стенки трахеальных элементов неравномерно утолщены, что придает им прочность. В зависимости от характера утолщений и формы окаймленных пор на боковых стенках выделяют *кольчатые, спиральные, лестничные и точечно-поровые* трахеальные элементы (рис. 74, *А*).

При образовании трахеальных элементов развитие клетки меристемы в трахеиду или членик трахеи проходит очень быстро (иногда в течение нескольких часов). На первых этапах онтогенеза этой клетки в ее протопласте много органелл, занимающихся построением клеточной стенки (ЭР, диктиосомы, микротрубочки). С ростом клетки ее боковые стенки значительно утолщаются, а на поперечных (*перфорационных пластинках*) образуются перфорации. Затем под действием гидролитических *ферментов* лизосом осуществляется лизис (растворение) всего протопласта. От мертвой клетки остается только стенка, а ее полость заполняется проводимыми растворами (рис. 75).

Трахеальные элементы могут функционировать достаточно долго, но не бесконечно. Рано или поздно их полости закупориваются различными веществами. У трахеид хвойных они заполняются *живицей* (раствором смол в эфирных маслах), у лиственных пород — минеральными или органическими веществами. У ряда лиственных деревьев (например робинии, или белой акации) в полость трахеальных элементов через поры врастают расположенные рядом клетки паренхимы, образуя пузыревидные *тилы*, перекрывающие ток веществ (рис. 74, *Б*).

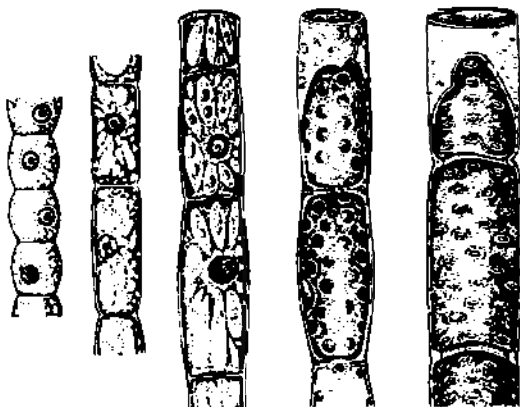


Рис. 75. Формирование члеников сосуда
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999)

После того как сосуды перестают проводить воду, они выполняют только опорные функции.

Ксилема, или древесина. В проведении воды с растворенными в ней минеральными веществами участвуют не только проводящие ткани, представленные трахеидами и трахеями, но и другие ткани растения. Весь комплекс тканей, обеспечивающий восходящий ток веществ, называется *ксилемой*, или *древесиной*. В ксилеме находятся живые *клетки древесинной паренхимы* и *древесинные волокна*, которые выполняют в ней механические функции (их совокупность называют *либриформом*). По окружающей трахеальные элементы паренхиме идет *радиальный транспорт веществ*, в ее клетках накапливаются запасные вещества. Весной эти вещества, превращаясь в сахара, поступают в сосуды и по ним поднимаются к пробуждающимся почкам. Таким образом, весной сосуды, отступая от правил, проводят не воду, а растворы органических веществ — так называемую *посоку* (например всем известный березовый сок). Исходя из особенностей строения, ксилему называют либо *проводящим комплексом тканей*, либо *сложной тканью*.

По происхождению ксилема может быть *первичной* и *вторичной*. Первичную ксилему образует *прокамбий*, вторичную — *камбий*.

Несмотря на то что транспорт воды обеспечивают неживые трахеиды и сосуды, ксилема выполняет свою водопроводящую функцию только до тех пор, пока в ней содержатся живые клетки.

Ситовидные элементы. Ситовидные элементы представлены в теле растения ситовидными клетками и ситовидными трубками. В отли-

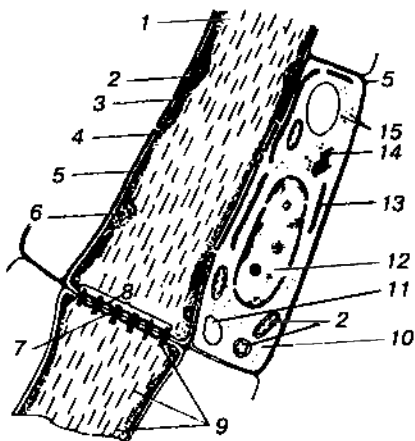


Рис. 76. Схема строения ситовидной трубки и клетки-спутницы (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):

- 1 — членик ситовидной трубки;
- 2 — митохондрия; 3 — гладкий ЭР; 4 — пристенный слой цитоплазмы; 5 — клеточная стенка;
- 6 — сложное крахмальное зерно;
- 7 — каллэза; 8 — ситовидная пластинка; 9 — Ф-белок;
- 10 — клетка-спутница; 11 — вакуоль;
- 12 — ядро; 13 — гранулярный ЭР;
- 14 — диктиосома; 15 — рибосома

чительно короче сосудов (150–300 мкм). Поперечные стенки члеников ситовидной трубки преобразованы в *ситовидные пластинки* с несколькими (реже одним) ситовидными полями с более широкими перфорациями. Если на ситовидной пластинке имеется несколько ситовидных полей, ее называют *сложной*, если только одно — *простой*. На боковых стенках члеников сохраняются ситовидные поля. Ситовидная пластинка обеспечивает лучший контакт между протопластами члеников ситовидной трубки, чем одиночные ситовидные поля на продольных стенках ситовидных клеток. Естественно, что транспорт ассимилятов по ситовидным пластинкам идет более активно. Рядом с каждым члеником ситовидной трубки находится клетка-спутница, тесно связанная с ним и структурно, и физиологически.

Онтогенез ситовидной трубки более сложен и интересен, чем у сосуда. Клетка меристемы, из которой образуется членик сосуда, делится

чие от трахеальных элементов они представлены живыми клетками, по протопластам которых осуществляется транспорт органических веществ (нисходящий ток). Ситовидными их называют потому, что в их стенках имеются группы мелких сквозных отверстий (перфораций), похожих на сито. Участок стенки с группой перфораций обычно бывает окружен утолщением в виде валика и называется ситовидным полем.

Ситовидные клетки — прозенхимные (сильно вытянуты в длину), с ситовидными полями, располагающимися по боковым стенкам. Это наиболее примитивные ситовидные элементы, характерные для высших споровых и голосеменных растений.

Ситовидная трубка — многоклеточная структура, представляющая собой вертикальный ряд удлинённых клеток — ее члеников (рис. 76). Ситовидные трубки зна-

продольно. Образовавшиеся две дочерние клетки сохраняют между собой тесную связь через плазмодесмы. Из более крупной из них развивается *членок ситовидной трубки*, а из другой — *клетка-спутница*. Клетка-спутница может поделиться еще раз, в результате чего число клеток-спутниц рядом с членком трубки увеличится до двух (иногда и до трех).

Клетка, из которой развивается членок трубки, растягивается, стенки ее слегка утолщаются, но остаются неодревесневшими. Поперечные стенки превращаются в ситовидные пластинки. Стенки пронизывающих их канальцев (перфораций) выстланы полисахаридом *каллёзой*. По канальцам проходят тяжи цитоплазмы из одного членка в другой. По мере развития членка ситовидной трубки в нем образуется крупная центральная вакуоль и цитоплазма начинает занимать постенное положение. В ней интенсивно образуются и накапливаются *флоэмные белки (Ф-белки)*, которые, сливаясь в тяжи, переходят из членка в членок через перфорации ситовидных пластинок. Позднее протопласт разрушается: исчезает ядро, клеточный сок сливается с цитоплазмой, в которой исчезают важнейшие органеллы — рибосомы и диктиосомы, распадается ЭР. При всем при этом клетка остается живой и способной проводить органические вещества.

Это оказывается возможным за счет деятельности клеток-спутниц, у которых активно функционируют все органеллы, в том числе крупное ядро с ядрышками, рибосомы и митохондрии. Роль последних особенно важна, так как транспорт веществ по ситовидным трубкам идет с затратами энергии, поставляемой клетками-спутницами. При гибели клетки-спутницы ее сестра — членок ситовидной трубки тоже быстро отмирает.

Осенью перфорации, пронизывающие ситовидную пластинку, полностью затягиваются каллёзой и ситовидная трубка перестает проводить вещества. У большинства растений этот процесс необратим, т.е. ситовидные трубки функционируют у них всего один вегетационный период и ежегодно заменяются новыми. Если каллёза, перекрывавшая перемещение веществ по канальцам ситовидной пластинки, весной растворится, деятельность ситовидной трубки может продлиться до двух (виноград) или тех-четырёх (липа) лет.

Ситовидные трубки как функционально наиболее совершенный тип проводящей ткани типичны только для покрытосеменных растений.

Флоэма, или луб. Ситовидные элементы (как и трахеальные) обычно не располагаются в теле растения сами по себе, а входят в состав проводящего комплекса тканей — *флоэмы, или луба*. По составу тканей фло-

эма близка к ксилеме: кроме проводящих тканей в ней представлены *лубяная паренхима* и *лубяные волокна*. Тонкостенные клетки паренхимы участвуют в ближайшем транспорте веществ или выполняют запасные функции. Лубяные волокна имеют опорное значение. Однако по набору гистологических элементов флоэма все же отличается от ксилемы наличием *клеток-спутниц*. Как и ксилему, флоэму можно рассматривать как *сложную проводящую ткань*.

Как и ксилема, флоэма может быть *первичной* или *вторичной* по происхождению, образуясь соответственно из прокамбия или камбия.

Понятия «флоэма» и «луб» — равнозначны, так же как понятия «ксилема» и «древесина». Но термины «луб» и «древесина» принято применять по отношению к древесным растениям. Совокупность тонкостенных неодревесневших элементов флоэмы называют мягким лубом, а совокупность ее толстостенных одревесневших элементов — твердым лубом.

Важно подчеркнуть, что в эволюции высших растений возникновение и развитие трахеальных элементов ксилемы и ситовидных элементов флоэмы шло параллельно. Одноклеточные трахеиды и ситовидные клетки преобразовались в многоклеточные проводящие структуры — сосуды и ситовидные трубки. Перфорации сосудов и перфорированные участки стенок члеников ситовидных трубок сконцентрировались на их поперечных стенках (да и сами эти стенки из косых стали горизонтальными). На поперечных стенках члеников (перфорационных пластинках) наиболее совершенных сосудов образовались простые перфорации, а наиболее совершенных ситовидных пластинок — простые ситовидные пластинки.

Проводящие пучки. В теле растения ксилема и флоэма, как правило, располагаются рядом, образуя так называемые *проводящие пучки* (рис. 77). Образуются они из *прокамбия*, закладывающегося в конусе нарастания корня и побега. Клетки прокамбия, располагающиеся ближе к периферии органа, дифференцируются в элементы первичной флоэмы, остальные — в элементы первичной ксилемы. Если все клетки прокамбия превращаются в клетки постоянных тканей, то дальнейший рост такого пучка невозможен и его по этой причине называют *закрытым пучком*. Закрытые пучки типичны для большинства споровых растений и для всех однодольных цветковых растений, встречаются они и в органах двудольных покрытосеменных (например в листьях). Однако у пучков, находящихся в корнях и стеблях побегов двудольных растений, между первичными ксилемой и флоэмой сохраняется слой клеток прокамбия. Из этих клеток образуется *вторичная латеральная*

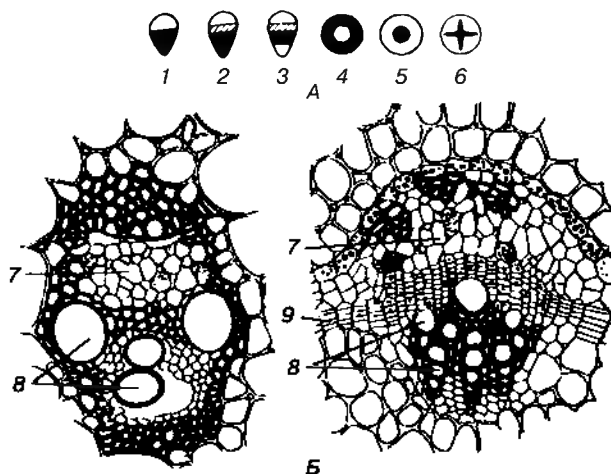


Рис. 77. Проводящие пучки (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):
 А — схемы проводящих пучков разных типов: 1 — коллатеральный закрытый;
 2 — коллатеральный открытый; 3 — биколлатеральный открытый;
 4, 5 — концентрические закрытые (4 — амфивазальный, 5 — амфикрибральный);
 6 — радиальный тетраархный. Флоэма — белая, ксилема — черная, камбий
 заштрихован; Б — закрытый (слева) и открытый коллатеральные пучки:
 7 — флоэма; 8 — ксилема; 9 — камбий

меристема — камбий. Клетки камбия делятся параллельно поверхности органа (тангентально), образуя снаружи от себя элементы вторичной флоэмы, а внутрь от себя — элементы вторичной ксилемы, в результате чего размеры проводящего пучка начинают увеличиваться. Такой способный к росту пучок называют *открытым*.

Выделяют несколько типов проводящих пучков, различающихся расположением ксилемы и флоэмы относительно друга друга. В наиболее часто встречающихся *коллатеральных* пучках ксилема и флоэма располагаются рядом (бок о бок), причем флоэма всегда снаружи от ксилемы. Эти пучки могут быть закрытыми и открытыми. В открытых *биколлатеральных* пучках, типичных для растений семейств Вьюнковые, Пасленовые, Тыквенные, кроме внешней флоэмы (первичной и вторичной) есть еще и внутренняя (первичная), находящаяся внутри от ксилемы. В закрытых *концентрических* пучках либо ксилема окружает флоэму (*амфивазальный пучок*), либо наоборот (*амфикрибральный пучок*). Концентрические пучки типичны для корневищ. В корнях всех растений образуются *радиальные пучки*, в которых ксилема и флоэма располагаются по радиусам. По числу участков (лучей) ксилемы

и флоэмы радиальные пучки бывают *диархные* (по два участка ксилемы и флоэмы), *тетрархные* (по четыре), *пентархные* (по пять) и *полиархные* (более пяти участков флоэмы и ксилемы). Для однодольных покрытосеменных растений характерны полиархные пучки, у двудольных чаще встречаются тетрархные и пентархные (диархные — редко).

6.2.3.8. Выделительные ткани

Выделительными называют ткани, которые выделяют вещества, исключаящиеся из дальнейшего обмена веществ, проходящего в растительном организме. Обычно это *конечные* или *побочные продукты метаболизма*, подлежащие либо выделению во внешнюю среду, либо изоляции внутри тела растения. Выделительные ткани сильно различаются по строению и местоположению в растениях. Химическая природа выделяемых ими веществ очень разнообразна, а о значении многих из них в жизни растений можно только догадываться. Какие-либо общие цитологические особенности этих тканей назвать трудно. Обычно это клетки с тонкими стенками, паренхимные или прозенхимные. Набор их органелл определяется спецификой выделяемых веществ. Например, в клетках, где идет синтез смол, каучука, эфирных масел, хорошо развит ЭР, а где синтезируются слизи — много диктиосом.

Выделяемые растениями вещества представлены эфирными маслами, смолами, бальзамами и даже каучуком. Назначение эфирных масел заключается в привлечении насекомых-опылителей, отпугивании травоядных животных, уменьшении прозрачности и теплопроводности воздуха с целью защиты растений от перегрева и излишней транспирации. Смолы и бальзамы могут предотвращать загнивание тканей растения. Роль каучука в жизни растений до настоящего времени не ясна.

Растения могут выделять воду, соли, сахара (например в составе нектара). Образующиеся в процессе метаболизма ядовитые вещества (например оксалат кальция, алкалоиды, гликозиды) изолируются во внутренних структурах.

Процесс отделения выделяемых веществ от протопласта называют *секрецией*, а сами эти вещества — *секретами*. Нужно подчеркнуть, что термин «секреция» здесь применяется в широком его значении, включая *экскрецию* — выделение веществ за пределы организма.

Выделительные ткани делят (достаточно условно) на две группы в зависимости от того, выделяют ли они секретируемые вещества во внешнюю среду или оставляют их в своем теле.

Наружные выделительные структуры. Эти структуры представлены железистыми волосками, желёзками, нектарниками, осмофорами,

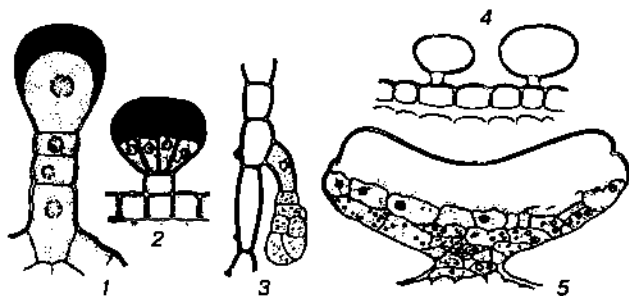


Рис. 78. Железистые волоски и пельтатная (щитовидная) желёзка
(по Т.И. Серебряковой и др., 2006):

- 1 — волосок пеларгонии (*Pelargonium sp.*) с экскретом, выделенным в кутикулу;
2 — волосок розмарина (*Rosmarinus sp.*); 3 — волосок картофеля (*Solanum tuberosum*); 4 — пузырьчатые волоски лебеды (*Atriplex sp.*) с водой в вакуолях;
5 — пельтатная желёзка листа черной смородины (*Ribes nigrum*)

гидатодами и переваривающими желёзками. Все они эволюционно связаны с покровными тканями.

Железистые волоски и желёзки представляют собой многоклеточные трихомы (волоски) эпидермы (рис. 78). Они состоят из живых клеток, образующих их длинную одно- или многоклеточную ножку и такую же по строению округлую головку. Клетки головки выделяют секрет под покрывающую ее кутикулу. При повреждении кутикулы вещества вытекают наружу. После образования новой кутикулы процесс повторяется. Железистые волоски обычно выделяют эфирные масла (пеларгония, душистый табак и др.). Сидячие волоски с одноклеточной головкой, образующие мучнистый налет на листьях мари и лебеды, выделяют воду и соли. Желёзки отличаются от волосков очень короткой ножкой, образованной несекретирующими клетками, и многоклеточной головкой (имеют вид щитка на ножке). Желёзки типичны для лаванды, мяты, полыни, черной смородины.

Когда в формировании желёзок участвует не только эпидерма, но и клетки более глубоко лежащих (субэпидермальных) тканей, такие желёзки называют **эмергенцами** (например жгучие волоски крапивы).

Нектарники. Эти выделительные структуры очень разнообразны по форме (представлены дисками, чашами, головками, нитями и т.д.). Обычно они образованы клетками эпидермы, реже — и клетками субэпидермальных тканей и покрыты кутикулой. Нектарники состоят из живых клеток с густой цитоплазмой и высокой интенсивностью обмена веществ. Вырабатываемый ими нектар — водный раствор са-

харов (глюкозы, фруктозы и сахарозы), содержание которых сильно варьируется, с небольшой примесью белков, спиртов и ароматических веществ. К нектарникам могут подходить проводящие пучки.

Обычно нектарники образуются в цветках, но у ряда растений их можно обнаружить на цветоножках, осях соцветия, прилистниках и даже листьях (растения из семейства Яснотковые). У одних растений нектарники располагаются в цветке открыто и доступны для большинства насекомых (у сельдерейных), у других глубоко спрятаны и «обслуживают» только избранных (клевер). Нектароносные растения, охотно посещаемые домашними пчелами, называют медоносами (гречиха, донник, иван-чай, липа и др.).

Осмофоры представляют собой или специализированные клетки эпидермы, или особые желёзки, в которых синтезируются ароматические вещества. Эти вещества состоят из смеси сложных органических соединений, основу которой составляют эфирные масла, и придают цветкам растений разных видов их неповторимый индивидуальный аромат.

Гидатоды, или *водяные устьица*, в отличие от обычных устьиц выделяют капельно-жидкую воду с растворёнными в ней солями. Если в теле растения накапливаются избытки воды, через гидатоды осуществляется гуттация — выделение воды из внутренних тканей растения на его поверхность. Вода к гидатодам поступает по трахеидам, находящимся на концах проводящих пучков. Обычно гидатоды представлены устьицами, утратившими способность регулировать ширину устьичной щели (настурция, розь). Более сложное строение можно наблюдать, например, у гидатод, находящихся между зубцами края листа земляники и камнеломки. Здесь под гидатодой образуется многоклеточная ткань — эпитема, через которую проходит вода по пути из трахеиды к самому водяному устьицу. Эпитема играет очень важную роль — она предохраняет растение от проникновения в него патогенных микроорганизмов.

Переваривающие желёзки типичны для листьев насекомоядных растений (венериной мухоловки, непентеса, росянки и др.). В выделяемой ими жидкости содержатся пищеварительные ферменты и кислоты, способные расщеплять белки и другие органические вещества жертвы. Расщепление белков позволяет растениям получить столь необходимый для их нормальной жизнедеятельности азот.

Внутренние выделительные структуры. Внутренние выделительные ткани или отдельные секреторные клетки, находящиеся среди клеток других тканей (идиобласты), накапливают синтезированные вещества,

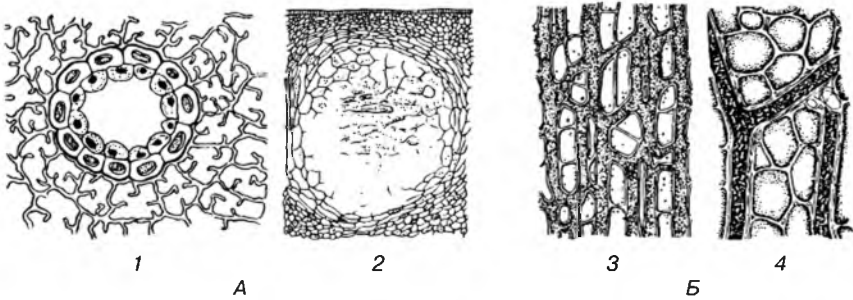


Рис. 79. Выделительные ткани (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):
 А — вместилища выделений на поперечном срезе: 1 — схизогенный смоляной
 ход хвоинки сосны (*Pinus sp.*); 2 — лизигенное вместилище в экзокарпии
 мандарина (*Citrus unshiu*); Б — млечники: 3 — членистый у латука (*Lactuca sp.*);
 4 — нечленистый у молочая (*Euphorbia sp.*)

не выделяя их за пределы растения. Эти вещества очень разные по химической природе. Особенно часто встречается оксалат кальция в виде друз, рафид и кристаллов. В тканях хвойных накапливаются смолы и бальзамы, у растений из семейства Бобовые — слизи, камеди и смолы. Внутренние выделительные структуры очень разнообразны по строению, наиболее часто они представлены секреторными вместилищами и млечниками.

Выделяют два типа секреторных вместилищ: схизогенные и лизигенные (рис. 79, А). *Схизогенные вместилища* возникают вследствие расхождения клеток и формирования большого межклетника, выстланного живыми эпителиальными клетками и заполненного выделяемыми ими веществами. К ним относятся смоляные ходы хвойных растений, а среди покрытосеменных растений — у представителей семейств Аралиевые, Астровые, Сельдерейные. *Лизигенные вместилища* образуются на месте группы клеток, растворившихся (автолизис) после накопления продуктов секреции. Лизигенные вместилища с эфирными маслами типичны для околоплодника плода цитрусовых — гесперидия, или померанца (апельсин, грейпфрут, лимон, мандарин).

Млечники (млечные трубки) могут быть нечленистыми и членистыми (рис. 79, Б). *Нечленистый млечник* представляет собой одну гигантскую живую клетку, которая, возникнув в зародыше, непрерывно растет, удлиняясь и ветвясь (молочайные, тутовые и др.). *Членистые млечники* формируются из многих клеток, у которых растворяются смежные стенки, а протопласты и вакуоли сливаются (астровые, колокольчиковые, маковые). В сформировавшемся млечнике протопласт занимает

постенное положение, а полость млечника заполнена *млечным соком* — *латексом*.

Латекс — эмульсия молочно-белого или (реже) оранжевого цвета. Его основу составляет клеточный сок, в котором находятся в растворенном или взвешенном состоянии углеводы (у астровых — сахара, у молочайных — крахмальные зерна), жиры, танины, слизи, каучук, эфирные масла. Среди каучуконосных растений (их более 12 тыс. видов) практическое значение имеет растущая в тропиках гевея — представитель семейства Молочайные. В ее латексе содержится до 50% каучука. В млечном соке опийного мака содержится до 20 алкалоидов, среди них — ценные для медицины морфин, кодеин, папаверин и др. *Опиум* называют затвердевший млечный сок незрелых коробочек опийного мака.

Одноклеточные внутренние выделительные структуры представлены также идиобластами или небольшой их группой в эпидерме, основной паренхиме, паренхиме флоэмы. *Масляные клетки* типичны для представителей семейств Кирказоновые, Лавровые, Перечные. После накопления большого количества масла их протопласт отмирает и разрушается, а клеточная стенка нередко опробковевает. *Слизевые клетки* заполнены слизью, образующейся в процессе химической трансформации всего протопласта; они характерны для кактусовых, липовых, мальвовых и др. *Мирозиновые клетки* заполнены ферментом *мирозином*; они встречаются в вегетативных органах капустных, перечных, резедовых. Фермент мирозин участвует в образовании горчичного масла. *Кристаллоносные клетки* обычны для вегетативных органов многих растений. Обычно они содержат кристаллы щавелевокислого кальция (оксалата кальция). Углекислый кальций откладывается в клетках в виде гроздевидных *цистолитов*. Цистолиты разной формы встречаются у растений семейств Бурачниковые, Крапивные, Тыквенные.

6.2.3.9. Основная паренхима

В теле растения большой объем занимает ткань, функции которой определить невозможно. Обычно она состоит из клеток с тонкой неодревесневшей стенкой, хорошо выраженной вакуолью и постенной цитоплазмой с обычным набором органелл. Из пластид здесь наиболее часто представлены лейкопласты.

У некоторых органов растения стенки клеток этой ткани могут утолщаться и одревесневать, выполняя, очевидно, механические функции (например в стебле клевера). Такую ткань с невыраженной морфолого-функциональной спецификой принято называть *основной паренхимой*.

Контрольные вопросы

Клетка. Чем растительная клетка отличается от животной? Какова роль пластид? Каково субмикроскопическое строение хлоропластов? Что такое крахмальные зерна? В чем заключается трансформация пластид? Какие функции выполняет ядро и ядрышки? Что называют кариотипом? Какие органеллы клетки принимают участие в образовании клеточной стенки? Чем вторичная клеточная стенка отличается от первичной? Что такое пора? Какие вещества вызывают видоизменения клеточной стенки? Каковы функции вакуоли? Что называют тургором и плазмолизом? Какие вещества входят в состав клеточного сока? Что такое алейроновые зерна? Какие запасные и биологически активные вещества растительной клетки используются человеком?

Ткани. Что такое ткань? Каковы функции меристем и принципы их классификации? Что понимают под тотипотентностью клеток? Какие органы растения покрыты эпидермой? На чем основан механизм работы устьиц? Как образуется перидерма и из каких тканей она состоит? Как образуется корка? Каково строение ризодермы? В чем заключаются особенности строения аэренхимы? Чем объясняется разное положение механических тканей в стебле и корне?

Как используются человеком волокна склеренхимы? Какие гистологические элементы входят в состав флоэмы и ксилемы? Как ксилема и флоэма используются человеком? Каковы функции выделительных тканей? Какие ценные для человека вещества содержатся в латексе?

Глава 7. АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

7.1. Анатомия корня

7.1.1. Апекс и зоны корня

Зоны корня. Рост корня осуществляется за счет деления клеток его апикальной меристемы — *апекса*, или *конуса нарастания*. Клетки апекса с тонкими первичными клеточными стенками защищены от возможных повреждений при контакте с почвой своеобразным защитным чехлом — *корневым чехликом*, или *калиптрой*. Так как клетки апекса постоянно делятся митозом, то эту зону корня называют *зоной деления* (рис. 80). Протяженность ее — около 1 мм. У большинства покрытосеменных растений инициальные клетки апекса располагаются в три ряда, от одной до четырех клеток в каждом. Эти ряды клеток называют

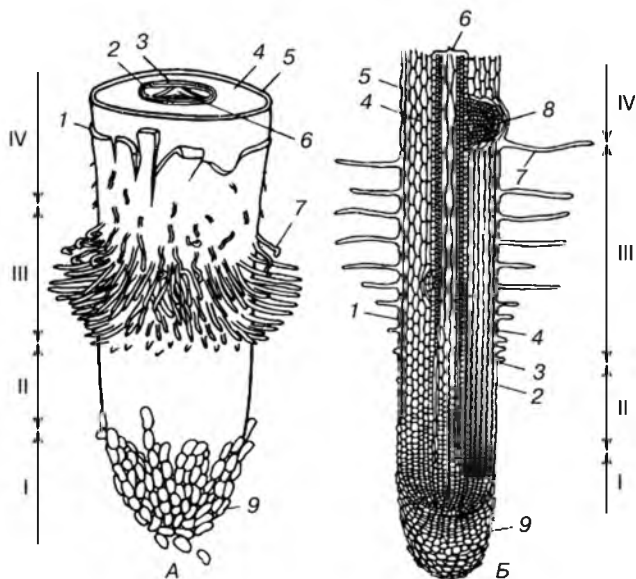


Рис. 80. Общий вид (А) и продольный срез (Б) верхушки корня
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):

- I — зона деления; II — зона растяжения; III — зона всасывания, или зона дифференциации; IV — зона проведения: 1 — ризодерма; 2 — перицикл;
3 — эндодерма; 4 — первичная кора; 5 — экзодерма; 6 — центральный цилиндр;
7 — корневые волоски; 8 — формирующийся боковой корень;
9 — корневой чехлик (калиптра)

гистогенами — зонами апекса, из клеток которых образуются определенные ткани корня. У большинства двудольных растений из самого наружного слоя инициалей — *протодермы*, или *дерматокалитрогена*, развиваются и корневой чехлик, и однослойная поглощающая ткань корня *ризодерма*, или *эпibleма*. Но у однодольных и некоторых двудольных растений наружный слой инициалей образует только корневой чехлик (калиптру), и поэтому его называют *калитрогеном*. Из клеток гистогена, занимающего в апексе среднее положение, — *основной меристемы*, или *перилемы*, развиваются ткани *первичной коры*, или *кортекса*. У однодольных и некоторых двудольных основная меристема дает начало и ризодерме. Из самого верхнего, занимающего в апексе центральное положение, гистогена — *прокамбия*, или *плеромы*, образуются ткани *центрального цилиндра (стелы)* корня.

Защищающий апекс корня корневой чехлик состоит из живых клеток, постоянно выделяющих слизь, которая облегчает продвижение

корня в почве. Эти клетки живут несколько дней, после чего отмирают и отслаиваются. Им на смену приходят новые клетки, образующиеся за счет деятельности дерматокалитрогена или (у однодольных) калиптрогена.

Над апексом располагается зона корня, в которой клетки перестают делиться и начинают активно расти, причем большей частью в длину — растягиваться вдоль оси корня, проталкивая его апекс в более глубоко лежащие слои корня. Из-за своеобразного роста клеток эту зону корня называют *зоной растяжения*; ее протяженность — несколько миллиметров.

Следующая зона корня — *зона всасывания*. Она хорошо отличается от остальных зон наличием корневых волосков — выростов клеток ризодермы. Название этой зоны отражает ее функции. Корневые волоски живут от пяти до семи дней и отмирают. В молодой части этой зоны им на смену постоянно образуются новые корневые волоски. Протяженность зоны всасывания — от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров.

Последняя, четвертая зона корня — *зона проведения*. Она начинается выше зоны всасывания — там, где исчезают корневые волоски, и охватывает всю остальную часть корня. По ней вода и растворенные в ней минеральные соли, поглощенные корневыми волосками, проводятся в побеговую систему растения.

Таким образом, у типичного корня четко выделяются четыре зоны: деления, растяжения, всасывания и проведения. Эти зоны корня выполняют разные функции и отличаются специфическим строением.

Процесс дифференциации образованных апикальной меристемой клеток начинается в зоне растяжения и заканчивается в зоне всасывания. Именно в этой зоне можно уже обнаружить все *постоянные первичные* (образованные первичной меристемой) *ткани* корня. Поэтому анатомическое строение корня в зоне всасывания называют *первичным*.

7.1.2. Первичное строение корня

При первичном строении корень состоит из трех анатомо-топографических зон — *ризодермы*, *первичной коры* и *центрального цилиндра* (рис. 81).

Ризодерма, или *эпиблема*, — поглощающая ткань, клетки которой образуют всасывающие корневые волоски (см. поглощающие ткани). Длительность функционирования ризодермы зависит от вида растения и условий внешней среды и обычно измеряется днями, редко — неделя-

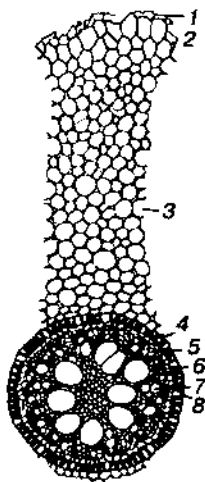


Рис. 81. Первичное строение корня на поперечном срезе (по В.Г. Хржановскому, 1976, с изм.):

- 1 — остатки ризодермы;
- 2 — экзодерма; 3 — мезодерма;
- 4 — эндодерма; 5 — перицикл;
- 6 — первичная флоэма;
- 7 — сосуды первичной ксилемы;
- 8 — пропускная клетка эндодермы

на) и характером расположения клеток. Экзодерму часто рассматривают как вид покровных тканей. Особенно велика ее роль в жизни корней однодольных растений.

Мезодерма первичной коры состоит из паренхимных клеток с обычно хорошо развитыми межклетниками (особенно у водных корней). В мезодерме корней некоторых пальм встречаются волокна и склереиды. Клетки мезодермы обеспечивают ризодерму пластическими веществами и участвуют в проведении поглощаемых ею веществ в радиальном направлении как по *симпласту*, так и по *апопласту*.

Эндодерма — самый внутренний слой клеток коры — выполняет очень важную роль, являясь своеобразным «таможенным барьером» между корой и центральным цилиндром, который осуществляет контроль за перемещением веществ между ними. Эндодерма состоит из одного ряда плотно сомкнутых клеток специфической формы — слегка вытянутых в радиальном направлении и квадратных в поперечном сечении. В молодых корнях у стенок ее клеток формируются утолщенные участки, опоясывающие клетки посередине в виде рамки, — *пояски*

ми. После отмирания старые клетки ризодермы сбрасываются.

Первичная кора. В первичной коре выделяют внешний слой клеток — *экзодерму*, основную многослойную массу клеток — *мезодерму* и внутренний слой клеток, примыкающий к центральному цилиндру, — *эндодерму*. Ко времени сбрасывания отмерших клеток ризодермы находящийся под ней внешний слой клеток первичной коры — *экзодерма* берет защитные функции на себя. Стенки ее плотно сомкнутых клеток опробковывают, а полости в результате отмирания протопласта заполняются воздухом. У некоторых пальм клетки экзодермы могут предварительно поделиться тангентальными перегородками, в результате чего она становится многослойной. Похожая на пробку экзодерма отличается от нее происхождением (развивается не из феллогена)

Каспари. Откладывающиеся в этих структурах вещества, химически сходные с *лигнином* и *суберином*, перекрывают транспорт веществ между первичной корой и центральным цилиндром по апопласту (совокупности клеточных стенок, срединных пластинок и межклетников). У голосеменных и двудольных покрытосеменных растений изменение строения стенок у клеток эндодермы этим и заканчивается.

У однодольных растений клетки эндодермы продолжают видоизменяться. Процессы утолщения, суберинизации и лигнификации распространяются на всю их стенку за исключением ее внешнего участка. В результате формируются подковообразные утолщения клеточной стенки, вызывающие отмирание протопласта клеток. Естественно, что такие изменения полностью лишают клетки эндодермы способности проводить какие-либо вещества. Однако некоторые клетки эндодермы сохраняют эту способность, так как остаются на стадии поясков Каспари. Их называют *пропускными клетками*. Как правило, они располагаются напротив лучей первичной ксилемы полиархного радиального пучка корня.

Видоизменения стенок клеток эндодермы, перекрывающие транспорт веществ через апопласт, имеют важное значение для всего растения. Ведь при перемещении веществ через протопласт клеток они два раза должны пройти через *плазмалемму* — при входе и при выходе из клетки. Являясь биологической мембраной, плазмалемма обладает важнейшим свойством — избирательной проницаемостью, т.е. она пропускает одни вещества, но задерживает другие. Это ее качество и определяет барьерную роль эндодермы в корне, которая в основе своей является защитной.

Центральный цилиндр (стела) формируется из *прокамбия*. Он состоит из *перицикла* и *радиального проводящего пучка*. Перицикл — первичная латеральная меристема, примыкающая к эндодерме и довольно долго сохраняющая меристематическую активность.

Радиальный проводящий пучок состоит из лучей первичной ксилемы и первичной флоэмы, которые закладываются и развиваются центростремительно — от периферии пучка к его центру. Так как ксилема обгоняет флоэму, то она первой занимает центр корня. Таким образом, *в центре корня любого растения всегда находится первичная ксилема* (исключения крайне редки).

Первые элементы флоэмы и ксилемы, возникающие около перицикла, называют соответственно *протофлоэмой* и *протоксилемой*. Более поздно возникающие их участки (располагающиеся ближе к центру корня) составляют *метафлоэму* и *метаксилему*.

Следует подчеркнуть, что флоэма начинает развиваться из прокамбия раньше ксилемы. Это объясняется тем, что именно по протофлоэме к апексу корня поступают пластические вещества, необходимые для его деятельности.

Занимая центр корня и расходясь от него в виде лучей, первичная ксилема на поперечном срезе корня выглядит в виде звезды. Между ее лучами находятся участки первичной флоэмы. Число лучей ксилемы (соответственно и участков флоэмы) в пучках разное: от одного (у некоторых папоротников) до 30 (в толстых корнях некоторых злаков, лилейных, пальм). Оно может варьироваться и у корней одного растения.

У папоротников, плаунов и хвощей, а также однодольных покрытосеменных растений первичное строение корня сохраняется в течение всей его жизни. У голосеменных и двудольных покрытосеменных в корнях очень рано начинают работать *вторичные латеральные меристемы*, в результате чего формируется совсем иное — *вторичное строение корня*.

7.1.3. Вторичное строение корня

Переход ко вторичному строению начинается с *образования камбия* из остаточного прокамбия, сохранившегося между участками ксилемы и флоэмы. Образовавшиеся камбиальные прослойки между ксилемой и флоэмой сначала изолированы друг от друга. Но вскоре клетки перicycle, находящиеся против лучей ксилемы (рядом с протоксилемой), начинают делиться и формируют дополнительные участки камбия, которые соединяют уже имевшиеся между собой. Так образуется сплошной камбиальный слой (*камбиальное кольцо*), полностью охватывающий всю первичную ксилему. Камбий *прокамбиального происхождения* начинает откладывать внутрь *вторичную ксилему*, а наружи — *вторичную флоэму*. Камбий *перициклического происхождения* не может образовывать ксилему и флоэму — он производит только паренхимные клетки, формирующие *радиальные лучи*. Поскольку камбий образует ксилемы намного больше, чем флоэмы, то довольно быстро угловатое камбиальное кольцо приобретает все более правильную форму (это хорошо видно на серии поперечных срезов корня) (рис. 82).

Чем дольше в корне функционирует камбий, тем больше будет диаметр корня. Однако обособление годовых приростов ксилемы (годовых колец) в многолетнем корне выражено намного слабее, чем в стебле многолетнего побега. По этой причине установить возраст корня по его анатомическому строению затруднительно.

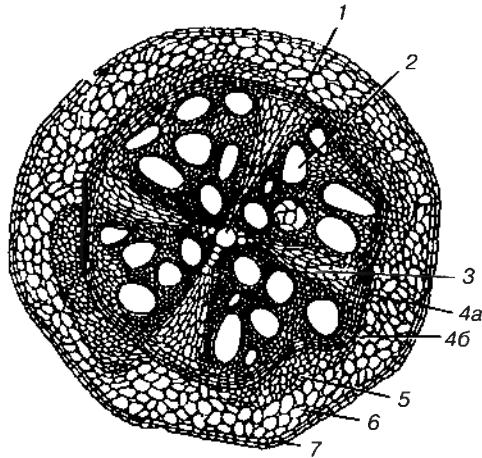


Рис. 82. Вторичное строение корня тыквы (*Cucurbita sp.*) на поперечном срезе (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):
 1 — первичная ксилема; 2 — вторичная ксилема;
 3 — паренхимный луч; 4 — камбий (а, б — соответственно перициклического и прокамбиального происхождения); 5 — вторичная флоэма;
 6 — первичная флоэма; 7 — перидерма

Переход ко вторичному строению сказывается и на судьбе первичной коры. Утолщение корня, происходящее в результате деятельности камбия, приводит к ее растрескиванию. Одновременно с образованием камбия перицикл снару́жи от себя откладывает *феллоген*, из которого быстро формируются *феллема* и *феллодерма*, т.е. развивается вторичный покровный комплекс — *перидерма*. Уже растрескавшаяся первичная кора теперь оказывается еще и изолированной мертвой пробкой от проводящих тканей. В результате всего этого первичная кора отмирает и сбрасывается — происходит так называемая *линька корня*. Это важное изменение в строении корня хорошо заметно по внешним признакам: корень становится более тонким, чем в зоне всасывания, а образование перидермы придает ему коричневатую окраску.

Таким образом, вторичное анатомическое строение корня возникает в результате образования камбия и феллогена и сбрасывания первичной коры. В центре корня вторичного строения находится первичная ксилема, окруженная вторичной ксилемой, которая пронизана радиальными паренхимными лучами, располагающимися против лучей первичной ксилемы. Далее идет камбий, а за ним вторичная и небольшие остатки сплюсненной первичной флоэмы. Вторичную флоэму

пронизывают радиальные лучи (значительно более широкие, чем в зоне вторичной ксилемы). Снаружи корень покрыт перидермой. Совокупность тканей корня, расположенных снаружи от камбия, и называют *вторичной корой*.

Естественно, что у многих метаморфозов корня наблюдаются определенные отклонения от его типичного анатомического строения. О некоторых из них уже упоминалось при рассмотрении внешнего строения метаморфозов корня. Подробнее остановимся на особенностях анатомии одного из них — наиболее важного в прикладном отношении.

7.1.4. Анатомия корнеплода

Корнеплоды наиболее широко выращиваемых растений — моркови, петрушки, свеклы, репы, редьки и других — представляют собой *метаморфозы корня вторичного анатомического строения*. Они покрыты перидермой, среди их тканей преобладают запасные паренхимы, а механические ткани развиты крайне слабо. У всех корнеплодов диархная первичная ксилема. Все корнеплоды делят на две группы: *монокамбиального* и *поликамбиального строения*. Корнеплоды, образующиеся у растений семейств Капустные и Сельдерейные, — монокамбиального строения, т.е. у них есть только одно камбиальное кольцо (рис. 83). Различия между ними состоят лишь в том, что у капустных (редька, репа, брюква, турнепс) в корнеплодах большее место занимает запасная паренхима ксилемы (*древесинная паренхима*), а в корнеплодах сельдерейных (пастернак, петрушка, морковь, сельдерей) — запасная паренхима флоэмы (*лубяная паренхима*).

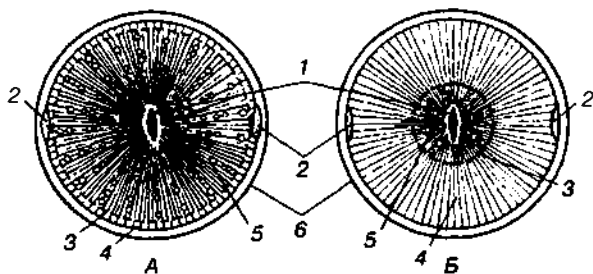


Рис. 83. Вторичное строение корней редьки посевной *Raphanus sativus* (А) и моркови посевной *Daucus sativus* (Б) на поперечном срезе (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

- 1 — первичная диархная ксилема; 2 — первичная флоэма; 3 — камбий;
4 — вторичная флоэма; 5 — вторичная ксилема; 6 — перидерма

К корнеплодам поликамбиального строения относится корнеплод свеклы (рис. 84). Особенность его строения заключается в следующем. Основной камбий в корнеплоде свеклы функционирует недолго. В дальнейшем утолщение корнеплода происходит за счет деятельности *дополнительных (добавочных) камбиев*. Первый из них образуется из перикамбия, а далее каждый добавочный камбий дает начало следующему. В результате последовательного формирования новых добавочных камбиев их число в корнеплодах урожайных сортов свеклы может достигать восьми и более.

Добавочные камбиальные кольца образуют небольшое число мелких открытых *коллатеральных пучков*, но главным образом — *запасную паренхиму*. Возникновение добавочных камбиальных колец связано с развитием *главного побега* растения. Установлена закономерность: число добавочных камбиев в корнеплоде свеклы приблизительно равно числу листьев у ее розеточного главного побега, деленному на два.

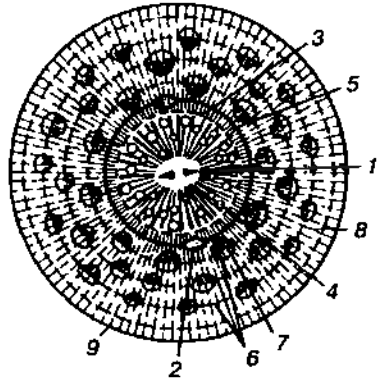


Рис. 84. Вторичное строение корня свеклы (*Beta sp.*) на поперечном срезе: 1 — первичная диархная ксилема; 2 — первичная флоэма; 3 — основной камбий, образующий вторичные ксилему (4) и флоэму (5); 6 — дополнительные камбии; 7 — проводящие пучки; 8 — запасающая паренхима; 9 — перидерма

7.1.5. Ветвление корней

У подавляющего большинства растений можно наблюдать *боковое ветвление корней*. Образование боковых корней у корня любого происхождения (главного, бокового или придаточного) происходит *эндогенно (внутриродно)* за счет деятельности *перикамбия* (рис. 85). Заложение боковых корней происходит вблизи от конуса нарастания — обычно в *зоне всасывания* (см. рис. 80). Причем в корнях двудольных растений (с ди-, три-, тетра- и пентархной ксилемой) они возникают напротив лучей первичной ксилемы, а в корнях однодольных с полиархной ксилемой — напротив участков первичной флоэмы. В результате боковые корни располагаются на корне предыдущего порядка (материнском корне) вертикальными рядами, число которых определяется строением его радиального пучка.

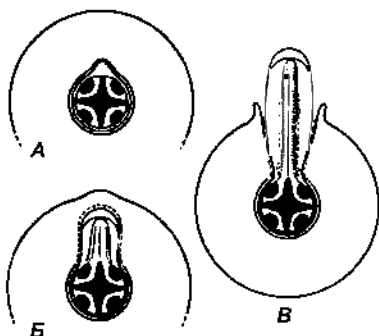


Рис. 85. Последовательные этапы формирования бокового корня (схема) (по Т.И. Серебряковой и др., 2006)

Первые этапы развития боковых корней проходят в первичной коре. На поверхность материнского их корня они выходят уже значительно выше зоны всасывания — в *зоне проведения*. Иногда у двудольных растений боковые корни появляются на старой части материнского корня — между ранее возникшими (еще функционирующими или уже отмирающими) корнями. В результате этого расположение боковых корней на материнском в виде правильных вертикальных рядов нарушается.

У некоторых растений корни не ветвятся, например у гиацинта.

7.1.6. Роль перицикла в корне

Выше уже упоминалось о той важной роли, которую играет перицикл в жизнедеятельности корня. Итак, перицикл в корне:

- образует камбий при переходе корня ко вторичному анатомическому строению;
- образует феллоген при переходе корня ко вторичному анатомическому строению;
- обеспечивает ветвление корня, формируя боковые корни;
- образует на корнях придаточные почки у корнеотпрысковых растений;
- участвует в формировании корнеплода поликамбиального строения.

7.2. Анатомия стебля

7.2.1. Строение апекса побега

Анатомическое строение стебля как осевой части побега соответствует выполняемым им функциям. В нем развита сложная система проводящих тканей, связывающая между собой не только все части побега, но и все органы растения. Механические ткани стебля обеспечивают выполнение им опорных функций. Стебель способен нарастать как в длину, так и в толщину за счет деятельности *верхушечных (апикальных)*, *боковых (латеральных)* и *вставочных (интеркалярных)* меристем.

Заложение новых структурных единиц побега — *метамеров* происходит благодаря деятельности его верхушечной меристемы — *апекса побега* (рис. 86, II). Во время формирования метамера происходит и заложение участков стебля — *узла* и *междоузлия*. При этом узлы выделяются раньше, а развитие междоузлий запаздывает.



Рис. 86. Конус нарастания побега (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.): I — схемы строения апексов с одной (А) и несколькими (Б) инициальными клетками: 1 — инициали; 2 — туника, 3 — корпус; II — формирование листовых зачатков на конусе нарастания сельдерея (*Apium sp.*)

В апексе побега семенных растений находится группа *инициальных клеток*, способных к делению неограниченно долго. Производные инициалей сохраняют способность к делению относительно недолго и различаются расположением в конусе нарастания и направлением плоскостей деления. Делящиеся перпендикулярно поверхности и увеличивающие поверхность апекса клетки наружных слоев называют *туникой*. Клетки, находящиеся под туникой и делящиеся во всех направлениях, называют *корпусом* (рис. 86, I). Как и в апексе корня, в апексе побега выделяют три основных *гистогена*: *протодерму*, *основную меристему* и *прокамбий*. Протодерма представляет собой производное внеш-

него слоя клеток апекса, а основная меристема и прокамбий — его более глубоко расположенных клеток. Зону апекса, в которой начинается формирование зачатков листьев в виде *листовых бугорков*, называют *инициальным кольцом*, или *периферической меристемой*. Именно на уровне инициального кольца происходит заложение и трех гистогенов побега. При образовании листового бугорка здесь же одновременно происходит закладка тканей стебля, с этим листом связанных.

Из протодермы формируется *эпидерма*, покрывающая стебель и листья побега.

Основная меристема, располагающаяся между протодермой и прокамбием, дает начало *первичной коре стебля*, а основная меристема, находящаяся внутри от прокамбия, образует паренхиму сердцевины.

Прокамбий может закладываться в апексе в виде отдельных тяжей — *пучков* или *сплошным тонкостенным цилиндром*. Прозенхимные клетки прокамбия, продольно делясь, дают начало *первичной ксилеме* и *первичной флоэме*, образующим *проводящий пучок*. В стебле и зачатке будущего листа — листовом бугорке или зачатке пазушной почки прокамбий закладывается одновременно. В дальнейшем он образует основу проводящей системы всего побега, связывающей листья, пазушные почки и стебель.

Строение стебля, сформировавшееся в результате деятельности первичных меристем апекса побега, называется *первичным*.

7.2.2. Первичное анатомическое строение стебля

В стебле первичного строения выделяют следующие анатомо-топографические зоны: *покровную ткань*, *первичную кору*, *центральный цилиндр (стелу)* и *сердцевину* (рис. 87).

Покровная ткань представлена *эпидермой*, защищающей стебель от потери воды. В располагающейся под эпидермой первичной коре хорошо выражена *фотосинтезирующая паренхима (хлоренхима)* и *колленхима* (у двудольных растений). Экзодерма и мезодерма в отличие от эндодермы обособлены слабо. Эндодерма (внутренний слой клеток первичной коры) содержит *крахмальные зерна (амилопласты)*. Поэтому ее часто называют *крахмалоносным влагищем*. Так как крахмальные зерна могут оседать под действием силы тяжести, существует гипотеза, что эндодерма может играть роль в *геотропической реакции* побега, являясь своеобразным «органом равновесия». Содержащийся в эндодерме крахмал растение не использует даже при голодании.

Как и в корне, центральный цилиндр стебля начинается с *перицикла*. Но в отличие от корня, где клетки перицикла долго сохраняют мерис-

тематическую активность, в стебле перицикл представлен уже образованными им постоянными тканями — *склеренхимой* и *паренхимой*. *Склеренхимные волокна* образуют сплошной слой или располагаются рядом с проводящими пучками снаружи от них.

Основу центрального цилиндра составляют *проводящие пучки*, сформировавшиеся из тяжей прокамбия и располагающиеся в паренхиме центрального цилиндра. При образовании пучка дифференциация клеток прокамбия идет центростремительно: первичная ксилема развивается от внутренней части пучка к центру, первичная флоэма — навстречу ей. Если прокамбий полностью превращается во флоэму и ксилему, образуется *закрытый коллатеральный пучок*. Такие пучки типичны для однодольных растений. Если между флоэмой и ксилемой остается слой прокамбия, то он может дать начало камбию, который начнет формировать вторичные проводящие комплексы, и пучок будет *открытым*. При заложении прокамбия отдельными тяжами формируется *пучковое строение стебля*.

Если прокамбий закладывается в апексе побега в виде полого тонкостенного цилиндра, то развивающиеся из него первичные флоэма и ксилема тоже представлены вложенными друг в друга цилиндрами. Такое строение стебля называют *непучковым*, или *сплошным* (хвойные, двудольные покрытосеменные). При любом типе строения в стебле раньше формируются элементы флоэмы.

В центре стебля в отличие от корня всегда находится лучше или хуже развитая *сердцевина*. Довольно часто тонкостенные паренхимные клетки сердцевинки рано отмирают, заполняются воздухом, между ними возникают большие межклетники. В этом случае сердцевина становится белой и рыхлой, как, например, у бузины, кукурузы, подсолнечника.

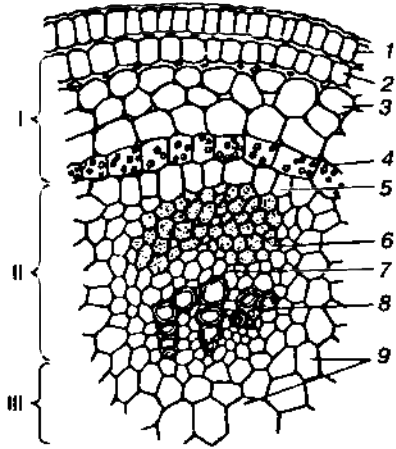


Рис. 87. Первичное строение стебля (по Л.С. Родман, 2001 с изм.):

- I — первичная кора;
- II — центральный цилиндр;
- III — сердцевина: 1 — эпидерма;
- 2 — колленхима; 3 — хлоренхима;
- 4 — крахмалоносное влагалище (эндодерма); 5 — склеренхима;
- 6 — первичная флоэма;
- 7 — закладывающийся камбий;
- 8 — первичная ксилема;
- 9 — паренхима сердцевинки

Если сердцевина отмирает раньше, чем заканчивается рост междоузлий, то она разрывается и в центре стебля образуется полость. Такие *полые стебли* злаков называют *соломинами*. Полые (*дудчатые*) стебли характерны для зонтичных и тыквенных.

В отличие от корня в стебле первичного строения больший его объем занимает центральный цилиндр, а первичная кора относительно небольшая (особенно у однодольных). Как уже отмечалось при характеристике механических тканей, они занимают в корне и стебле неодинаковое положение в связи с разной нагрузкой, испытываемой этими органами.

Первичное строение стебля сохраняется в течение всей жизни побегов однодольных растений. У побегов хвойных голосеменных и двудольных покрытосеменных растений его можно наблюдать лишь на ранних этапах их развития. В связи с образованием и деятельностью *вторичных латеральных меристем* — *камбия* и *феллогена* — у этих растений происходит изменение первичного строения стебля на *вторичное*.

7.2.3. Строение стебля однодольных растений

Для стеблей побегов всех однодольных растений характерно *пучковое строение* (рис. 88). Многочисленные закрытые коллатеральные пучки располагаются *разбросанно* по всему стеблю. Поскольку вторичные меристемы у этих растений отсутствуют, покровные ткани представлены только *эпидермой*. Первичная кора выражена в значительно меньшей степени, чем у двудольных, — часто представлена всего одним-двумя слоями клеток *хлоренхимы* или даже ее фрагментами, разделенными тяжами *склеренхимы перициклического происхождения*, подходящими к эпидерме (в стебле побегов злаков). Эндодерма не выражена.

Центральный цилиндр представляет собой основную паренхиму, пронизанную проводящими пучками. В коллатеральных пучках располагающаяся ближе к центру стебля ксилема подковой охватывает флоэму. Часть *протоксилемы* может разрушаться, образуя *водоносную полость*. Пучки окружены *склеренхимной обкладкой*, что увеличивает прочность стебля. Чем ближе пучок к периферии стебля, тем более мощную склеренхимную обкладку он имеет.

Из листьев в стебель входит большое число пучков. Наиболее крупные пучки располагаются ближе к центру стебля, наиболее мелкие — ближе к его краю. Сохраняя на протяжении нескольких нижележащих междоузлий автономность, пучки сливаются со входящими в стебель пучками ближайших листьев.

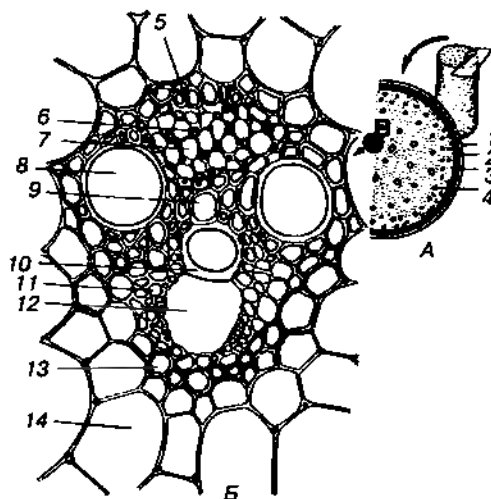


Рис. 88. Строение стебля кукурузы (*Zea mays*) на поперечном срезе (по И. И. Андреевой, Л. С. Родман, 2003 с изм.):

- А — общий вид: 1 — эпидерма; 2 — хлоренхима первичной коры;
 3 — склеренхима перициклического происхождения;
 4 — центральный цилиндр (паренхима и проводящие пучки);
 Б — закрытый коллатеральный пучок: 5 — первичная флоэма;
 6 — клетка-спутница; 7 — ситовидная трубка; 8 — пористый сосуд;
 9 — трахеида; 10 — кольчатый сосуд; 11 — паренхима;
 12 — водоносная полость; 13 — склеренхимная обкладка пучка;
 14 — паренхима центрального цилиндра

Как уже отмечалось, в результате разрушения паренхимы у злаков формируется особый стебель — *соломина*. У соломины паренхима остается лишь в узлах, где сливаются пучки, идущие из листа, пазушной почки и вышележащих междоузлий. В соломине многих злаков (пшеницы, ржи и других) проводящие пучки располагаются вокруг полости в два ряда в шахматном порядке (рис. 89). При этом пучки внутреннего ряда крупнее, чем внешнего. Склеренхимные обкладки пучков сливаются со склеренхимой перициклического происхождения, образуя тянувшийся вдоль стебля сплошной цилиндр склеренхимы.

Хлоренхима первичной коры со временем утрачивает хлоропласты, а стенки ее клеток одревесневают. В стеблях старых побегов одревесневают и стенки клеток эпидермы. В результате ко времени созревания зерновок стебель за счет одревесневших тканей приобретает значительную дополнительную прочность, что предохраняет его от полегания.

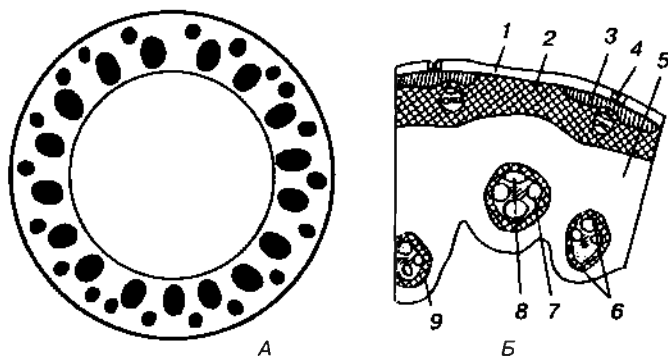


Рис. 89. Строение соломины ржи (*Secale* sp.) на поперечном срезе (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

А — схема расположения проводящих пучков в стебле; *Б* — анатомия стебля: 1 — эпидерма; 2 — склеренхима; 3 — хлоренхима; 4 — устьице; 5 — паренхима центрального цилиндра; 6 — закрытый коллатеральный пучок; 7 — первичная ксилема; 8 — первичная флоэма; 9 — склеренхимная обкладка пучка

У подавляющего большинства однодольных растений вторичного утолщения стебля не происходит из-за отсутствия вторичных меристем. Значительная толщина стебля у некоторых из них (пальмы, бамбуки) объясняется закономерными изменениями апикальной меристемы. По мере развития побега его апекс может сильно увеличиваться в объеме и в результате этого формировать все более мощные метамеры побега, а следовательно, более толстый стебель. Когда апекс достигает максимально возможного размера, диаметр стебля становится постоянным на протяжении всех последующих метамеров побега.

Однако у некоторых однодольных — древесных агав, алоэ и драцен — можно наблюдать значительное *вторичное утолщение стебля* за счет образования меристематической зоны на периферии стебля. В результате деления групп клеток в этой зоне формируются *амфивазальные проводящие пучки* и межпучковая паренхима. Формируя проводящие пучки и обеспечивая рост стебля в толщину, меристематическая зона остается примерно на одном и том же расстоянии от поверхности стебля.

Таким образом, для стебля побегов однодольных растений типичны: 1) *первичное строение*; 2) *пучковый тип строения стебля*; 3) *наличие только первичной покровной ткани — эпидермы*; 4) *небольшая первичная кора*; 5) *разбросанное расположение закрытых проводящих пучков по центральному цилиндру*; 6) *концентрация механических тканей по периферии и отсутствие их в центре*.

7.2.4. Строение стебля травянистых двудольных растений

На первых этапах развития побегов двудольных трав их стебель имеет *типичное первичное строение*. Он покрыт эпидермой, за которой располагаются первичная кора, центральный цилиндр и сердцевина.

Эпидерма отличается небольшим числом устьиц и, как правило, покрыта кутикулой. Ткани первичной коры представлены колленхимой, которая располагается под эпидермой либо сплошным кольцом, либо отдельными участками. У ребристых стеблей она сконцентрирована внутри выступов, образующих ребра (побеги тыквы). Основную часть первичной коры занимает хлоренхима. Эндодерма представлена крахмалоносным влагалищем.

Центральный цилиндр начинается со склеренхимы и паренхимы перициклического происхождения, примыкающих к крахмалоносному влагалищу. Остальная его часть заполнена паренхимой, в которой в один круг располагаются проводящие пучки. Проводящие коллатеральные пучки разделены тяжами межпучковой паренхимы, которые связывают первичную кору с лежащей в центре стебля сердцевиной. Эти паренхимные тяжи называются *первичными сердцевинными лучами*. Сердцевина паренхимы часто разрушается, формируя в центре стебля воздухоносную полость.

Как и в радиальном пучке корня, в коллатеральных пучках стебля двудольных растений в отличие от однодольных не все клетки прокамбия дифференцируются в первичную ксилему и первичную флоэму. Оставшиеся недифференцированными клетки дают начало *камбию*, который начинает активно работать, откладывая в центробежном направлении *вторичную флоэму*, а в центростремительном — *вторичную ксилему*, в результате чего пучок начинает расти. Таким образом, у двудольных растений проводящие пучки стебля *открытые*. Деятельность камбия — вторичной латеральной меристемы — обеспечивает переход от первичного ко *вторичному строению стебля*.

У двудольных трав существуют два основных типа вторичного строения стебля: *пучковое* и *непучковое*, или *сплошное*, различающиеся типом заложения прокамбия (пучкового или сплошного) и особенностями деятельности образовавшегося камбия. Однако этими двумя типами разнообразия анатомического строения стебля у двудольных трав не ограничивается — у некоторых из них наблюдается еще один его вариант — *переходное строение* (рис. 90).

Пучковое строение стебля встречается у достаточно большого числа травянистых растений, относящихся к разным семействам, — клеве-

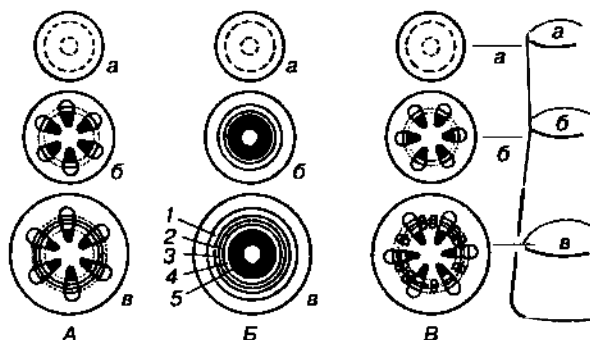


Рис. 90. Типы строения стеблей двудольных растений
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

A — пучковый; *B* — непучковый; *B* — переходный (*a* — конус нарастания, *б* — первичное строение, *в* — вторичное строение); 1, 2 — первичная и вторичная флоэма; 3 — камбий; 4 — вторичная ксилема; 5 — первичная ксилема

ра, лютика, укропа и др. (рис. 91). Возникает оно при пучковом типе заложения прокамбия. В располагающихся одним кругом пучках камбий, находящийся между ксилемой и флоэмой, называют *пучковым камбием*. В результате его деятельности образуются вторичная флоэма и вторичная ксилема, которые как бы отодвигают первичную ксилему и первичную флоэму от камбия, в результате чего они оказываются на краях пучка. Понятно, что рост пучков не может не сопровождаться ростом межпучковой паренхимы. Это происходит благодаря образованию из клеток межпучковой паренхимы участков вторичной ме-

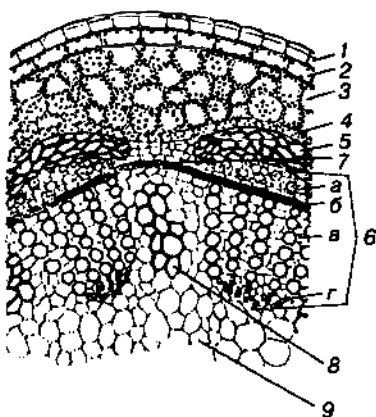


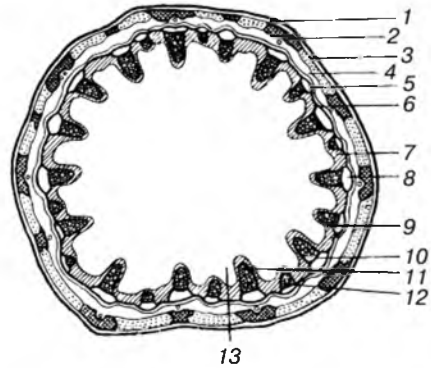
Рис. 91. Пучковое строение стебля клевера (*Trifolium sp.*) на поперечном срезе
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

1 — эпидерма; 2 — пластинчатая колленхима; 3 — хлоренхима; 4 — крахмалоносное влагалище (эндодерма); 5 — склеренхима перициклического происхождения; 6 — открытый коллатеральный пучок: *a* — флоэма, *б* — пучковый камбий, *в* — вторичная ксилема, *г* — первичная ксилема; 7 — межпучковый камбий; 8 — одревесневшая паренхима; 9 — паренхима сердцевины

Рис. 92. Переходное строение стебля петрушки (*Petroselinum* sp.) на поперечном срезе

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

- 1 — эпидерма; 2 — колленхима;
- 3 — хлоренхима; 4 — паренхима;
- 5 — крахмалоносное влагалище;
- 6 — склеренхима перициклического происхождения; 7 — одревесневшая паренхима; 8 — первичная и вторичная флоэма; 9, 10 — камбий в дополнительном и основном пучках;
- 11 — первичная и вторичная ксилема; 12 — добавочный пучок; 13 — паренхима сердцевины



ристемы — межпучкового камбия. Сливаясь, вторичные меристемы, находящиеся в пучках и между ними, образуют единое камбиальное кольцо, деятельность которого и обеспечивает равномерный рост стебля в толщину. Происхождение камбия сказывается на его деятельности: пучковый камбий, возникший из прокамбия, производит вторичную ксилему и вторичную флоэму, а межпучковый камбий, имеющий паренхимное происхождение, может образовывать только паренхиму. При этом за счет пучкового камбия растут пучки, а за счет межпучкового — межпучковая паренхима. За счет образуемых межпучковым камбием паренхимных клеток происходит рост *первичного сердцевинного луча*, связывающего первичную кору с сердцевинной и обеспечивающего передвижение веществ между ними (в радиальном направлении).

У клевера и некоторых других бобовых межпучковый камбий кроме паренхимы откладывает внутрь от себя (к сердцевине) склеренхимоподобные клетки — прозенхимные, с утолщенной одревесневающей стенкой. Чем старше побег, тем больше таких клеток будет содержать его стебель и тем ниже будут его кормовые качества. По этой причине заготовку высококачественного клеверного сена нужно проводить своевременно.

У некоторых растений (например астровых, сельдерейных) пучковый тип строения стебля может смениться непучковым, или сплошным (рис. 92). Это связано исключительно с особенностями деятельности *межпучкового камбия*. У этих растений он образует не паренхиму, как при пучковом типе строения, а, как и пучковый камбий, вторичную флоэму и вторичную ксилему. В результате между основными формируются *дополнительные пучки* — тоже коллатеральные. Однако дополнительные пучки будут отличаться от основных важной структурной

особенностью — в них не будет первичной флоэмы и ксилемы. Со временем дополнительные пучки, увеличиваясь в размерах, сливаются с основными, образуя сплошные, как бы вложенные друг в друга, цилиндры ксилемы, камбия и флоэмы. Так как образование дополнительных проводящих пучков и их деятельность — процессы медленные, то у побегов названных растений сплошное анатомическое строение стебля можно обнаружить только в нижней, более старой его зоне, в верхней же оно будет пучковым. По всей длине стебля сверху вниз идет постепенный переход пучкового строения к сплошному. Поэтому этот тип анатомического строения стебля побегов двудольных трав называют *переходным*. Переходный тип строения стебля впервые был описан у подсолнечника. Поэтому его еще называют *Helianthus*-типом, т.е. по латинскому названию этого рода.

Еще один тип строения стебля, встречающийся у двудольных трав, — *сплошной*, или *непучковый* (рис. 93). Он возникает в результате заложения прокамбия в конусе нарастания не отдельными тяжами, а сплошным цилиндром (на поперечном срезе — кольцом). Из дифференцирующихся клеток прокамбия к периферии стебля в виде такого же сплошного цилиндра развивается первичная флоэма, а к центру стебля — первичная ксилема. Вторичные изменения в строении стебля вызываются работой камбия, который образуется из сохраняющегося между ксилемой и флоэмой прокамбия. Делясь, клетки камбия дают начало вторичной ксилеме и вторичной флоэме, причем первой они образуют в 10–20 раз больше, чем второй. В некоторых местах камбий откладывает и внутрь и наружу от себя только паренхимные клетки, из которых формируются *первичные сердцевинные лучи* — тяжи паренхи-

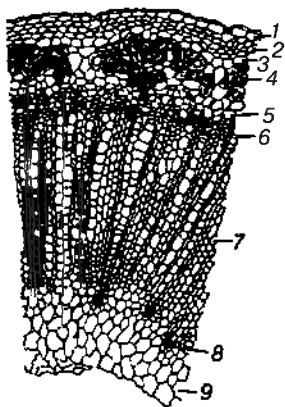


Рис. 93. Сплошное (непучковое) строение стебля льна (*Linum sp.*) на поперечном срезе (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

- 1 — эпидерма; 2 — паренхима;
- 3 — крахмалоносное влагалище;
- 4 — волокна лубо-перициклического происхождения; 5 — флоэма; 6 — камбий;
- 7 — вторичная ксилема; 8 — первичная ксилема;
- 9 — сердцевина

мы, связывающие сердцевину с корой *стебля*. По древесине они проходят в виде узких тяжей, но в лубе значительно расширяются.

С особенностями сплошного строения стебля трав можно познакомиться на примере ценнейшего прядильного растения — льна. В стебле льна выделяют эпидерму, кору, центральный цилиндр и сердцевину. Эпидерма с большим количеством устьиц покрыта кутикулой. У зрелых побегов стенки ее клеток могут одревесневать. Первичная кора представлена рыхлой хлоренхимой и хорошо выраженной эндодермой (крахмалоносным влагищем). Колленхимы в ней нет. Центральный цилиндр начинается с волокон склеренхимы с расположенными между ними клетками паренхимы. Склеренхимные волокна имеют разное происхождение — одни из них образованы перициклом, другие, входящие в состав флоэмы (луба), — прокамбием. Так как границу между ними обнаружить невозможно, их принято называть волокнами *лубо-перициклического происхождения*. Отношение длины волокон (4–6 мм) к их диаметру (12–35 мкм) — около 1000. Все волокна отличаются очень толстыми неодревесневающими клеточными стенками, состоящими на 75–90% из целлюлозы. Стенки их состоят из многих слоев различно ориентированных фибрилл целлюлозы, в них мало пор. Это придает им очень большую прочность. После максимально возможного утолщения стенки протопласт клетки обычно отмирает и разрушается. Пучки волокон называются *техническим волокном*. Волокно льна очень высоко ценится в текстильной промышленности.

За волокнами лубо-перициклического происхождения в центральном цилиндре располагается очень небольшой слой вторичной флоэмы (луба). За лубом идет камбий и очень мощный блок вторичной ксилемы (древесины). Относительно небольшая первичная ксилема расположена в виде участков, примыкающих к сердцевине. При интенсивном росте побега льна сердцевина его стебля разрушается — в центре стебля образуется полость. Сердцевина связана с коровой частью стебля первичными сердцевинными лучами, значительно более широкими в зоне коры.

7.2.5. Строение стебля многолетнего двудольного древесного растения

Для стеблей побегов всех древесных двудольных растений типично только *сплошное (непучковое)* строение. Камбий у древесных растений функционирует не один период вегетации, как в стебле побегов трав, а в течение сотен и даже тысяч лет — на всем протяжении их жизни (у секвойядендрона диаметр ствола за тысячи лет его жизни может

достигать 12 м). Этим и определяются в основном структурные особенности внутреннего строения стволов древесных растений.

Ежегодный ритм деятельности камбия не меняется. С весны до осени в результате деления клеток камбия в стволах деревьев образуются элементы вторичной флоэмы и вторичной ксилемы. Как и у двудольных трав, ксилемы ежегодно образуется намного больше, чем флоэмы. Поскольку флоэма (луб) проводит органические вещества только один год, ее ежегодное образование камбием особо важно для растения. В отличие от луба ежегодные приросты древесины функционируют гораздо дольше. Так как камбий ежегодно образует гораздо больше ксилемы, чем флоэмы, а флоэма живет недолго, в стебле древесного растения древесина занимает наибольший объем. В состав ее входят проводящие элементы — трахеиды и трахеи — и волокна склеренхимы и паренхима. Более старая, переставшая проводить воду древесина продолжает играть в жизни растения огромную роль. Одревесневшие стенки ее мертвых клеток придают необходимую прочность стволам и ветвям дерева, позволяющую им выдерживать массу огромной кроны.

Вторичные изменения в стебле побегов древесных растений затрагивают и покровные ткани. К осени у годичных побегов под эпидермой закладывается еще одна вторичная меристема — *феллоген*, который образует вторичный покровный комплекс — *перидерму*. Входящая в ее состав пробка надежно защищает ткани побегов в зимний период. Ставшая ненужной эпидерма осенью отмирает. Побег, стебли которых к зиме не успевают образовать перидерму (по терминологии пловодов — *невызревшие*), зимой погибают из-за иссушающего действия мороза. Многолетние стволы и скелетные ветви дерева защищены более надежным покровным комплексом — *коркой*.

В учебной литературе принято рассматривать анатомию стебля древесного растения на примере *трехлетнего побега липы* (рис. 94). Стебель такого побега покрыт перидермой, под которой располагается *первичная кора*. Так как пробка, входящая в состав перидермы, хорошо пропускает свет, в первичной коре представлены две фотосинтезирующие ткани: механическая — *пластинчатая колленхима* — примыкает к перидерме, а ассимиляционная — *хлоренхима* — занимает всю оставшуюся часть коры. *Эндодерма* есть, но выражена нечетко — ее клетки достаточно разбросаны. *Совокупность тканей, находящихся между камбием и первичной корой, называют вторичной корой*. Она начинается с волокон склеренхимы перициклического происхождения, располагающихся в виде небольших участков над первичной флоэмой. Основная часть вторичной коры представлена трапециевидными (на поперечном срезе) участками флоэмы, разделенными треугольными участками *первич-*

ных сердцевинных лучей, в зоне вторичной коры представленными фотосинтезирующей паренхимой и развитыми особенно хорошо. По мере утолщения стебля их клетки способны значительно растягиваться. В древесине сердцевинные лучи резко сужаются и идут до сердцевины в виде узких тяжей. Их роль заключается в перемещении веществ в радиальном направлении. Кроме того, в их клетках осенью могут откладываться запасные вещества (крахмал, масло), которые растение использует в начале весеннего роста.

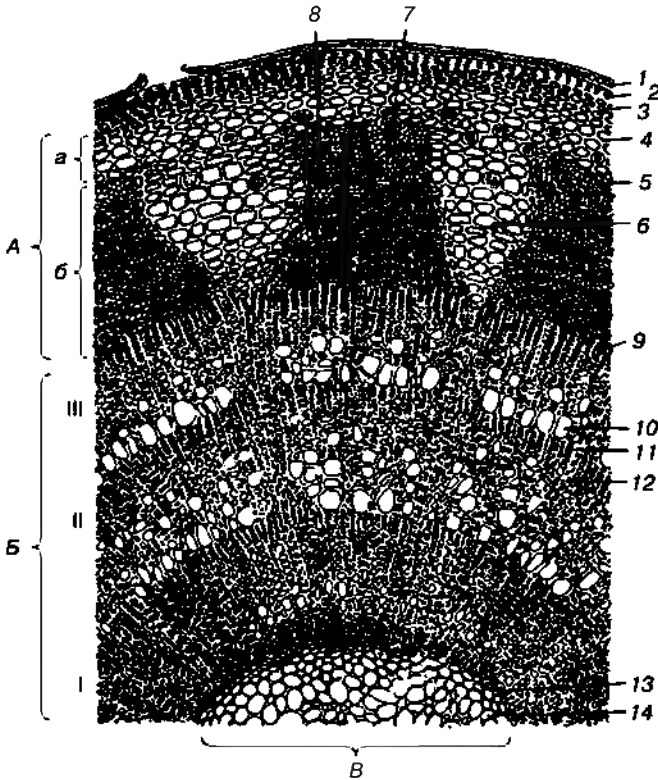


Рис. 94. Строение стебля трехлетнего побега липы (*Tilia sp.*) на поперечном срезе (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):

- A* — кора (*a* — первичная, *б* — вторичная); *Б* — древесина; *В* — сердцевина;
 I–III — годовые приросты древесины: 1 — остатки эпидермы; 2 — перидерма;
 3 — колленхима; 4 — паренхима; 5 — склеренхима периклического происхождения; 6 — флоэмная часть первичного сердцевинного луча;
 7 — лубяные волокна; 8 — мягкий луб; 9 — камбий; 10 — весенняя древесина;
 11 — осенняя древесина; 12 — ксилемная часть первичного сердцевинного луча;
 13 — первичная ксилема; 14 — паренхима сердцевины

Флоэмные участки вторичной коры представлены в основном вторичной флоэмой. Находящаяся на их периферии небольшая первичная флоэма примыкает к волокнам склеренхимы перициклического происхождения. Вторичная флоэма неоднородна. Образующий ее камбий откладывает поочередно участки мягкого и твердого луба. *Мягкий луб* представлен ситовидными трубками с клетками-спутницами и лубяной паренхимой, *твердый луб* — мертвыми лубяными волокнами. Мягкий луб обеспечивает транспорт органических веществ и может быть местом отложения запасных веществ (крахмала, сахаров, масла). Твердый луб придает дополнительную прочность стволу. Между приростами луба, ежегодно образуемыми камбием, видимых различий (значит, и границ) нет.

Таким образом, вторичная кора нарастает за счет деятельности камбия, который образует вторичную флоэму и паренхиму сердцевинных лучей. Первичная кора и вторичная кора в совокупности составляют кору стебля. Доля коры в стебле относительно невелика.

Большую часть стебля ($9/10$ его объема) составляет ксилема, или древесина, располагающаяся внутрь от камбия и представленная в основном вторичными элементами. *Первичная ксилема* в виде небольшого числа узкопросветных кольчатых и спиральных сосудов располагается вокруг сердцевины. Вторичная ксилема состоит из трахеид, трахей (сосудов), древесинной паренхимы и либриформа (древесинной склеренхимы). У всех клеток древесины, независимо от их функций, одревесневшие стенки. В отличие от луба в древесине обычно хорошо выражены границы ее годовичных приростов. *Образованный камбием годовичный прирост древесины называется годовичным кольцом*. Разграничение годовичных колец объясняется неодинаковой деятельностью камбия в течение периода вегетации. Весной, в период образования огромного числа новых листьев, потребности растения в воде особенно велики. В это время камбий образует в основном широкопросветные сосуды и мало паренхимных клеток. Летом, после завершения роста листьев, воды растению требуется меньше и камбий начинает формировать более узкопросветные сосуды. В конце лета — начале осени, когда деятельность камбия ослабевает, он формирует в основном трахеиды и древесинные волокна (либриформ). Именно различия в составе весенней древесины одного года и осенней древесины года предыдущего создают четкую границу между ее годовичными приростами.

Древесина с хорошо выраженными годовичными кольцами называется *кольцесосудистой*. Она типична для вяза, дуба, каштана, шелковицы, ясеня и других древесных пород. У иных растений, например березы,

груши, клена, тополя, яблони, закономерных изменений в работе камбия в течение периода вегетации не наблюдается и крупнопросветные сосуды разбросаны по всему годичному приросту древесины. Такую древесину называют *рассеянно-сосудистой* (рис. 95). Определить возраст дерева по такой древесине значительно труднее. Предполагают, что кольцесосудистый тип древесины — более высокоспециализированный (проводит воду в 10 раз быстрее). Он встречается у относительно небольшого числа видов, в основном обитателей северной умеренной зоны.

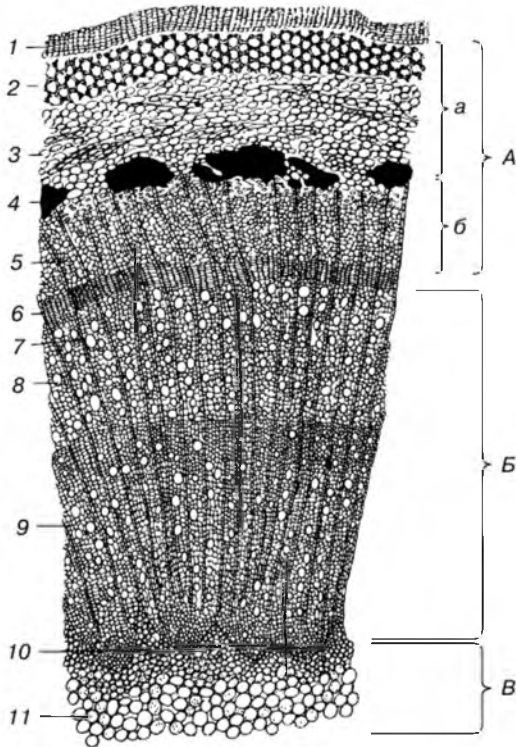


Рис. 95. Строение стебля двухлетнего побега яблони (*Malus sp.*) на поперечном срезе (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.): *A* — кора (*a* — первичная, *б* — вторичная); *Б* — древесина; *В* — сердцевина:
 1 — перидерма; 2 — колленхима; 3 — паренхима; 4 — волокна лубоперициклического происхождения; 5 — вторичная флоэма; 6 — камбий; 7 — сердцевинный луч; 8 — вторичная ксилема второго года жизни; 9 — вторичная ксилема первого года жизни; 10 — первичная ксилема; 11 — паренхима

Ширина годичного прироста древесины определяется возрастом растения, его состоянием и условиями внешней среды. Узкими годичными кольцами отличаются стволы растений, живущие на бедных, сухих или заболоченных почвах. Ежегодные приросты древесины зависят и от погодных условий. Поэтому стволы многолетних деревьев содержат ценную информацию для метеорологов и экологов. Анализ их годичных колец позволяет ученым составить представление об изменении погодных условий в местах произрастания деревьев в течение веков и даже тысячелетий.

У древесных растений, живущих во влажных тропических лесах, где нет резкой смены времен года, камбий в течение года работает равномерно и годичные кольца в древесине не выражены.

Разделенные камбием луб и древесина пронизаны в радиальном направлении не только *первичными* — *сердцевинными*, но и *вторичными* — *лубо-древесинными лучами*. Лубо-древесинные лучи образуются позже сердцевинных — уже при вторичном строении стебля. Они более короткие и, располагаясь во вторичном лубе и (большей частью) вторичной древесине, никогда не доходят до сердцевины.

В центре стебля липы находится небольшая сердцевина, окруженная, как уже отмечалось выше, первичной ксилемой.

Таким образом, на поперечном срезе стебля липы можно различить следующие *анатомо-топографические зоны*: перидерму, кору (первичную и вторичную), камбий, древесину и сердцевину.

7.2.6. Особенности анатомического строения стебля древесных хвойных растений

У голосеменных хвойных растений (ель, лиственница, пихта, сосна и др.) анатомическое строение ствола в целом сходно с его строением у покрытосеменных древесных двудольных. Отличия заключаются в структуре флоэмы и ксилемы (рис. 96). Флоэма состоит только из *ситовидных клеток* и *лубяной паренхимы*, *ксилема* — только из *трахеид* (такую древесину называют *гомоксилярной*). Весной камбий образует широкопросветные водопроводящие трахеиды, осенью — узкопросветные, выполняющие механическую функцию. Поэтому годичные кольца в древесине хвойных выражены обычно хорошо. Кроме этого в коре и древесине хвойных имеются вертикальные и горизонтальные *смоляные ходы*.

Несмотря на то что вода по древесине хвойных поднимается значительно медленнее, чем по древесине покрытосеменных древесных растений, этот процесс у них не менее эффективен. Именно по трахеидам

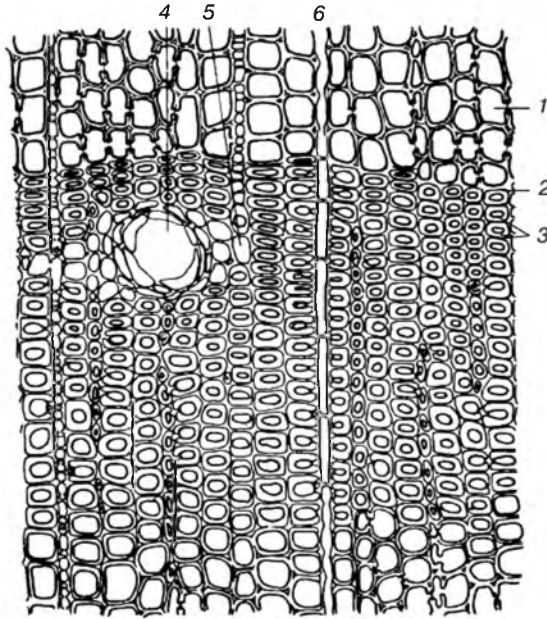


Рис. 96. Древесина сосны (*Pinus sp.*) на поперечном срезе
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

- 1 — широкопросветные весенние трахеиды; 2 — граница годичного прироста;
3 — узкопросветные осенние трахеиды; 4 — смоляной ход;
5 — древесная паренхима; 6 — сердцевинный луч

поднимается вода в кроны самых высоких деревьев планеты — стометровых секвой и секвойдендронов.

Считают, что образование сосудов в эволюции древесины могло быть одним из факторов, способствовавших быстрому расцвету и расселению покрытосеменных растений по различным условиям обитания.

7.2.7. Возрастные изменения у стволов древесных растений

С возрастом в стволе многолетних деревьев происходит ряд анатомических изменений (рис. 97). Покрывающая их перидерма заменяется более толстой и надежной *коркой*. Образование корки на стволах и старых скелетных ветвях у растений разных видов происходит в разном возрасте (см. покровные ткани). Так как феллоген закладывается в коре все глубже и глубже, то вся первичная кора, а затем и более старые (периферийные) участки вторичной коры вынужденно отмирают и пере-

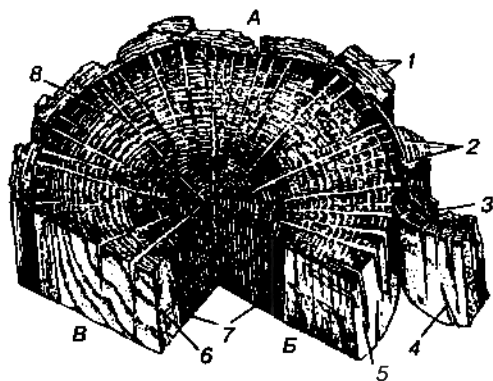


Рис. 97. Макроскопическое строение ствола дерева

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003):

- A* — поперечный срез; *Б* — продольный радиальный срез; *В* — продольный тангентальный срез; 1 — слои перидерм; 2 — отмершие ткани коры; 3 — трещины; 4 — корка (ритидом); 5 — камбий; 6, 7 — древесина; 6 — заболонь; 7 — ядро; 8 — сердцевинные лучи

ходят в состав корки. В результате у старых стволов кора представлена относительно тонким слоем вторичной флоэмы. Ежегодно количество образуемой камбием работающей флоэмы примерно равно количеству уже не функционирующей флоэмы, которое переходит в состав корки. Таким образом, толщина луба, располагающегося между камбием и коркой, в течение всей дальнейшей жизни ствола остается почти неизменной. Нарастая изнутри, корка постепенно разрушается снаружи. Ее внешняя старая часть растрескивается под давлением растущего в толщину ствола и, распадаясь на фрагменты, постепенно опадает. Поэтому с возрастом толщина корки у ствола дерева увеличивается незначительно.

Постепенно прекращают проводить воду более старые, располагающиеся ближе к центру ствола участки древесины. У ряда лиственных пород (грецкий орех, дуб, робиния, или белая акация, шелковица) сосуды и трахеиды закупориваются *тилами*, у остальных (береза, вишня, клен и др.) — минеральными или органическими веществами (продуктами обмена веществ). Перемещению воды по трахеидам хвойных препятствует *живица*. Перекрывающие ток воды структуры и вещества не только представляют собой преграду на пути растущих гиф грибов-паразитов, но и защищают древесину от загнивания. Откладывающиеся во всех элементах старой древесины *дубильные вещества* (обладающие бактерицидными свойствами) часто окрашивают ее в темный цвет.

У ряда древесных пород (вяз, граб, дуб, ясень и др.) находящаяся в центральной части ствола более старая древесина в результате перечисленных изменений может хорошо отличаться от более молодой и еще функционирующей древесины более темной окраской и большей прочностью. Такую нефункционирующую древесину называют *ядровой*, или просто *ядром*. Остальную — более молодую и еще функционирующую древесину, которая окружает ядро, называют *заболонью*. Растения, образующие ядровую древесину, называют *породами с твердой древесиной*. Ядровая древесина начинает образовываться у растений в разное время: у дуба — в девять-десять лет, у сосны — в 25–30. У многих растений она очень красива. Ядровая древесина вишни — темно-красная, сливы — розоватая, дуба — коричневая, барбариса и бересклета — желтая.

Образование корки и формирование ядровой древесины имеют важное значение для дерева — они значительно продлевают его жизнь.

Растения, не образующие ядровой древесины, называют *породами с мягкой древесиной* (бук, ель, ива, липа, осина, тополь и др.). У этих растений более старая, переставшая проводить воду древесина внешне не отличается от функционирующей. Эту сухую древесину называют *спелой*. Обычно она мягкая, довольно легко режется и легко поддается разрушительной деятельности бактерий и грибов. Породы со спелой древесиной называют *спелодревесными*. В стволах таких деревьев легко образуются дупла. Недостаток одного из ценнейших растений, широко используемого при создании искусственных ландшафтов, — липы как раз и заключается в мягкой, легко разрушающейся под действием патогенных организмов древесине. Не подвергавшиеся своевременной грамотной формировке деревья становятся дуплистыми и начинают представлять опасность для посетителей парка или сквера.

Признаки древесины постоянны и очень устойчивы у каждого вида древесного растения. По небольшому ее кусочку можно определить, растению какого вида она принадлежит.

Таким образом, на поперечных спилах крупных стволов и ветвей деревьев четко различаются пять *анатомо-топографических зон*: корка, функционирующий луб, камбий, древесина и сердцевина.

7.2.8. Использование древесных тканей

Во все времена человеческой истории древесина имела огромное практическое значение. Она и сегодня находит все более широкое применение, не уступая первенство ни металлам, ни синтетическим материалам. Прежде всего древесина — *строительный материал* и сы-

рье для *деревеообрабатывающей промышленности*. У разных пород она значительно отличается по технологическим качествам, требует разной обработки и имеет разные области применения. Она может быть твердой и прочной у дуба, очень тяжелой — у самшита (тонет в воде), мягкой и легкой — у липы, гибкой — у ивы, ломкой — у осины.

Древесина ели и осины с длинными и мягкими волокнами, содержащая мало лигнина и смол, служит ценным материалом для получения *целлюлозной массы* — сырья для получения бумаги, картона, целлофана, спирта, синтетического каучука и т.д. В результате сухой перегонки древесины получают ацетон, уксусную кислоту, деготь и др.

Широко используются и декоративные качества древесины, также определяемые ее анатомическим строением. Древесина, применяемая при производстве мебели, должна обладать красивым цветом и *текстурой* (характерным рисунком годичных слоев и сердцевинных лучей). Очень прочная и красиво окрашенная ядровая древесина многих растений высоко ценится художниками по дереву.

Не только древесина, но и кора многих древесных растений издавна используется человеком. Одной из наиболее ценных всегда считалась кора липы (*лыко*), легко снимаемая со ствола весной (по камбию). Как встарь, так и сегодня из нее плетут лапти, короба, туеса, корзины, правда, сегодня — в основном декоративные.

7.3. Анатомия листа

7.3.1. Анатомия типичного листа покрытосеменных растений

Важнейшей тканью листа как основного фотосинтезирующего органа растения является *хлорофиллоносная фотосинтезирующая паренхима* — *мезофилл*, занимающая его основной объем. Покрывающая поверхность листа *эпидерма* защищает лист от излишней потери воды и осуществляет процессы газообмена и транспирации. Механические ткани (*колленхима* и *склеренхима*) придают пластинке листа необходимую прочность и позволяют листу занимать определенное положение в пространстве. Входящие в состав проводящих пучков (жилок) *ксилема* и *флоэма* обеспечивают поступление к клеткам мезофилла воды, необходимой для фотосинтеза, и отток ассимилятов (органических веществ, образованных мезофиллом) из листа. Как правило, все ткани листа — *первичные*.

Образование всех этих тканей проходит в ходе *морфогенеза* листа — процесса его формообразования (рис. 98). Каждый лист побега на-

чинает развиваться из *листового бугорка*, формирующегося на *конусе нарастания побега* в зоне *инициального кольца*. Листовой бугорок, состоящий из активно делящихся меристематических клеток, разрастаясь, превращается в зачаток листа — *листовое примордие*. Одновременно закладывается тяж *прокамбия*, переходящий из листового примордия в формирующуюся стеблевую часть побега. Боковые тяжи прокамбия возникают из меристематических клеток, находящихся в средней зоне зачатка листа. По мере развития листа из тяжей прокамбия образуются *проводящие пучки листа*, а из остальных зон меристемы формируются эпидерма, механические ткани и ассимиляционная паренхима. Размеры, форма и характер рассеченности пластинки листа определяются особенностями деления клеток *краевой*, или *маргинальной меристемы*, из которой она формируется. Маргинальная меристема располагается в виде двух валиков вдоль осевой части листового примордия. Если ее клетки делятся равномерно, то формируется лист с цельной пластинкой, если нет — с лопастной, раздельной или рассеченной.

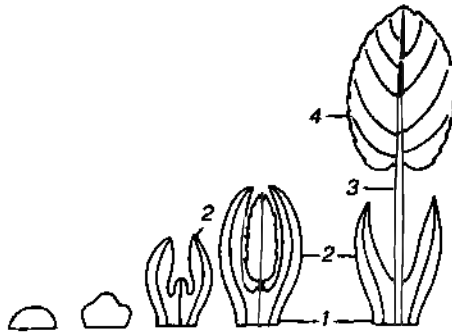


Рис. 98. Морфогенез листа (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):
1 — основание листа; 2 — прилистники; 3 — черешок; 4 — листовая пластинка

Образование сложного листа связано с возникновением на оси листового зачатка бугорков второго порядка. Лист в отличие от побега всегда растет не верхней частью, а своим *основанием*. Рост листа осуществляется как за счет *деления* клеток, так и за счет их *растяжения*. У большинства растений лист достигает своих максимальных размеров в течение нескольких дней или недель. Однако встречаются и исключения из этого правила. Например, голосеменное растение вельвичия удивительная имеет всего два листа, которые нарастают своими основаниями (интеркалярный рост) в течение всей ее жизни — более 200 лет.

Эпидерма покрывает лист в течение всей его жизни (рис. 99). Эпидерма, покрывающая верхнюю сторону листа, отличается более крупными клетками, чем эпидерма, расположенная на его нижней стороне. Верхняя эпидерма, в большей степени подвергающаяся воздействию солнечных лучей, обычно покрыта и более толстой кутикулой и отличается более густым опушением. У листьев с горизонтально расположенной пластинкой устьица находятся, как правило, лишь на нижней стороне листа. При вертикальном положении пластинки устьица распределены равномерно по обеим ее сторонам. У плавающих листьев водных растений устьица образуются лишь у верхней эпидермы. Строение эпидермы может сильно варьироваться в зависимости от местообитания растений.

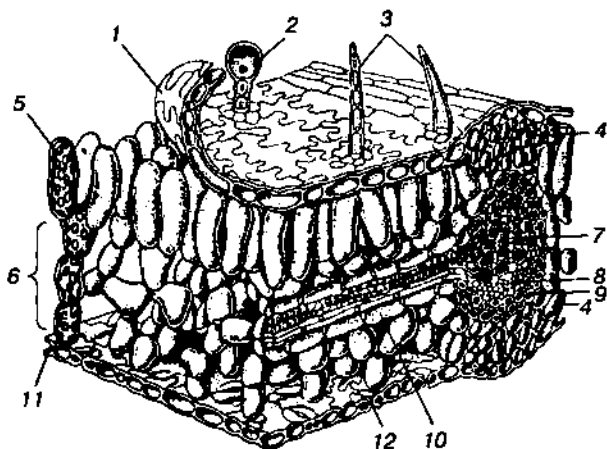


Рис. 99. Объемное изображения фрагмента пластинки дорсо-вентрального листа (по Т.И. Серебряковой и др., 2006, с изм.):

- 1 — верхняя эпидерма; 2 — железистый волосок; 3 — кроющий волосок;
- 4 — колленхима; 5 — столбчатый мезофилл; 6 — губчатый мезофилл;
- 7 — ксилема; 8 — флоэма; 9 — склеренхимная обкладка;
- 10 — клетки обкладки пучка; 11 — нижняя эпидерма; 12 — устьице

Мезофилл — фотосинтезирующая паренхима листа — может быть однородным или разным по структуре (см. ассимиляционные ткани). Клетки однородного мезофилла могут располагаться по-разному. Например, у многих злаков они располагаются в виде кругов вокруг проводящих пучков (жилок). Такой мезофилл называют *корончатым*. Чаше в листе встречается мезофилл двух видов — палисадный (столбчатый) и губчатый.

Столбчатый мезофилл располагается с верхней стороны листа и представлен одним (клевер, мята, огурец) или двумя-тремя (редька, чай) слоями клеток. Его вытянутые в длину клетки располагаются параллельно солнечным лучам. Несмотря на кажущуюся плотность расположения, они контактируют с межклетниками, что необходимо для осуществления транспирации и газообмена. Как уже отмечалось, хлоропласты способны по мере необходимости перемещаться по цитоплазме клеток. Днем они обычно концентрируются у стенок клетки, обращенных к межклетникам, по которым поступает необходимый для фотосинтеза диоксид углерода.

Губчатый мезофилл занимает нижнюю половину листа и представляет собой рыхлую ткань, состоящую из двух – семи слоев паренхимных (часто неправильных по форме и даже лопастных) клеток с крупными межклетниками. Участвуя в процессе фотосинтеза, губчатый мезофилл главным образом обеспечивает газообмен и транспирацию, так как его межклетники связаны с устьицами нижней эпидермы. Число хлоропластов в его клетках в 2–6 раз меньше, чем в клетках столбчатого мезофилла, что объясняет более светлую окраску нижней стороны листа.

Площадь суммарной поверхности всех клеток мезофилла (*внутренняя поверхность листа*) очень велика и во много раз превышает площадь поверхности самого листа.

Если с разных сторон пластинки *бифациального (двустороннего)* листа располагается разный по строению мезофилл, то такой лист называют *дорсо-вентральным*, т.е. имеющим *дорсальную* — спинную (нижнюю) и *вентральную* — брюшную (верхнюю) стороны. Такие листья наиболее типичны для наземных двудольных растений. У растений, живущих в засушливых местах, и у листьев с вертикально располагающейся пластинкой палисадный мезофилл может находиться с двух сторон листовой пластинки, делая их похожими по строению. Листья с одинаковым анатомическим строением обеих сторон пластинки называются *изолатеральными* (рис. 100).

Встречается у растений и односторонний, *унифациальный* лист, который можно рассматривать как модификацию изолатерального. Речь идет о цилиндрических или трубчатых листьях, у которых при их развитии полностью редуцируется (исчезает) верхняя сторона, как, например, у листа лука репчатого. У трубчатого листа лука столбчатый мезофилл располагается под эпидермой по всей его поверхности.

Пронизывающие всю листовую пластинку *жилки* представляют собой одиночные проводящие пучки или совокупность нескольких проводящих пучков. Обычно все пучки *закрытые*. Лишь в основании

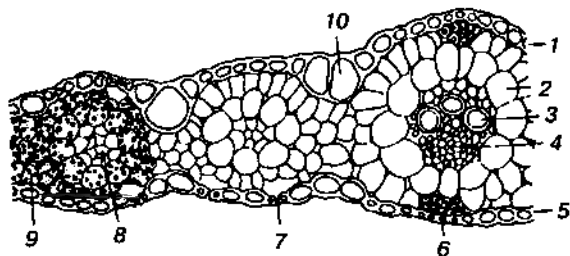


Рис. 100. Строение изолатерального листа проса (*Panicum sp.*)

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):

- 1 — верхняя эпидерма; 2 — клетки обкладки пучка; 3 — ксилема; 4 — флоэма;
5 — нижняя эпидерма; 6 — склеренхима; 7 — устьице; 8 — проводящий пучок;
9 — корончатый мезофилл; 10 — двигательные клетки

наиболее крупных пучков долгоживущих листьев может возникнуть камбий, но он малоактивен. Сильнее камбиальная активность может быть выражена в листьях некоторых вечнозеленых растений. У черешчатых листьев в черешке обычно имеется несколько коллатеральных пучков, располагающихся в виде полукольца (конский каштан, орех, платан). Но в нем может находиться и один пучок, причем разных типов: коллатеральный (бересклет, камелия), биколлатеральный (тыква) или концентрический (апельсин, лимон и др.).

В проводящем коллатеральном пучке ксилема всегда обращена к верхней стороне листа. В пучках (за исключением самых мелких) в ксилеме имеются трахеи, а во флоэме — ситовидные трубки. В мелких пучках ксилема представлена трахеями, а флоэма — паренхимными клетками. Находящиеся по краям пластинки окончания жилок состоят лишь из одной-двух трахеид. Проводящие пучки окружены однослойной *обкладкой* из паренхимных клеток, проходящей до конца пучков и отделяющей их от мезофилла. Она значительно увеличивает поверхность контактов между проводящими тканями пучка и клетками мезофилла. Обкладка пучка может быть представлена и склеренхимой. Пучки обычно располагаются в верхнем слое губчатого мезофилла. Самые мелкие пучки пронизывают все области фотосинтезирующей паренхимы листа и в ней заканчиваются.

Механические ткани особенно важны для листьев с плоскими пластинками — пронизывая все ткани пластинки, они придают ей необходимую прочность и позволяют противостоять факторам внешней среды (ветер, дождь, град и т.д.). *Колленхима* находится обычно в черешке, не мешая ему благодаря своей пластичности изменять положение в про-

странстве. В листовой пластинке она встречается только у двудольных растений — располагается под верхней эпидермой над самыми крупными жилками. У некоторых растений (фикус) она может образовываться и под жилками. *Склеренхима* тоже обычно приурочена к пучкам — она огибает флоэму. В некоторых случаях склеренхима может развиваться и над ксилемой. У однодольных (особенно злаков) она может окружать весь пучок. С возрастом порядка ветвления жилок количество механических тканей вокруг них уменьшается. Вокруг мелких жилок механических тканей нет.

В листьях однодольных растений склеренхима образуется не только в виде обкладки вокруг пучков, но и в виде обособленных тяжей, например у пальм. У обитателя засушливых степей — ковыля склеренхимные обкладки пучков и связанные с ними вертикальные тяжи склеренхимы образуют своеобразные балки, пронизывающие толщу пластинки листа и придающие ей жесткость и прочность. Более того, именно наличием этих склеренхимных балок объясняют сегодня способность листа ковыля скручиваться в трубку при дефиците влаги. У некоторых растений (ирис, синеголовник) тяжи склеренхимы могут располагаться под эпидермой по краю листовой пластинки.

В тканях листа в виде *идиобластов* встречаются и отдельные *склереиды*. Размеры и форма их разнообразны. В мезофилле листьев камелии и чая можно обнаружить многолучевые *астросклереиды*, названные так из-за звездообразной формы. У растений с зубчатым или пильчатым краем листовой пластинки (земляника, лапчатка и др.) склереиды располагаются в глубине вырезов, снижая риск ее разрыва.

7.3.2. Особенности анатомического строения листа хвойных растений

Хвоинки — многолетние *игловидные* листья хвойных (ели, сосны, пихты и др.) имеют свои анатомические особенности, во многом связанные с их способностью неоднократно успешно перезимовывать (рис. 101). Вот в чем заключаются эти особенности у хвоинки сосны лесной. *Эпидерма* сосны покрыта снаружи толстой кутикулой. Стенки ее клеток очень толстые и одревесневшие. Одревесневают даже стенки замыкающих клеток сильно заглубленных устьиц. Под эпидермой располагается еще один защитный слой клеток — *гиподерма*. Стенки ее клеток также равномерно утолщаются и одревесневают. Особенно хорошо развита гиподерма в ребрах хвоинки — здесь она состоит из двух-трех слоев клеток. Эпидерма и гиподерма придают хвоинке жесткость и прочность, надежно защищают ее ткани от потери воды.

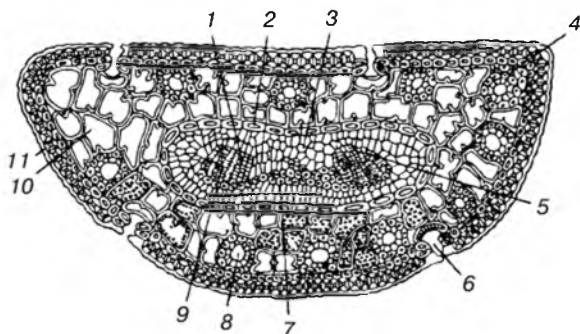


Рис. 101. Строение хвоинки сосны (*Pinus sp.*) на поперечном срезе

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 2003, с изм.):

- 1 — проводящий пучок; 2 — эндодерма; 3 — трансфузионная паренхима;
4 — гиподерма; 5 — ксилема; 6 — устьице; 7 — склеренхима; 8 — смоляной ход;
9 — луб; 10 — складчатый мезофилл; 11 — эпидерма

Мезофилл в хвоинке сосны *однородный*, но особый — *складчатый*. Складки образуются двумя путями: образованием выростов на внутренней поверхности стенок клеток и за счет втягивания (инвагинации) стенок внутрь клеток. Такая особенность строения клеток значительно увеличивает площадь прилегающего к стенке слоя цитоплазмы с хлоропластами, а значит, и фотосинтезирующую поверхность всего мезофилла (внутреннюю поверхность листа). В мезофилле под гиподермой находятся *схизогенные смоляные ходы*, однослойные стенки которых состоят из толстостенных, но не одревесневших волокон. Смоляные ходы выстланы *эпителиальными клетками*, вырабатывающими смолу.

В центральной части хвоинки, отделенной от мезофилла эндодермой, находятся два *коллатеральных пучка*, ксилемная часть которых обращена к плоской (значит, верхней) стороне хвоинки. Между пучками на уровне флоэмы расположен тяж склеренхимы. Пространство между эндодермой и пучками заполнено *трансфузионной тканью*, обеспечивающей перемещение веществ между мезофиллом и проводящими тканями пучков.

7.3.3. Старение листьев и листопад

Период функционирования листьев у разных растений неодинаков. Его продолжительность варьируется от нескольких недель (у растений-эфемеров) до десятков (сосна остистая) и более лет. Рано или поздно у всех растений листья стареют и отмирают. Стареющий лист в связи с разрушением хлорофилла желтеет или краснеет — проявляются мас-

кировавшиеся хлорофиллом каротиноиды и антоцианы. Из отмирающих листьев оттекают в другие органы растения органические вещества (углеводы, аминокислоты и др.). В то же время в нем накапливаются вещества, подлежащие удалению из растения, главным образом кристаллы ядовитого оксалата кальция.

У однодольных и большинства двудольных травянистых растений отмерший лист долго остается на стебле, постепенно сгнивая и разрушаясь. У древесных двудольных растений отмершие листья опадают. Сбрасывание растениями старых отмерших листьев называют *листопадом*. Растения, обитающие в областях с умеренным климатом, освобождаются от листьев ежегодно перед наступлением холодного периода. У покрытосеменных растений субтропиков и тропиков старые листья тоже регулярно опадают, но по очереди, а не все сразу. Поэтому эти растения называют *вечнозелеными* — на них всегда есть листья. В регионах умеренного климата своей «вечнозеленостью» нас радуют только голосеменные хвойные (кроме лиственницы и метасеквойи).

Опадению листа предшествует образование *отделительного слоя* в основании его черешка (рис. 102). Целлюлозные стенки мелких клеток отделительного слоя быстро ослизняются, и клетки легко разъединяются. В результате именно по этому слою лист и отделяется от стебля. Предварительно сосуды проходящих через черешок пучков закупориваются *тилами*, *камедями* или *слизями*, ситовидные трубки — *каллёзой*. В итоге лист оказывается висющим на проводящих пучках, которые скоро разрываются, не выдержав тяжести листа и порывов ветра. На месте отделения листа от стебля остается *листовой рубец*, поверхность которого защищена пробкой. Защитный пробковый слой возникает еще до опадения листа в результате суберинизации стенок у клеток, примыкающих к отделительному слою изнутри. На листовом рубце бывают хорошо заметны следы от проводящих пучков — *листовые следы*.

Листопадность — выработанное в процессе эволюции приспособление, позволяющее растениям переносить неблагоприятный период изменения кли-

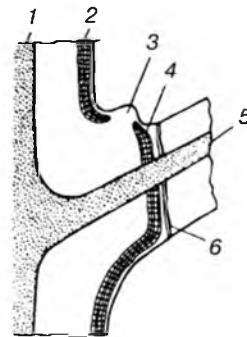


Рис. 102. Образование отделительного слоя у листа (по Л.С. Родман, 2001, с изм.): 1 — проводящие ткани стебля; 2 — перидерма стебля; 3 — пазушная почка; 4 — пробковый слой под основанием листа; 5 — проводящий пучок; 6 — отделительный слой

матических условий, сохраняя жизнеспособными внутренние ткани осевых органов. Она позволяет значительно уменьшать испарение воды в условиях ее дефицита, снижает риск поломки ветвей под тяжестью снега. У вечнозеленых растений, живущих в условиях теплого и влажного климата, значение опадения листьев заключается только в удалении из растения ненужных веществ и обновлении фотосинтезирующего аппарата.

Своевременное сбрасывание листьев — залог успешной перезимовки плодовых деревьев и кустарников. Так как опадение листьев связано с действием определенных гормонов, синтезируемых растением в ответ на изменяющиеся условия внешней среды (сокращение светового периода, понижение температуры и т.д.), оно может быть вызвано искусственно. Обработка растений специальными веществами — *дефолиантами* вызывает *дефолиацию* — сбрасывание листьев. В некоторых случаях это значительно облегчает уборку урожая (например сбор хлопка) или подготовку растения к перезимовке. Процессы, происходящие в листе при искусственной дефолиации, не отличаются от таковых при естественном старении, отмирании и опадении листа. Дефолианты, значительно ускоряя процесс старения листа, не оказывают негативного воздействия на жизнедеятельность всего растения.

Контрольные вопросы

Анатомия корня. Какие зоны выделяют по длине корня? Какие гистогены выделяют в апексе корня? Какое строение корня называют первичным? Что называют симпластом и апопластом? Какова роль эндодермы в корне? С образованием каких меристем связан переход от первичного ко вторичному строению корня? Какой процесс называют «линькой корня» и почему он происходит? В чем заключаются различия в анатомии корнеплодов моркови, редьки и свеклы? Какова роль перicycle в корне?

Анатомия стебля. Каково первичное строение стебля? Какими тканями представлены первичная кора и центральный цилиндр? Какие растения сохраняют первичное строение стебля в течение всей жизни? В чем различия в анатомии стебля между однодольными и двудольными растениями? Как изменяется с возрастом анатомия соломины? Какие типы строения стебля выделяют у двудольных растений? В чем основные отличия анатомии стебля древесного растения? Что называют годичным кольцом? Чем ядровая древесина отличается от заболони?

Анатомия листа. Как происходит морфогенез листа? Чем дорсо-вентральный лист отличается от изолатерального? Какой лист называют

унифациальным? Какие типы мезофилла встречаются в листьях? Каковы особенности анатомии хвоинки? Каков механизм и причины листопада? Зачем у культивируемых растений проводят искусственную дефолиацию?

Глава 8. РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

8.1. Типы размножения растений

Всем живым организмам свойственна способность к *размножению* — воспроизведению себе подобных, обеспечивающему преемственность и непрерывность жизни. Размножение приводит к увеличению числа особей какого-либо вида, способствует расширению занятых ими территорий. В результате смены череды поколений поддерживается длительное существование вида. При размножении организмов могут возникать особи с новыми, ранее не встречавшимися признаками, что дает материал для естественного или искусственного отбора. Раздел биологии, изучающий все аспекты размножения организмов, называется *репродуктивной биологией*. Размножение растений происходит при помощи образуемых ими *диаспор* — частей растения, естественно отделяющихся от материнской особи и служащих для размножения. Diasпоры могут быть представлены фрагментами вегетативных органов растений, их метаморфозами, спорами, плодами и семенами. Репродуктивная биология изучает закономерности формирования диаспор, их строение, отделение от материнского организма и распространение, сохранность и жизнеспособность, способность образовывать новые дочерние растения, влияние на размножение растений экологических условий. Таким образом, репродуктивная биология решает не только теоретические, но и важные практические проблемы.

Все способы, с помощью которых происходит размножение растений, сводятся к двум основным типам — *половому* и *бесполому*. При бесполом размножении диаспоры образуются у одного организма, и из них развиваются новые особи, генетически не отличающиеся от исходного организма. Изменения в их генотипе могут возникать лишь в результате случайных мутаций. Половое размножение осуществляется с участием двух организмов, и ему обязательно предшествует половой процесс, в результате которого образующиеся впоследствии диаспоры будут иметь новый, ранее не существовавший набор генов.

Бесполое размножение существует в двух формах: вегетативное и собственно бесполое размножение.

8.2. Бесполое размножение

8.2.1. Вегетативное размножение

Образующиеся при вегетативном размножении диаспоры представлены частями вегетативных органов растений или их метаморфозами. Вегетативно способны размножаться все группы растений. Наибольшей способностью к вегетативному размножению отличаются покрытосеменные растения, у них же можно наблюдать и наибольшее разнообразие диаспор. Различают естественное и искусственное (с помощью человека) вегетативное размножение растений.

Естественное вегетативное размножение играет в жизни растений очень большую роль. Оно позволяет растениям быстро захватывать новые территории, особенно в тех условиях, где семенное размножение затруднено или вообще не происходит. Обычно покрытосеменные растения размножаются с помощью *специализированных органов вегетативного размножения*: корневищ (ирис, пырей, сныть), клубней (батат, картофель, топинамбур), луковиц (лилия, лук, тюльпан), клубнелуковиц (гладиолус, крокус), бульбиль (лилия тигровая), прикорневых розеток (земляника, камнеломка).

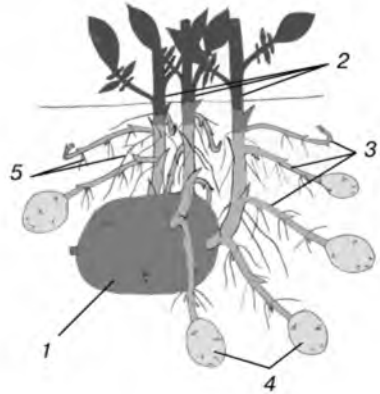
Совокупность всех вегетативных потомков одного растения, развившегося из семени или споры, называют клоном. Клоны могут быть представлены огромным числом особей. Трудно даже представить, каким числом особей представлен клон какого-нибудь популярного в мире сорта картофеля, земляники или тюльпана.

Как уже отмечалось выше (см. 5.7.1), у многих растений образуются высокоспециализированные побеги вегетативного размножения с выраженной столонной частью, обеспечивающей *отдаление* и быстрое *отделение* дочернего растения от материнского. С помощью таких побегов размножается и картофель — важнейшая продовольственная культура мира. Выращивают его из клубней. Разрабатываемые методы семенного его размножения пока большого распространения не получили. **Морфогенез (процесс формообразования)** растений картофеля при развитии их из клубня проходит следующим образом (рис. 103).

Надземные побеги возобновления формируются из верхушечной и пазушных почек клубня. Первые метамеры этих побегов находятся в почве, поэтому их листья — мелкие, чешуевидные. После выхода побегов на поверхность почвы у них начинают образовываться фотосинтезирующие листья срединной формации — простые, прерывисто-непарноперисторассеченные, без прилистников. Выход побегов возобновления на поверхность почвы совпадает с началом образова-

Рис. 103. Развитие растения картофеля (*Solanum tuberosum*) из клубня (по О.А. Коровкину, 1979):

- 1 — высаженный клубень;
- 2 — надземные побеги возобновления, формирующиеся из верхушечной и пазушных почек клубня;
- 3 — столоны, развивающиеся из нижних пазушных почек побегов возобновления;
- 4 — молодые клубни;
- 5 — узловые придаточные корни



ния побегов вегетативного размножения из почек в пазухах их нижних чешуевидных листьев. На каждом побеге возобновления формируется от трех до десяти побегов вегетативного размножения (больше — у позднеспелых сортов). Развитие побегов вегетативного размножения начинается с формирования их столонной части. Столоны быстро растут и могут ветвиться — из их пазушных почек формируются боковые столоны следующего порядка. У возделываемых сортов растений длина столонов небольшая — 5–20 см, что облегчает уборку урожая (у растений дикорастущих видов она может достигать 2 м!). Начало образования бутонов у надземных побегов совпадает с началом образования клубневой части у побегов вегетативного размножения. Она формируется после столонной части и отличается от нее короткими и толстыми междоузлиями стебля. Мелкие чешуевидные листья можно заметить только у верхних метамеров молодых клубней — они быстро отмирают и опадают. Если на узлах столонов развиваются придаточные корни, то на клубнях картофеля придаточные корни никогда не образуются. В учебной литературе можно встретить утверждение, что клубень формируется за счет утолщения стебля верхушки столона. Это неверно: граница между столонной и клубневой частями побега вегетативного размножения очень четкая — метамеры столона в формировании клубня участия не принимают.

Молодые клубни у всех сортов белого цвета и покрыты эпидермой. По мере вызревания они покрываются перидермой и приобретают сортовую окраску. Большая часть клубня представлена запасующей паренхимой, проводящие ткани выражены слабо. После отмирания столонной части клубни оказываются изолированными от материнского растения и друг от друга. На их нижней части хорошо заметен

след от отмершего столона, который в растениеводстве называют пуповиной. После перезимовки из верхушечной почки клубня следующей весной образуется третья часть побега вегетативного размножения — надземная фотосинтезирующая часть. Развитие побега вегетативного размножения завершится формированием верхушечного соцветия — двойного завитка. Таким образом, побег вегетативного размножения проходит свой онтогенез за два периода вегетации, т.е. он дициклический. В первый год у него формируются столонная и клубневая части, на второй год — надземная фотосинтезирующая часть. На второй год жизни меняется и направление роста побега — с плагитропного на ортотропное. Так как ежегодное возобновление растений происходит только за счет побегов вегетативного размножения, то можно констатировать, что клон картофеля (совокупность всех вегетативных потомков) представлен совокупностью побегов вегетативного размножения возрастающего порядка (рис. 104). В виде таких же клонов существуют и другие хозяйственно-ценные столонообразующие растения с клубнями побегового происхождения: топинамбур, стахис Зибольда, кислица клубненосная, стрелолист обыкновенный.

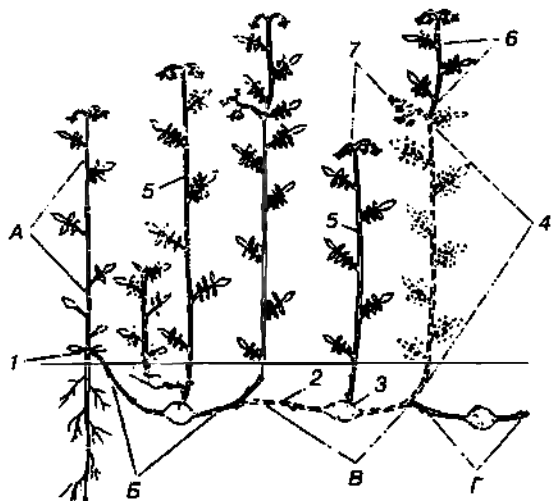


Рис. 104. Схема строения побеговой системы клона картофеля (*Solanum tuberosum*) (по О.А. Коровкину, 2005):

- А — главный побег; Б, В, Г — побеги вегетативного размножения возрастающего порядка: 1 — семядольный узел; 2–4 — побег вегетативного размножения (2 — стolon; 3 — клубень; 4 — надземная фотосинтезирующая часть); 5 — побег возобновления, развившийся из боковой почки клубня; 6 — побег продолжения; 7 — верхушечное соцветие

Искусственное вегетативное размножение проводят для получения потомков от ценных культивируемых растений, которые сами бесполом путем размножаться не могут. Вегетативное размножение позволяет сохранить у дочерних растений ценные качества родителя, теряющиеся при половом (семенном) размножении. Искусственное вегетативное размножение растений называют *клонированием*. Растения обычно размножают черенками, прививками, отводками.

Черенками, как правило, размножают плодовые и декоративные растения. Побеговый черенок представляет собой часть побега, состоящую обычно из двух-трех метамеров. На нижнем срезе погруженного в субстрат черенка образуются раневые меристемы и формируется *каллус*, из которого формируются придаточные корни и почки. У многих растений придаточные корни возникают непосредственно на нижней части стебля черенка, а из его пазушных почек развиваются побеги. Побеговыми черенками размножают виноград, смородину, крыжовник, пеларгонию, флоксы, розы и др. Широкое распространение получило «зеленое черенкование» — выращивание растений из черенков, полученных от молодых побегов с неодревесневшим стеблем, в специальных условиях (регуляторы роста, искусственный туман и т.д.). Этот метод значительно расширил список культивируемых растений, размножаемых вегетативно.

Многие декоративные растения (бегонию, глоксинию, сенполию и др.) размножают листьями — *листовыми черенками*. Из образующегося на конце черешка каллуса развиваются придаточные почки и корни. Корнеотпрысковые растения (вишню, облепиху, сирень, сливу) можно размножать *корневыми черенками*.

Отводком — пригнутым к земле и укоренившимся побегом размножают смородину, крыжовник, спирею и другие кустарники. Такой способ вегетативного размножения можно наблюдать и в природе: легко укореняются лежащие ветви ивы, липы, черемухи, пихты.

Прививка заключается в приживлении черенка одного растения на другом растении. Прививаемое растение называют *привоем*, а то, к которому прививают, — *подвоем*. Существует много способов прививки, различающихся сроками, прививаемым материалом (черенок или одна почка), методом соединения привоя с подвоем.

В середине XX в. стал активно разрабатываться необычный способ клонирования растений — метод *культуры клеток и тканей*. Ученым удалось научиться выращивать целые растения из группы клеток и даже из одной клетки, помещенных в среду, содержащую питательные вещества и необходимые гормоны. В основе метода лежит *тотипотентность*

клеток. В каждой из них содержится полный набор генов организма, что позволяет при определенных условиях полностью реализовывать генетическую программу его развития. Новые организмы получают обычно из клеток верхушечных меристем. Размножение растений с помощью культуры тканей называют *клональным микроразмножением*. Особенно актуальным оказался этот метод для оздоровления растений при поражении их патогенными вирусами. Оказалось, что у пораженного вирусами растения свободными от них оказываются только клетки апикальной меристемы, куда вирусы не успевают проникнуть. Из этих клеток выращивают здоровые растения, которые затем размножают вегетативно более традиционным методом — черенкованием. Из одного растения в год можно получить свыше 1 млн генетически идентичных здоровых растений. Так освобождают от вирусной инфекции ценные сорта гвоздики, земляники, картофеля и др. Немалые затраты окупаются резким повышением урожайности у здоровых растений. Клональное микроразмножение применяют и для более быстрого размножения особо ценных растений.

8.2.2. Собственно бесполое размножение

Собственно бесполое размножение осуществляется специализированными клетками — *спорами*, которые образуются в *спорангиях*. У водорослей спорангии одноклеточные, у высших растений — многоклеточные. Споры всегда гаплоидны. Если они образуются на гаплоидном организме (ряд видов водорослей), то их возникновению предшествует митоз, которым делится материнская клетка спор, если на диплоидном (высшие растения) — материнская клетка спор делится мейозом. Споры, образовавшиеся в результате митоза, называют *митоспорами*, а в результате мейоза — *мейоспорами*. Процесс формирования спор называется *спорогенезом*.

У высших растений споры самостоятельно передвигаться не могут. Неподвижные споры называют *апланоспорами*. Распространяются они ветром. У них имеется твердая клеточная стенка, защищающая их от высыхания. У большинства обитающих в воде водорослей споры снабжены жгутиками и поэтому легко передвигаются в толще воды, их называют *зооспорами*. У зооспор нет клеточной стенки.

У всех семенных растений, а также некоторых плаунов и папоротников образуются споры двух типов: мелкие — *микроспоры* и крупные — *мегаспоры*. Развиваются они соответственно в *микро-* и *мегаспорангиях*. Между микро- и мегаспорами существуют не только морфологические,

но и физиологические различия. В результате все высшие растения делят на *равноспоровые* и *разноспоровые*. Появление *разноспоровости* сыграло большую роль в эволюции высших растений.

Из спор могут развиваться либо новые организмы, идентичные материнскому (у водорослей), либо половое гаплоидное поколение — *гаметофит*, или *заросток* (все высшие растения и некоторые водоросли).

8.3. Половое размножение

Половое размножение происходит в результате слияния двух гаплоидных половых клеток — *гамет*, которое приводит к образованию диплоидной клетки — *зиготы*. Процесс слияния гамет называется *оплодотворением*. Растительный организм, на котором образуются гаметы, называют *гаметофитом*. На гаметофите образуются органы полового размножения — *гаметангии*. (Их нельзя называть половыми органами!) Мужские гаметангии называются *антеридиями*; в них образуются мужские гаметы — *сперматозоиды*. Женские гаметангии называются *архегониями* (у водорослей — *оогониями*); в них формируются женские гаметы — *яйцеклетки*. Процесс образования гамет в гаметангиях называют *гаметогенезом*. У водорослей гаметангии (как и спорангии) — одноклеточные.

Гаметофиты (половые поколения) бывают разными по полу. У всех семенных, высших разноспоровых растений и у ряда видов мхов они раздельнополые: на мужских образуются только антеридии, на женских — только архегонии. У всех остальных высших споровых гаметофиты обоеполые — на каждом образуются и антеридии, и архегонии. У разноспоровых растений из микроспор развиваются мужские гаметофиты, из мегаспор — женские.

После оплодотворения в ядре образовавшейся зиготы оказывается *диплоидный набор хромосом*, т.е. в ней объединяются гены, а следовательно, и наследственные свойства двух гамет, происходящих обычно от разных растений. Образование в зиготе нового, ранее не существовавшего набора хромосом (и набора генов) представляет собой генетическую основу внутривидовой изменчивости. Таким образом, при половом размножении возникают новые сочетания генов, что способствует изменчивости организмов и тем самым повышает их способность приспосабливаться к условиям окружающей среды. При половом размножении могут появляться организмы, сочетающие в себе ряд полезных признаков, полученных ими от отца и матери, что может значительно

повысить их жизнеспособность и продуктивность. В агропроизводстве половое размножение растений играет особенно важную роль при создании новых высокоурожайных сортов и гибридов возделываемых растений.

Значение и сущность полового процесса едины для всех организмов. Однако формы полового процесса зависят от уровня развития организма, среды его обитания и ряда других факторов. По строению гамет выделяют следующие *типы полового процесса*.

Хологамия — простейший половой процесс, при котором сливаются два одноклеточных организма, внешне неотличимых друг от друга. Встречается у примитивных водорослей, клетки которых лишены клеточной стенки (например дуналиелла).

У большинства растений формируются специализированные клетки — гаметы. У гамет нет клеточной стенки, но могут иметься жгутики.

Изогамия встречается у водорослей (улотрикс). Обе гаметы равны по размеру и подвижны. Их слияние обусловлено физиологическими различиями.

Гетерогамия отличается подвижными гаметами разных размеров (водоросли).

Оогамия — наиболее распространенный тип полового процесса, встречающийся у многих водорослей и всех высших растений. Женская гамета (*яйцеклетка*) неподвижна, отличается значительно более крупными размерами, содержит запас питательных веществ. Мужская гамета (*сперматозоид*) подвижна и мала; отличается крупным ядром, небольшой цитоплазмой и наличием жгутиков.

У водорослей яйцеклетка образуется в одноклеточном *оогонии*, сперматозоиды — в одноклеточном *антеридии*. Созревшие сперматозоиды покидают вскрывшийся антеридий и плавают в воде. Оплодотворение происходит либо в воде, либо в оогониях.

У живущих на суше высших растений оогамия имеет свои особенности, связанные с необходимостью дополнительной защиты гамет в условиях наземного существования. Яйцеклетка у высших растений образуется в многоклеточном колбовидном *архегонии*. Его стенка представлена однослойной эпидермой. Яйцеклетка находится в нижней расширенной части архегония — брюшке. Верхняя узкая его часть называется шейкой, в ней находится вертикальный ряд *шейковых канальцевых клеток*. В месте перехода шейки в брюшко располагается *брюшная канальцевая клетка*.

Мужской гаметангий — антеридий у высших растений тоже многоклеточный. Под однослойной эпидермой у него находится сперма-

генная ткань, из клеток которой образуются сперматозоиды. После расслизнания стенки антеридия созревшие сперматозоиды должны попасть в воду, которая необходима для осуществления полового процесса у высших споровых растений.

При созревании яйцеклетки шейковые и брюшная канальцевая клетки архегония расслизняются, и по образовавшейся слизи сперматозоиды могут проникнуть к яйцеклетке. У некоторых растений архегонии способны выделять специальные вещества, привлекающие сперматозоиды и направляющие их к яйцеклетке (имеет место *хемотаксис*).

Так как сперматозоиды подвижны только в воде, наличие капельно-жидкой воды — неперенное условие прохождения полового процесса у всех растений, кроме семенных. У семенных растений (за исключением саговников и гинкго), приспособившихся к жизни на суше, сперматозоиды утратили жгутики и стали неподвижными. Неподвижные мужские гаметы называют *спермиями*.

Оогамию считают наиболее эволюционно продвинутым половым процессом. Ее биологическое значение заключается в следующем. Крупная неподвижная яйцеклетка, находящаяся внутри архегония, обеспечивает запас питания и защиту для дальнейшего развития зиготы, что важно в условиях наземной жизни. Уменьшение размеров сперматозоидов делает их способными передвигаться в тончайшем слое воды, образуемом при выпадении дождя или росы. Увеличение их числа повышает вероятность осуществления полового процесса.

Еще один своеобразный тип полового процесса — *конъюгацию* — можно наблюдать у некоторых водорослей. При этом типе полового процесса сливаются не гаметы, а вегетативные (соматические) клетки двух особей.

8.4. Чередование ядерных фаз и поколений

Так как в результате полового процесса число хромосом в зиготе удваивается, то у всех организмов, размножающихся половым путем, происходит процесс, предотвращающий неизбежное прогрессирующее удвоение числа хромосом в череде следующих друг за другом поколений. Этот важный процесс представляет собой редукционное деление клетки — мейоз. Именно в результате мейоза из диплоидных клеток образуются гаплоидные — с одинарным набором хромосом в ядре. Если у человека и всех высших животных мейотическое деление клеток происходит непосредственно перед образованием гамет, то у растений такая смена ядерных фаз (с гаплоидной на диплоидную и наоборот) происходит неодинаково.

Существуют растительные организмы, которые всю свою жизнь проводят в диплоидном состоянии, например бурая водоросль фукус. Такие растения называют *диплобионтами*. Мейоз в антеридиях и оогониях фукуса проходит перед образованием гамет. После полового процесса из диплоидной зиготы развивается новая диплоидная особь фукуса. Таким образом, любая особь фукуса в любой момент ее жизни представляет *диплофазу* (диплоидную фазу), а *гаплофаза* ограничена лишь временем существования гамет. Границы между ядерными фазами — возникновение гамет и половой процесс.

Растение, проводящее жизнь в гаплоидном состоянии, называют *гаплобионтом*. Примером могут служить зеленые водоросли хара, спирогира, улотрикс. У гаплобионтов гаметы образуются в результате митоза, а не мейоза. Мейозом же у них делится образующаяся в результате полового процесса диплоидная зигота, образуя четыре мейоспоры, из которых развиваются четыре новые гаплоидные особи. В данном случае эффективность полового размножения значительно выше, чем у диплобионтов. Переход из гаплофазы в диплофазу совершается при половом процессе, а из диплофазы в гаплофазу — при образовании мейоспор, а не гамет.

У ряда водорослей (например бурой водоросли ламинарии) и всех высших растений происходит чередование поколений: бесполого — *спорофита* и полового — *гаметофита*. У диплоидного спорофита в спорангиях в результате мейоза образуются гаплоидные мейоспоры. Из спор развиваются половые поколения — гаплоидные гаметофиты. В гаметангиях гаметофитов в результате митотического деления образуются гаплоидные гаметы. В образующейся при их слиянии зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом. Из зиготы развивается новый диплоидный спорофит. Если спорофит и гаметофит одинаковы по строению, то говорят об *изоморфной смене поколений*, если нет — о *гетероморфной*. Для высших растений типична только гетероморфная смена поколений, для водорослей — и та и другая.

Контрольные вопросы

Какие типы размножения растений выделяют? Чем бесполое размножение отличается от полового? Какие способы бесполого размножения известны? Чем искусственное вегетативное размножение отличается от естественного? Что такое клон? Какие типы половых процессов известны? Что называют спорофитом и гаметофитом? Что понимают под гетероморфной сменой поколений?

СИСТЕМАТИКА ЦАРСТВА
РАСТЕНИЯ — PLANTAE

Глава 9. СИСТЕМАТИКА КАК НАУКА

9.1. Введение в систематику

В окружающем нас мире существует не менее 2 млн видов живых организмов, а еще около 500 млн видов вымерло в предшествующие геологические эпохи. Биологическая наука, изучающая разнообразие организмов и причины происхождения этого разнообразия, называется *систематикой*. Главной задачей ботанической систематики является сведение в систему всех знаний об известных науке видах растений. На основе изучения и описания всех известных видов растений систематика распределяет их по группам на основе сходства их строения и родственных связей между ними. Она стремится расположить виды в таком порядке, который отражал бы историю их развития от древнейших примитивных форм до самых современных и сложных. Опираясь на принципы эволюционного учения, современная систематика использует несколько важных методов исследования.

Сравнительно-морфологический метод заключается в установлении сходства и различий между разными группами растений; он позволяет судить об истории их развития и родственных отношениях. *Палеоботанический метод* основан на изучении ископаемых останков давно вымерших растений. *Онтогенетический метод*, используя данные об индивидуальном развитии растений (онтогенезе), позволяет составить представление об их историческом развитии (*филогенезе*). *Физиолого-биохимический метод* устанавливает родство растений по степени идентичности их химического состава. *Цитологический метод* позволяет делать выводы о близости видов на основе их хромосомного набора.

Современная систематика включает в себя несколько тесно связанных между собой разделов: таксономию, номенклатуру и филогенетику.

Таксономия — учение о классификации организмов, включая методы и правила классификации. **Классификация** — это распределение организмов в соответствии с их сходством и различиями по определенной системе соподчиненных категорий. Классификация не только выявляет сходство и различия между видами, но и дает им научно обоснованную оценку. Конечная задача таксономии — разработка такой научно обоснованной классификации, которая содержала бы максимум информации о видах и систематических категориях более высокого ранга.

Номенклатура. Классификация организмов невозможна без закрепления за ними определенных названий. Совокупность названий растительных организмов и таксономических категорий, используемых в систематике, составляет *ботаническую номенклатуру*. Разработан обязательный для всех ботаников свод правил, регулирующих установление и использование названий для ныне живущих и ископаемых растений, грибов и прокариотических организмов, — «*Кодекс международной ботанической номенклатуры*».

Под *таксономическими категориями* понимают определенные ранги классификации — ступени иерархии. Основными таксономическими ботаническими категориями являются: *вид, род, семейство, порядок, класс, отдел, царство*. При необходимости могут быть использованы и промежуточные таксономические категории, например подвид, подкласс или подцарство. Таксономические категории абстрактны. Совокупность *реально существующих* организмов, отнесенных к определенной таксономической категории, называется *таксоном*. Таксон — понятие конкретное. Например, род подсолнечник и вид подсолнечник однолетний — два конкретных таксона.

Внутри вида часто выделяют более мелкие таксономические категории: *подвид, разновидность, форму*. Для культивируемых растений необходима еще одна таксономическая категория — *сорт*.

В середине XVIII в. К. Линней ввел для обозначения каждого вида организмов названия, состоящие из двух слов: названия рода и видового эпитета (*бинарную номенклатуру*). Например, яблоня домашняя — *Malus domestica*, пшеница твердая — *Triticum durum*.

Виды объединяются в роды, роды в семейства, семейства в порядки, порядки в подклассы, подклассы в классы, классы в отделы. Например, роды горох, клевер и фасоль относятся к семейству бобовых. Оно в свою очередь входит в порядок Бобовоцветные, который относят к подклассу Розиды. Этот подкласс включают в класс Двудольные отдела Покрыто-

семенные (Магнолиевые). Отдел Покрытосеменные относится к подцарству Высшие растения (Зародышевые) царства Растения.

Сегодня большинство ученых признают существование на нашей планете пяти царств организмов: *Вирусы*, *Дробянки (Бактерии)*, *Грибы*, *Растения* и *Животные*. Вирусы отличаются от всех остальных организмов отсутствием клеточного строения. Все остальные организмы, имеющие клеточное строение, делят на две естественные группы: *предъядерные (прокариоты)* и *ядерные (эукариоты)*.

Доклеточные организмы

I. Царство Вирусы

Клеточные организмы

Прокариоты (предъядерные)

II. Царство Дробянки (Бактерии)

Эукариоты (ядерные)

III. Царство Грибы

IV. Царство Растения

V. Царство Животные

Филогенетика. Третий раздел современной систематики — филогенетика изучает историческое развитие живых организмов (их филогенез). Ее задача — выявлять родство организмов в историческом плане и устанавливать закономерности исторического развития как всего мира живых организмов в целом, так и его отдельных систематических групп. При этом филогения изучает эволюцию и родственные отношения на всех уровнях — от родового и выше. Филогенетика занимается и такими важными проблемами, как перспективы эволюции и возможности влияния на эволюционные процессы, изучение механизмов *микроэволюции*, приводящих к появлению новых видов, закономерности эволюции и происхождение видов культивируемых растений. Основа филогенетики — *эволюционная теория*.

9.2. Общая характеристика растений как объектов систематики

Растения — *автотрофные эукариотические* организмы. Для них типичны способность к фотосинтезу, жесткая целлюлозная клеточная стенка и отложение крахмала в качестве основного запасного вещества. Встречающаяся у некоторых растений-паразитов способность к гетеротрофному питанию всегда вторичного происхождения.

Таблица 9.1

Георазнообразие растений

Эра	Период	Начало, млн лет назад	Растительный мир
Кайнозойская (продолжительность 67 млн лет)	Антропоген (четвертичный)	1,5	Растительный мир принимает современный облик
	Неоген	2,5	Господство покрытосеменных растений
Мезозойская (продолжительность 163 млн лет)	Палеоген	67	
	Мел	137	Вымирание многих групп папоротников и голосеменных. Появление и быстрое распространение покрытосеменных растений
	Юра	195	Господство голосеменных растений
	Триас	230	Развитие голосеменных растений
Палеозойская (продолжительность 345 млн лет)	Пермь	285	Исчезновение древовидных плаунов, хвощей и папоротников, распространение голосеменных растений
	Карбон	350	Мощный расцвет папоротниковидных
	Девон	410	Расцвет протеридиофитов и смена их папоротниковидными
	Силур	440	Широкое распространение водорослей. Выход растений на сушу — появление протеридиофитов
	Ордовик	500	Процветание всех отделов водорослей
Протерозойская	Кембрий	570	
	—	2 600	Развитие эукариотных одноклеточных и многоклеточных организмов, возникновение основных отделов водорослей
Архейская	—	> 3 500	Появление прокариотных организмов: бактерий и цианобактерий

На нашей планете первые растения появились в *протерозойскую эру*, когда жизнь могла существовать только в водной среде (табл. 9.1). Это были основные группы водорослей. Наиболее архаичными из них считаются микроскопические одноклеточные подвижные водоросли. В конце протерозоя — начале палеозоя возникли первые наземные растения. Их эволюция привела к появлению в середине палеозойской эры (конец силура) высших наземных растений, господство которых сохраняется на Земле в течение всех последующих геологических эпох вплоть до нашего времени.

Благодаря наличию фотосинтезирующих пигментов растения способны улавливать солнечную энергию и, используя ее, синтезировать органические вещества из неорганических. Поглощая в процессе фотосинтеза диоксид углерода и выделяя кислород, растения поддерживают постоянный состав атмосферы и способствуют созданию озонового слоя, защищающего все живое на планете от губительного действия ультрафиолета. Именно растения делают возможным существование на нашей планете животных и человека.

В настоящее время в царстве Растения принято выделять три *подцарства*: Багрянки, или Красные водоросли (*Rhodobionta*), Настоящие водоросли (*Phycobionta*) и Зародышевые, или Высшие, растения (*Embryobionta*). Багрянки и настоящие водоросли, вегетативное тело которых не разделено на органы и ткани, часто называют низшими растениями, или *водорослями* (*Algae*). У высших растений хорошо выражены органы и ткани, обеспечившие им возможность существовать в наземной среде. Из зиготы у них, как правило, развивается многоклеточный зародыш, чем и объясняется их название.

Учитывая предназначение настоящего учебного пособия, нам представляется целесообразным дать общую характеристику багрянок и настоящих водорослей, рассматривая их как группу низших растений — водорослей.

Контрольные вопросы

Какие методы исследования применяются в систематике? Какие разделы включает систематика? Каковы основные ботанические таксономические категории? Что понимают под бинарной номенклатурой? Каковы основные отличия растений от животных? Какие подцарства выделяют в царстве Растения?

Глава 10. НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ, ИЛИ ВОДОРΟΣЛИ — ALGAE

10.1. Общая характеристика водорослей

Как уже отмечалось выше, водоросли представляют собой сборную группу низших растений, обитающих обычно в водной среде. Отличия водорослей от высших растений заключаются в следующем. Их вегетативное тело не разделено на органы и ткани; его называют *талломом*, или *слоевищем*. Органы полового размножения — *гаметангии* и органы бесполого размножения — *спорангии* у водорослей *одноклеточные*. У них никогда не развивается зародыш.

Существует много отделов водорослей. Наиболее распространенные из них — багрянки, или красные водоросли (*Rhodophyta*), зеленые водоросли (*Chlorophyta*), диатомовые водоросли (*Diatomeophyta*), бурые водоросли (*Phaeophyta*) и др.

Большинство водорослей живет в водоемах — океанах, морях, озерах, реках, прудах и даже больших лужах. Одни из них свободно плавают в толще воды, входя в состав *планктона*. Другие — *бентосные* виды — могут прикрепляться ко дну водоема или просто лежат на нем. Удерживаться в толще воды планктонным водорослям помогают синтезируемые ими капли масла, а также образование выростов и шипов на поверхности их клеток, значительно увеличивающих их поверхность, а следовательно, и трение о воду. Благодаря выделяемому в процессе фотосинтеза кислороду водоросли могут днем подниматься в более верхние слои воды, а ночью, при прекращении фотосинтеза, снова опускаться вниз — пузырьки кислорода действуют подобно спасательным кругам.

Водоросли отличаются разными требованиями к условиям окружающей среды. Одни из них могут жить на полярных льдах и высокогорных ледниках, часто окрашивая их в красный, зеленый, коричневый и другие цвета. Таких «снежных» водорослей насчитывают около 70 видов. Другие водоросли вполне комфортно чувствуют себя в горячих источниках, температура воды в которых достигает 60–70 °C. Одноклеточные зеленые водоросли поселяются в специальных желобках волос южноамериканского ленивца, придавая его шерсти маскирующую зеленоватую окраску. Некоторые диатомовые водоросли предпочитают жить на брюхе синего кита, окрашивая его в желтый цвет (этого кита даже называют желтобрюхим).

В водоемах с теплой водой видовое богатство водорослей больше, однако холодостойкие их виды, обитающие в северных морях, отлича-

ются значительно большими размерами и массой талломов. С уменьшением солености воды число видов водорослей тоже снижается.

Самыми глубоководными считаются багрянки, обладающие набором специальных дополнительных пигментов. В океанах и морях с достаточно прозрачной водой они могут жить на глубине до 200 м, т.е. почти в полной темноте. Большинство же водорослей встречается на глубине до 30 м. Самые мелководные — зеленые водоросли.

Большинство водорослей плохо переносит загрязнение водоема, особенно тяжелыми металлами. Некоторые из них, например бурая бентосная водоросль фукус, способны поглощать из воды и накапливать в своих талломах тяжелые металлы, увеличивая их концентрацию в своем теле более чем в 60 тыс. раз!

Но далеко не все водоросли живут в водоемах — многие из них приспособились к жизни в почве или на ее поверхности. Существует более 1 тыс. видов почвенных водорослей, многие из которых активно участвуют в почвообразовательном процессе.

У водорослей — древнейших растений на Земле — в результате эволюции, длившейся сотни миллионов лет, возник целый ряд *форм существования (ступеней организации)*: одноклеточных, колониальных, многоклеточных. Как уже отмечалось, первыми возникли *одноклеточные подвижные водоросли* со жгутиками, прекрасно сохранившиеся до наших дней (хламидомонада). Существуют водоросли *одноклеточные неподвижные* (хлорелла, хлорококк), *колониальные подвижные* (вольвокс) и *неподвижные* (сценедесмус). Таллом *многоклеточных водорослей* может быть устроен очень просто (у нитчатых водорослей спирогиры и улотрикса) или иметь сложную форму, напоминающую тело высших растений (ламинария, хара). У некоторых водорослей (каулерпа) почти полуметровый сложнодифференцированный таллом имеет неклеточное (*сифональное*) строение.

Считают, что все отделы настоящих водорослей произошли из различно окрашенных одноклеточных форм,двигающихся в воде с помощью жгутиков. Переход к многоклеточности и усложнению строения сопровождался потерей подвижности. Развитие многоклеточных водорослей из одноклеточных происходило, очевидно, минуя стадию колонии.

Размер водорослей сильно варьируется — от микроскопического до нескольких метров. Гиганты среди водорослей — бурые водоросли ламинария и макроцистис. Лентовидные части таллома ламинарии могут достигать в длину 20 м, а макроцистиса — 100 м.

Общее число видов водорослей составляет 30–35 тыс. — примерно в 10 раз меньше, чем высших растений. По числу видов отделы водо-

рослей сильно различаются друг от друга. В самом большом отделе Зеленые водоросли число видов варьируется от 13 тыс. до 20 тыс. Отдел Диатомовые водоросли насчитывает около 5 тыс. видов, отдел Бурые водоросли — 1,5 тыс. видов. Число видов красных водорослей не превышает 4 тыс.

Наука, изучающая водоросли, называется *альгологией*.

10.2. Цитологические особенности водорослей

Клетки примитивных подвижных одноклеточных и колониальных водорослей, а также их зооспоры и гаметы не имеют клеточной стенки — защищены только *плазмалеммой*. У остальных водорослей клеточная стенка, так же как и у высших растений, состоит из фибриллярного скелета (целлюлозы) и аморфного матрикса (пектин, гемицеллюлоза). Особое строение клеточной стенки наблюдается у диатомовых водорослей. У них она имеет вид тонкого *двустворчатого панциря*, состоящего из кремниевого гидрогеля. Большая створка — *эпитека* надвинута на меньшую створку — *гипотеку*, как крышка на коробку. Створки могут быть круглыми, эллиптическими, треугольными.

Эндоплазматический ретикулум выражен обычно слабо, наиболее разветвлен у зеленых водорослей. Относительно немногочисленные митохондрии располагаются у ядра и возле основания жгутиков. В процессе деления клетки у большинства водорослей в отличие от высших растений формируются *центриоли*.

Органеллы — носители фотосинтезирующих пигментов у водорослей называют *хроматофорами*. По сути, это хлоропласты водорослей. От хлоропластов высших растений они отличаются формой, набором пигментов и менее развитой системой *тилакоидов*. Хроматофоры отличаются многообразием форм. Например, у зеленых водорослей различают *пластинчатые* (хлорелла), *чашевидные* (хламидомонада), *лентовидные* (спирогира) и *зернистые* (хара) хроматофоры. Эволюция хроматофоров шла в направлении увеличения улавливающей свет поверхности без увеличения их объема: от пластинчатых через лентовидные к зернистым — наиболее сходным по форме с хлоропластами высших растений.

Хроматофоры отграничены от гиалоплазмы оболочкой, состоящей из двух, трех или четырех мембран — в зависимости от отдела, к которому относится водоросль (у красных и зеленых водорослей — их две, у диатомовых и бурых — четыре). Внутри хроматофоров находятся тилакоиды, содержащие фотосинтезирующие пигменты. Основные

из них — *хлорофилл* и *каротиноиды* — есть у всех водорослей. У бурых и диатомовых водорослей в тилакоидах находятся дополнительные пигменты коричневого цвета — *фукоксантины*, а у красных водорослей — синие *фикоцианин* и *аллофикоцианин*, а также красный *фикоэритрин*. Дополнительный набор пигментов позволяет водорослям жить на глубоководье — красно-коричневые пигменты способны использовать энергию сине-зеленых лучей, пропускаемых водой до больших глубин (красно-оранжевые лучи она поглощает).

В хроматофорах всех водорослей имеются *пиреноиды* — специализированные их участки, где происходит активный синтез крахмала. Синтезированный крахмал может откладываться вокруг пиреноидов в виде глобул. Полагают, что возникновение пиреноидов у водорослей привело к возникновению специализированных пластид (хлоро-, хромо- и лейкопластов) у высших растений.

Жгутик представляет собой выпячивание плазмалеммы, заполненное матриксом с пучками микротрубочек. Число жгутиков у разных подвижных водорослей может варьироваться от одного до многих; преобладают двужгутиковые формы.

Запасные вещества в клетках водорослей представлены полисахаридами: *крахмалом*, *багрянковым крахмалом*, *ламинарином* и *маслами*. Набор запасных веществ специфичен для каждого отдела. У зеленых водорослей это крахмал, у красных — багрянковый крахмал, у диатомовых — масло, у бурых — ламинарин, спирт маннитол, реже масло.

Как уже выше отмечалось, группа водорослей включает в себя два подцарства — Багрянки и Настоящие водоросли. Первое подцарство представлено лишь одним отделом — Багрянками, все остальные отделы водорослей относятся к подцарству Настоящие водоросли. Выделение отдела Багрянки в самостоятельное подцарство основано на следующих признаках: *специфическом наборе пигментов, одиночных тилакоидах в хроматофорах, отсутствии центриолей и подвижных стадий в цикле развития.*

10.3. Размножение водорослей

У водорослей встречаются все типы размножения: *вегетативное, собственно бесполое и половое*. При *вегетативном размножении* новые особи возникают при делении клеток одноклеточных водорослей, распадении колонии или из частей таллома (у многоклеточных водорослей). При вегетативном размножении одноклеточных диатомовых водорослей происходит деление клетки митозом. Каждая из дочерних кле-

ток получает лишь одну створку панциря, вторая — ею достраивается. Однако всегда достраивается только внутренняя меньшая створка — гипотека. В результате этого в популяции через ряд поколений происходит заметное уменьшение особей. Восстановление размеров возможно только в результате полового процесса.

При *собственно бесполом размножении* у водорослей образуются одноклеточные зооспорангии, в которых образуется от двух до восьми и более *зооспор*. Из каждой зооспоры развивается новая особь. У неподвижных водорослей (багрянки, хлореллы и др.) в спорангиях формируются неподвижные споры — *апланоспоры*.

Для всех водорослей типично *половое размножение* с разными типами половых процессов — *изогамией*, *гетерогамией*, *оогамией*. Встречается у них и особый тип полового процесса — *конъюгация*, при котором сливаются не гаметы, а *соматические* клетки (клетки тела) двух разных талломов. В данном случае эти клетки физиологически выполняют функции гамет.

В результате полового процесса образуется *диплоидная зигота*, которая образует толстую клеточную стенку и может в состоянии покоя перенести неблагоприятные условия (например зимний период). Впоследствии зигота либо прорастает в новую особь, либо делится мейозом, в результате которого образуются зооспоры. Из каждой зооспоры образуется новая гаплоидная особь.

10.4. Чередование поколений у водорослей

Среди водорослей встречаются *гапобионты*, *дипlobионты* и виды с *чередованием гаплоидного и диплоидного поколений*. *Гапобионты* (многие зеленые водоросли, например спирогира, хара, хламидомонада, хлорелла и др.) в течение всей жизни гаплоидны, диплоидна у них только зигота. У *дипlobионтов* (все диатомовые водоросли, бурая водоросль фукус, зеленые сифонокладиевые водоросли) все клетки таллома содержат диплоидный набор хромосом. Мейоз происходит в гаметангиях при образовании гамет. После происходящего при половом процессе слияния гаплоидных гамет образуется диплоидная зигота, из которой развивается новая диплоидная особь.

У многих водорослей происходит чередование диплоидного и гаплоидного поколений — *спорофита* и *гаметофита*. *Спорофит* — бесполое диплоидное поколение; на нем образуются спорангии, в которых в результате мейотического деления образуются гаплоидные зоо- или апланоспоры. Из каждой споры развивается *гаметофит* — гаплоидное

половое поколение; на нем образуются мужские и женские гаметангии, в которых формируются гаметы. Из образующейся после полового процесса зиготы вновь развивается новый диплоидный спорофит. Чередование бесполого и полового поколений наблюдается у большинства багряннок, бурых и некоторых зеленых водорослей.

Смена поколений может быть *изоморфной*, т.е. гаметофит и спорофит одинаковы по форме и строению (бурые водоросли диктиота и эктокарпус). При *гетероморфной* смене поколений у бурой водоросли ламинарии спорофит представлен огромным (до 20 м) талломом, внешне похожим на высшее растение, а раздельнополые нитевидные гаметофиты микроскопически малы — состоят всего из нескольких клеток.

10.5. Значение водорослей

Роль водорослей в биосфере очень важна. Так как $\frac{2}{3}$ поверхности Земли покрыты водой, на этой огромной площади водоросли являются основными *поставщиками органических веществ и кислорода*, производимых ими в процессе фотосинтеза. Здесь водоросли — *начальное звено всех пищевых цепей*. Биомасса водорослей огромна. Продуктивность бентосных видов водорослей наших северных морей в пересчете на сухое вещество составляет 10 т на 1 га; продуктивность планктона — в 5–10 раз меньше. В 1 л морской воды может содержаться до 100 тыс. одноклеточных диатомей. Многие водоросли (например золотистые) участвуют в *образовании илов, сапропелей* и некоторых *осадочных горных пород*. Водоросли *участвуют в круговороте кальция и кремния*, формируя *отложения известняков и диатомита*. Ряд видов одноклеточных зеленых и золотистых водорослей вступают в *симбиоз с грибами*, образуя *лишайники*.

Все большее значение играют водоросли как *источник пищи*. В мире известно более 160 видов съедобных морских водорослей. В основном это красные (порфира, родимения и др.), бурые (ламинария, ундария и др.) и зеленые (каулерпа, ульва) водоросли. Водоросли едят сырыми, засахаренными или сушеными; из них готовят салаты и супы. Несмотря на то что пищевая ценность водорослей невелика (их углеводы плохо усваиваются нашим организмом), они являются ценными источниками многих витаминов и микроэлементов. В Китае, Корее и Японии ряд водорослей (порфиру, ульву и др.) выращивают в *марикультуре*.

Водоросли служат *кормом* многим диким (не только морским) и домашним животным. В качестве ценной добавки к кормам животных давно применяют хлореллу, промышленное выращивание которой

успешно осуществляется в России и во многих странах мира. В фото-реакторах ее масса увеличивается за сутки в 8–12 раз. Хлореллу изучают и как возможный источник пищи в длительных космических экспедициях. Ведь содержание полноценных белков в ней достигает 50% сухого вещества; она накапливает масло, синтезирует витамины группы В, витамины С и К. По питательности хлорелла не уступает пшенице.

Из красных и бурых водорослей получают *фитоколлоиды* — *альгинаты*, *агары*, *каррагинаты*, которые образуют гели и обладают хорошими клеящими способностями. Их широко применяют в пищевой промышленности в качестве *эмульгаторов* мороженого, *стабилизаторов* молочных продуктов и т.д. Незаменимы они и в парфюмерной, текстильной и бумажной промышленности. Фармацевты используют их в качестве связывающего вещества при производстве таблеток и для изготовления саморастворяющихся хирургических нитей.

Вываривая талломы красных водорослей, получают *агар*, представляющий собой смесь разных полисахаридов. При комнатной температуре он застывает в виде студенистого относительно плотного вещества. Агар широко применяется в микробиологии в качестве среды для культивирования микроорганизмов. Кондитеры используют его для производства мармелада, а парфюмеры — как основу для губной помады. В Балтийском море много анфельции и фуцеллярии (красных водорослей) — ценного сырья для получения агара.

Многие водоросли совместно с бактериями и грибами используют для *очистки загрязненных и сточных вод*. Водоросли участвуют в сложном процессе биологической самоочистки воды. Выделяя в процессе фотосинтеза кислород, они обеспечивают им аэробные гетеротрофные микроорганизмы и тем самым активизируют их жизнедеятельность.

Крупные талломы багрянок и бурых водорослей жители прибрежных регионов применяют в качестве ценного *удобрения*. По сравнению с навозом в талломах больше калия, но меньше азота и фосфора. От навоза их отличает еще одно очень ценное качество — в них нет семян сорных растений.

Контрольные вопросы

Чем водоросли отличаются от высших растений? Какие известны формы существования водорослей? Каковы цитологические особенности водорослей? Как размножаются водоросли? Какие признаки позволяют выделять Красные водоросли в самостоятельное подцарство? Каково значение водорослей в природе и жизни человека?

Глава 11. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ — EMBRYOBIONTA

Высшие растения составляют одно из трех подцарств царства Растения. Поскольку у большинства из них из зиготы формируется зародыш, то их называют *зародышевыми растениями* (*Embryobionta*). В состав подцарства входит около 300 тыс. видов растений.

В отличие от низших большинство высших растений приспособлены к жизни на суше. Их предками были, очевидно, *зеленые многоклеточные водоросли*. При освоении суши у растений обособились два полюса питания — почвенное и воздушное. Для поглощения из почвы воды и элементов минерального питания у первых наземных растений сначала сформировались *ризоиды* — нитевидные структуры, состоящие из одной или нескольких клеток, расположенных в один ряд, а позднее — *придаточные корни*. Надземная часть у первых наземных растений была представлена системой дихотомически ветвящихся цилиндрических осей, из которых впоследствии развились *побеги*, состоящие из стебля и листьев. Таким образом у наземных растений сформировалось тело, состоящее из различных по функциям и строению органов — корней и побегов. Важные изменения произошли и во внутреннем строении — однотипные клетки таллома сменились группами клеток, отличающихся строением и выполняемыми функциями, — появились *ткани*. Возникновение покровных тканей было обусловлено необходимостью защищать растение от потери воды. Проводящие ткани обеспечили транспорт веществ между побеговой и корневой системами растения, а механические позволили органам растения занимать необходимое положение в воздушном пространстве.

В эволюции высших растений выделяют две линии — *микрофильную* и *мегафильную*. Для растений микрофильной линии характерны мелкие листья, произошедшие из *энациев* — боковых выростов на цилиндрических осях первых наземных растений. У растений мегафильной линии эволюции (с более крупными листьями) листья возникли в результате уплощения и бокового срастания верхушек этих силёноразветвленных осей (рис. 105).

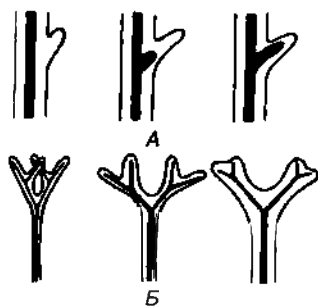


Рис. 105. Происхождение листьев (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.): микрофильная (А) и мегафильная (Б) линии эволюции

Одновременно с эволюцией вегетативных органов у высших растений происходило развитие органов размножения, приспособленных к существованию в наземной среде. Вместо типичных для водорослей одноклеточных органов размножения формируются многоклеточные. Многоклеточные стенки спорангиев и гаметангиев более надежно защищают споры и гаметы. Для всех высших растений характерен один тип полового процесса — *оогамия*, происходящая внутри архегониев под защитой их стенки. Из образующейся в результате полового процесса зиготы развивается *многоклеточный зародыш*. У более архаичных высших споровых растений (мохов, плаунов, хвощей и папоротников) половое размножение еще зависит от воды — только в ней могут передвигаться сперматозоиды. У высших семенных растений приспособления к условиям суши оказались уже более совершенными — они перестали нуждаться в воде при осуществлении полового процесса. Их мужские гаметы представлены неподвижными спермиями. В отличие от споровых и голосеменных растений у покрытосеменных полностью редуцируются женские гаметангии — архегонии. Споровые и голосеменные объединяют в группу высших *архегониальных* растений.

У всех высших растений происходит *чередование бесполого и полового поколений*. Лишь у мохов в цикле развития преобладает гаплоидный гаметофит, у всех остальных высших растений — диплоидный спорофит. В эволюции высших растений четко прослеживается тенденция к усовершенствованию и усложнению спорофита при параллельной миниатюризации и упрощении гаметофита. Очевидно, это объясняется тем, что в наземной среде диплоидный спорофит с более богатым генотипом и более совершенной дифференциацией тела способен лучше адаптироваться к условиям внешней среды, чем гаметофит. В зависимости от размера спор, образуемых спорофитом, высшие растения делятся на *равноспоровые* и *разноспоровые*. У разноспоровых растений на спорофите образуются споры двух типов: мелкие (микроспоры) и значительно более крупные (мегаспоры). Из микроспор развиваются мужские гаметофиты, из мегаспор — женские. Явление разноспоровости в эволюции высших растений сопровождается сильной редукцией гаметофитов, особенно мужского.

Таким образом, высшие растения отличаются от низших: *дифференциацией тела на органы и ткани, наличием многоклеточных органов полового и бесполого размножения, образованием из зиготы зародыша*.

Исходя из общих закономерностей строения всего тела растений, а также его органов и тканей, сходства органов полового размножения, можно с большой долей уверенности говорить о *монофилетиче-*

ском происхождении всех высших растений, т.е. о том, что по своему происхождению они являются единой группой, возникшей в конце силурийского периода около 420 млн лет назад из одной предковой группы — зеленых водорослей.

Высшие споровые растения распространяются с помощью спор, а *высшие семенные* — при помощи семян. Среди высших споровых выделяют шесть отделов: Проптеридофиты (*Propteridophyta*), Моховидные (*Bryophyta*), Псилотовидные (*Psilotophyta*), Плауновидные (*Lycopodiophyta*), Хвощевидные (*Equisetophyta*) и Папоротниковидные (*Polypodiophyta*).

Высшие семенные представлены двумя отделами: Сосновые (*Pinophyta*), или Голосеменные (*Gymnospermae*), и Магнолиевые (*Magnoliophyta*), или Покрытосеменные (*Angiospermae*).

Контрольные вопросы

По каким признакам высшие растения отличаются от низших? От каких растений произошли высшие растения? Какие высшие растения относятся к архегонияльным? На какие группы можно разделить высшие растения?

Глава 12. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

12.1. Отдел Проптеридофиты — Propteridophyta

Проптеридофиты жили на нашей планете в *палеозойскую эру* — с *силура* до *верхнего девона* и были в это время очень широко распространены. Их ископаемые остатки обнаружены на побережьях Европы, Азии, Северной Америки, Африки, Австралии. Это были первые наиболее примитивные высшие растения. Жили они по заболоченным берегам водоемов. Их тело (высотой 5–20 см, иногда до 50 см) представляло собой систему дихотомически ветвящихся осей, в нижней зоне которых образовывались *ризоиды*. Так как эти оси не имели метамерного строения и листовидных органов, они не были настоящими побегами. Поэтому первые высшие растения называют *предпобеговыми* (рис. 106).

По-видимому, у проптеридофитов *спорофиты* и *гаметофиты* не отличались друг от друга (происходила изоморфная смена поколений). На верхушках осей бесполой спорофитов формировались спорангии, а на верхушках гаметофитов — антеридии и архегонии. Их внутреннее строение уже было достаточно сложным — они имели эпидерму,

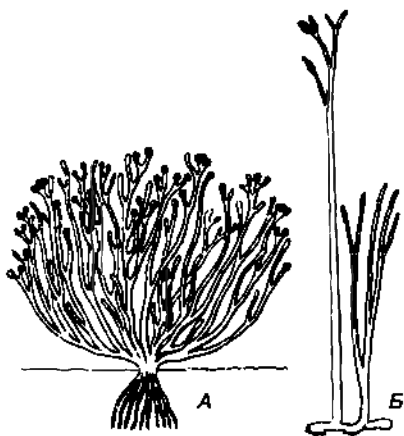


Рис. 106. Проптеридофиты
(по Г.П. Яковлеву,
В.А. Челомбитко, 1990):
А — куксония (*Cooksonia* sp.);
Б — риния (*Rhynia* sp.)

фотосинтезирующие и проводящие ткани.

Древнейшим из известных сосудистых растений считается куксония (*Cooksonia*) — маленькое растение (высотой 5–6 см), появившееся на планете более 450 млн лет тому назад и к раннему девону уже вымершее. Однако наиболее известна среди проптеридофитов риния (*Rhynia*) — болотное растение, существовавшее в виде густых зарослей на побережьях материков. Ее дихотомически ветвящиеся оси диаметром 2–3 мм достигали высоты 20–50 см. Ризоиды развивались на горизонтально располагающихся, погруженных в воду осях — *ризомоидах*. Благодаря это-

му растению проптеридофиты часто называют риниофитами. Известны и другие представители этого отдела: псилофитон, астероксилон, зостерофиллум, стеганотека и др.

Проптеридофиты дали начало высшим споровым растениям, причем как микрофильной (мелколистной), так и мегафильной (крупнолистной) линиям их эволюции. Представителями микрофильной линии были плауны и хвощи, мегафильной — папоротники. До настоящего времени у ученых нет единого мнения о происхождении мхов. Одни из них полагают, что мхи, как и остальные высшие споровые, произошли от проптеридофитов, другие уверены, что мхи и проптеридофиты сформировались из зеленых водорослей независимо друг от друга.

12.2. Отдел Моховидные — Bryophyta

Общая характеристика. Моховидные — древняя группа высших растений, возникшая в девоне — около 400 млн лет тому назад. Произошли они или из проптеридофитов, или непосредственно из зеленых водорослей. В отдел Моховидные входит около 25 тыс. видов многолетних травянистых растений. От всех остальных высших растений они отличаются явным преобладанием гаметофита над спорофитом в цикле развития. У наиболее примитивных мхов гаметофит может быть пред-

ставлен *талломом*, у остальных — *побегами* с хорошо выраженными стеблем и листьями. Листорасположение — *очередное*. У мхов развиваются только ризоиды — корней нет.

Спорофит у мхов самостоятельно существовать не может. Он развивается на гаметофите и получает от него все необходимые для жизнедеятельности вещества. Спорофит представлен *коробочкой на ножке*, в нижней части которой образуется *гаусторий (присоска)*, позволяющий спорофиту поглощать вещества из тела гаметофита. В коробочке развивается *спорангий*, в котором образуются равные по размеру *споры*, т.е. мхи — растения *равноспоровые*. Из одинаковых морфологически и физиологически спор формируются одинаковые — *обоополые гаметофиты*. Если споры физиологически разнокачественны, из них развиваются раздельнополые — *мужские* и *женские гаметофиты*.

В отделе Моховидные выделяют три класса: Антоцеротовые, Печеночные и Листостебельные мхи. Наиболее широко представлен класс Листостебельные мхи, в который входит более $\frac{2}{3}$ всех видов мхов.

Класс Листостебельные мхи (*Bryopsida*, или *Musci*). Листостебельные мхи — обитатели умеренной и холодной зон нашей планеты. Особенно велика их роль в растительном покрове тундры, болот и лесов. Встречают мхи и на лугах. Название класса говорит о том, что у этих мхов гаметофит имеет стебель с отходящими от него листьями. Более распространены представители двух подклассов: Бриевых, или Зеленых, мхов, и Сфагновых, или Белых, мхов.

Подкласс Бриевые, или Зеленые, мхи (*Bryidae*) — самый большой в отделе. В него входит более 700 родов, объединяющих около 14 тыс. видов мхов (более половины всех существующих). Представителей этого подкласса можно встретить везде, особенно широко они представлены в тундровой и лесной зонах Северного полушария. Один из самых распространенных и известных видов — кукушкин лен обыкновенный, или политрихум (*Polytrichum commune*). Растет он в виде густых дерновин в лесах, на болотах и лугах. Предпочитает влажные почвы. Гаметофит кукушкина льна представлен многолетним вечнозеленым растением высотой до 15 см (редко больше). На надземной части стебля располагаются многочисленные сближенные листья, а на подземной — образуются ризоиды (рис. 107).

У политрихума достаточно хорошо развиты ткани. Воду проводят водопроводящие мертвые клетки, располагающиеся в центре стебля (ксилема). Тяж этих клеток окружен живыми клетками, проводящими органические вещества, т.е. выполняющими функции флоэмы. В стебле и листьях, покрытых эпидермой, имеется ассимилирующая паренхима.

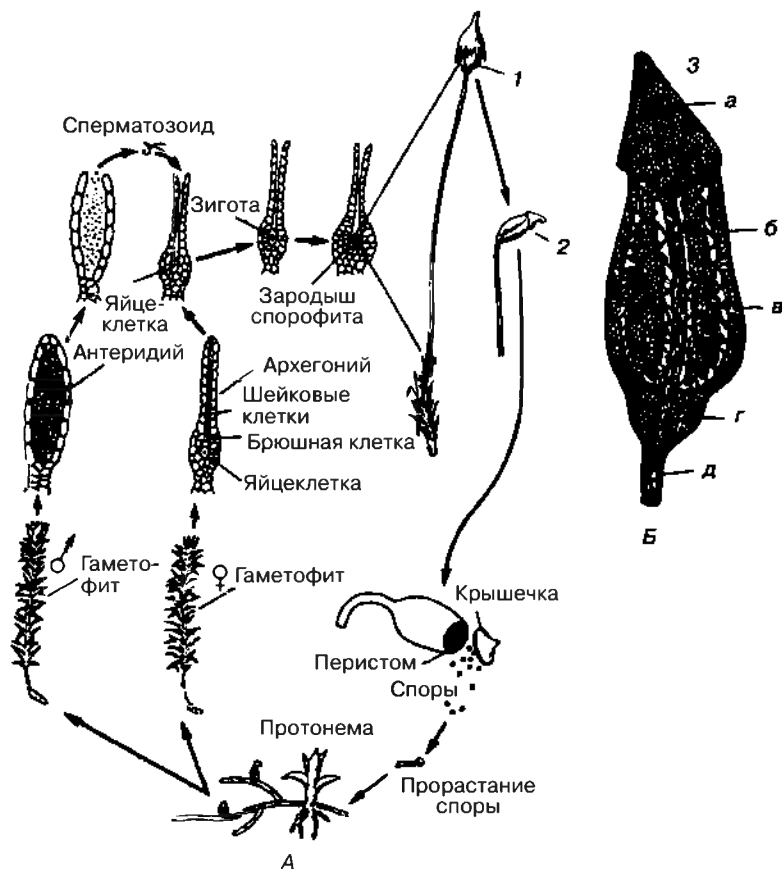


Рис. 107. Цикл развития кукушкина льна (*Polytrichum commune*)

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

- А — цикл развития; Б — коробочка: 1 — с колпачком; 2 — без колпачка;
3 — на продольном срезе: а — крышечка; б — урночка; в — спорангий;
г — апофиза; д — ножка

Гаметофиты политрихума *раздельнополые*. На верхушке женских гаметофитов образуются *архегонии*, на верхушках мужских — *антеридии*. Мужские гаметофиты легко отличить по малиновой окраске листьев, окружающих антеридии. После созревания сперматозоидов стенка антеридия разрывается. Сперматозоиды разбрасываются в разные стороны вместе с водяными брызгами, образующимися во время дождя или обильной росы. Попад с каплями воды на верхушки женских га-

метофитов, сперматозоиды с помощью двух жгутиков самостоятельно проникают в архегонии. По слизи, заполняющей шейку вскрывшегося архегония, они добираются до его брюшка, где находится яйцеклетка. Здесь и происходит *оогамия*.

Из образовавшейся зиготы начинает развиваться диплоидное бесполое поколение — спорофит, который представлен коробочкой на ножке. Основание ножки погружено в ткани женского гаметофита и выполняет роль присоски (гаустория) — поглощает из них необходимые питательные вещества и воду. Коробочка покрыта *колпачком* — *остатками архегония* в виде тонких волосков, напомнивших кому-то льняную пряжу (отсюда и русское название растения). Внутри коробочки формируется спорангий, в котором в результате мейоза образуются многочисленные споры. После созревания спор имеющаяся у коробочки крышечка отпадает (вместе с колпачком) и споры вылетают. Благодаря особенностям строения верхней части коробочки споры могут высыпаться только в сухую погоду, когда они разносятся ветром на большие расстояния.

При благоприятных условиях из спор начинают развиваться новые гаметофиты. Сначала образуется *протонема*, похожая на нитчатую водоросль. Позже на ней развивается несколько надземных стеблей с листьями. Из-за *физиологической разнокачественности* внешне одинаковых спор из них развиваются разные по полу гаметофиты.

Подкласс Сфагновые, или Белые, мхи (*Sphagnidae*) — *монотипный*, т.е. он представлен только одним родом сфагнум (*Sphagnum*), в состав которого входит около 300 видов. Сфагновые мхи занимают обширные территории на севере Евразии и Северной Америки. Здесь они играют огромную роль в образовании торфяных болот.

В отличие от кукушкина льна у сфагнума *побеги ветвятся* (рис. 108). Короткие боковые «веточки» скучены на их верхушке, а длинные свешиваются вниз, выполняя функцию своеобразных фитилей, по кото-

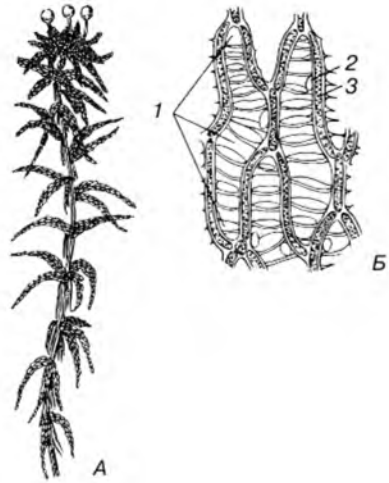


Рис. 108. Мох сфагнум (*Sphagnum* sp.) (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

А — общий вид; Б — клетки листа:
1 — гиалиновая клетка;
2 — пора; 3 — фотосинтезирующая клетка

рым поднимается вода. Это весьма важно для растения, так как ризоидов и проводящих тканей у него нет. Вода по боковым «веточкам» поднимается за счет образования в их стебле нескольких слоев специфических клеток с отмершим протопластом и крупными перфорациями в стенках. Эти очень большие клетки обычно заполнены водой, которая через перфорации может поступать из клетки в клетку. Эти клетки называют *гиалиновыми*, так как их вторичная стенка образована коллоидным веществом *гиалином*. Гиалиновые клетки занимают и основную часть однослойных листьев сфагнома, густо покрывающих стебли. Между ними располагаются узкие и длинные фотосинтезирующие клетки. Благодаря наличию гиалиновых клеток сфагновые мхи отличаются очень высокой *гигроскопичностью* — могут в сухом состоянии поглотить воды в 30–35 раз больше собственной массы (сфагнум в 4 раза гигроскопичнее ваты). Поэтому разрастание этих мхов вызывает переувлажнение и заболачивание почвы. При высыхании гиалиновые клетки теряют воду и заполняются воздухом. Спиралевидные утолщения клеточной стенки позволяют им сохранять свою форму. Сухие стебли и листья становятся бесцветными, и растение приобретает белесую окраску. Отсюда и название — белые мхи.

Гаметофит у сфагновых мхов обычно *обоеполой*. Архегонии и антеридии образуются на коротких верхних скученных в розетку «веточках». Спорофит представлен коробочкой без ножки. При созревании спор сильно вытягивается верхняя безлистная часть стебля, вынося коробочку вверх. Из спор развивается пластинчатая протонема, на которой развиваются побеги сфагнома.

При ежегодном нарастании верхней части нижняя часть гаметофита сфагнома постепенно отмирает и со временем превращается в *торф*. *Торфообразование* происходит благодаря сильному постоянному переувлажнению, отсутствию кислорода и создаваемой мхами кислой среде, что в совокупности создает неблагоприятные условия для жизнедеятельности бактерий и грибов и предотвращает полную минерализацию отмерших тканей гаметофита сфагнома.

Значение мхов. Наиболее заметна роль сфагновых мхов в заболачивании территорий. Отмершие насыщенные водой нижние части растений уплотняются и превращаются в торфяную массу, которая препятствует поступлению воздуха в почву. В таких условиях прекращается рост деревьев, а после их гибели на месте леса образуется болото. Процесс торфообразования идет очень медленно — за 100 лет формируется десятисантиметровый слой торфа. Кислая среда, анаэробные условия и низкая температура — факторы, *подавляющие процесс гниения* в тор-

фяниках. В них веками и даже тысячелетиями могут сохраняться трупы людей и животных, фрагменты деревянных построек и т.д. Найденная в залежах торфа пыльца растений дает возможность составить представление о видах растений и типах растительности, когда-то существовавших в этих местах.

Использование торфа очень разнообразно. В сельском хозяйстве его применяют в качестве удобрения и подстилки для животных, для мульчирования почвы с целью сохранения в ней влаги. Внесение торфа в почву делает тяжелые глинистые почвы более воздухопроницаемыми, а песчаные — более влагоемкими. Используют торф и как химическое сырье: при его сухой перегонке получают воск, парафин, спирт, фенолы, уксусную кислоту и другие вещества. Издавна торф служит ценным топливом.

Мхи могут препятствовать развитию других растений. Разрастание их в напочвенном покрове лугов мешает семенному размножению трав и может вызывать *изреживание травостоя*. В лесу моховой покров не позволяет прорасти семенам деревьев и кустарников. Заболачивание лугов и лесов затрудняет их использование и часто приводит к их гибели.

В то же время велика *водоохранная* роль болот. Накапливая огромные запасы воды, они предотвращают обмеление ручьев, рек и озер.

В случае необходимости белый мох сфагнум можно использовать в качестве перевязочного материала. Содержащееся в нем фенолоподобное вещество *сфагнол* обладает бактерицидными свойствами.

12.3. Отдел Псилотовидные — Psilotophyta

В отдел Псилотовидные входят всего два рода — псилот (*Psilotum*) и тмезиптерис (*Tmesipteris*). Два вида псилота широко распространены во *влажных субтропиках* и *тропиках*, а виды тмезиптериса (около десяти) встречаются лишь в Австралии, Новой Зеландии и на островах Полинезии. В цикле развития преобладают спорофиты, которые представлены небольшими травянистыми растениями, по внешнему строению похожими на проптеридофиты. Живут они обычно как *эпифиты*, реже поселяются на перегнойных почвах.

Более известен псилот (*Psilotum*). Корней у псилота нет — его подземные органы представлены *ризомойдом* с *ризоидами*. Надземная часть представлена системой трехгранных дихотомически ветвящихся осей с небольшими боковыми двуллопастными выростами — *энациями*. В образующихся на верхушках осей спорангиях формируются одина-

ковые по размеру споры, из которых развиваются обоеполые гаметофиты — *заростки*. Червеобразные заростки живут в почве, добывая пропитание с помощью ризоидов и микоризы, которую они образуют, вступая в контакт с *мицелием* грибов. На заростках образуются антеридии и архегонии. Оплодотворение осуществляется с помощью воды, по которой многожгутиковые сперматозоиды добираются до яйцеклеток. Из зиготы развивается почти не дифференцированный зародыш нового спорофита.

Благодаря необычному внешнему облику псилот иногда выращивают в оранжереях и зимних садах как оригинальное декоративное растение.

12.4. Отдел Плауновидные — Lycopodiophyta

Среди высших растений плауновидные — одна из древнейших групп. Возникли они в *конце силура — начале девона* и достигли своего расцвета в каменноугольном периоде. Именно в это время на планете обитали гигантские *лепидодендроны* — до 30–40 м высотой и до 1,5 м диаметром. Для побегов и корней этих огромных растений было характерно дихотомическое ветвление. Плауны — представители *микрофильной линии эволюции*. Поэтому листья ископаемых плаунов тоже были относительно небольшими и шиловидными. Огромные плауны вместе с хвощами и папоротниками образовывали леса палеозойской эры. Отмирая, они образовали на нашей планете запасы *каменного угля*.

В наше время сохранилось около 1 тыс. видов плаунов, относящихся к четырем родам. Их разделяют на два класса: Плауновые (*Lycopodiopsida*) и Шильниковые (*Isoetopsida*). Представители первого класса — *равноспоровые* растения, второго — *разноспоровые*. Преобладающие в цикле развития плаунов спорофиты представлены *многолетними вечнозелеными травами*, которые встречаются от арктических областей до тропиков.

К классу Плауновые относится род Плаун (*Lycopodium*), в состав которого входят более 200 видов. В нашей стране одним из наиболее распространенных является плаун булавовидный (*L. clavatum*) — обитатель хвойных лесов (рис. 109). Стебли его длинных (до 3 м) ползучих побегов густо покрыты мелкими жесткими шиловидными зелеными листьями. Пазушных почек нет — побеги ветвятся только *дихотомически*. Так же ветвятся и придаточные корни, образующиеся на стеблях побегов. Стебель побегов покрыт эпидермой, под которой располагается механическая ткань. В его центре проходит *концентрический пучок*, в котором

флоэма окружает ксилему. Проводящие элементы ксилемы представлены *трахеидами*, флоэмы — *ситовидными клетками*.

К середине лета у плауна булавовидного развиваются прямостоячие побеги, на верхушках которых образуются *спороносные колоски*, или *стробилы*. *Стробил* — видоизмененный побег или часть побега, несущие спорангии. Крупные почковидные спорангии плауна формируются на верхней стороне видоизмененных листьев стробила. Листья, на которых образуются спорангии, называют *спорофиллами*. В спорангиях в результате мейоза образуются многочисленные гаплоидные споры одного размера. Споры покрыты толстой прочной желтой оболочкой.

Из спор развиваются обоеполые гаметофиты — заростки. Они представляют собой маленькие (до 0,5 см) бесцветные талломы, на нижней стороне которых образуются ризоиды. Живет заросток в почве за счет грибов, от которых он получает необходимые вещества (гифы грибов проникают в заросток через ризоиды). Заросток развивается в течение 6—15 (20) лет. После этого на его поверхности образуются антеридии и архегонии. Оплодотворение происходит при наличии капельно-жидкой воды. Из образовавшейся в брюшке архегонии зиготы формируется зародыш нового спорофита.

Представитель класса Шильниковые — селлагинелла (*Selaginella*), или плаунок, является *разноспоровым* плауном. Этот самый крупный среди плауновых род насчитывает до 700 видов многолетних травянистых растений, обитающих в основном в тропиках. Нежные листья селлагинеллы требуют высокой влажности воздуха. В спорангиях спороносных колосков селлагинеллы образуются два вида спор: *микроспоры* и *мегаспоры*. Из микроспоры развивается мужской гаметофит, из мегаспоры — женский. Как уже выше подчеркивалось, разноспоровость сопровождается *миниатюризацией гаметофитов* (особенно мужского). Благодаря этому значительно ускоряется развитие гаметофитов и фор-

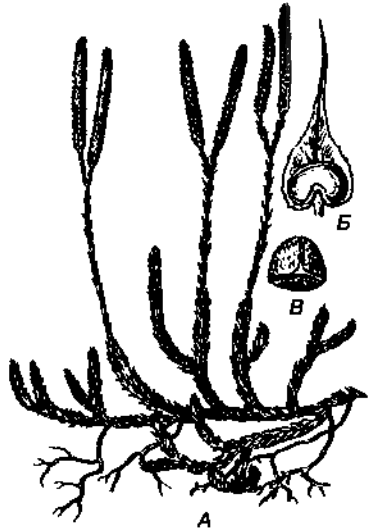


Рис. 109. Плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*) (по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитько, 1990): А — спорофит; Б — спорофилл со спорангием; В — спора

мирование гамет. Мужской гаметофит селлагинеллы состоит всего из одной *ризоидальной* клетки и антеридия со сперматозоидами. Женский гаметофит представлен маленьким (едва выходящим за пределы мегаспоры), состоящим из мелких клеток талломом, в который погружены архегонии. После оплодотворения из зиготы развивается зародыш, а из него новый спорофит.

Значение плаунов. Споры плауна булавовидного, содержащие до 50% невысыхающего масла, издавна применялись в медицине в качестве детской присыпки и обсыпки для пилуль. Их использовали в промышленности при фасонном литье при подготовке форм. Плаун-баранец (*L. selago*) и плаун обоюдоострый (*L. anceps*) применяли для окрашивания шерсти.

12.5. Отдел Хвощевидные — Equisetophyta

Появившись в конце *девона*, своего расцвета хвощи, как и плауны, достигли в *каменноугольном периоде*, или *карбоне*. Наиболее мощные из них — каламиты — достигали высоты 20 м и вместе с древовидными плаунами образовывали леса карбона. После отмирания их останки превращались в залежи каменного угля. Расцвет хвощей продолжался до триасового периода мезозойской эры. В современной флоре хвощи представлены лишь одним родом Хвощ (*Equisetum*), насчитывающим около 20 видов.

Как у всех высших растений за исключением мхов, в цикле развития хвощей преобладает бесполое поколение — спорофит. Спорофит хвощей представлен *многолетним корневищным травянистым* растением (рис. 110). У ряда видов он вечнозеленый. Обычная высота побегов хвоща — 30–50 см. Однако у обитающего в тропиках Южной Америки хвоща гигантского (*E. giganteum*) длина цепляющихся за другие растения побегов может достигать 10–12 м, при этом их тонкие стебли не бывают толще 2 см. Хвощи растут на лугах и болотах, в лесах. Некоторые виды предпочитают жить на полях, являясь трудноискореняемыми сорняками, например хвощ полевой (*E. arvense*).

В отличие от плаунов у побегов хвощей хорошо выражено *метамерное строение*. Листорасположение у них *мутовчатое*. От узла стебля отходит мутовка коричневатых чешуевидных листьев, сросшихся своими основаниями (микрофильная линия эволюции). Образующиеся в пазухах листьев боковые побеги тоже располагаются в виде своеобразных мутовок. Именно зеленые ребристые стебли побегов, а не сильно редуцированные листья выполняют функцию фотосинтеза. У большинства

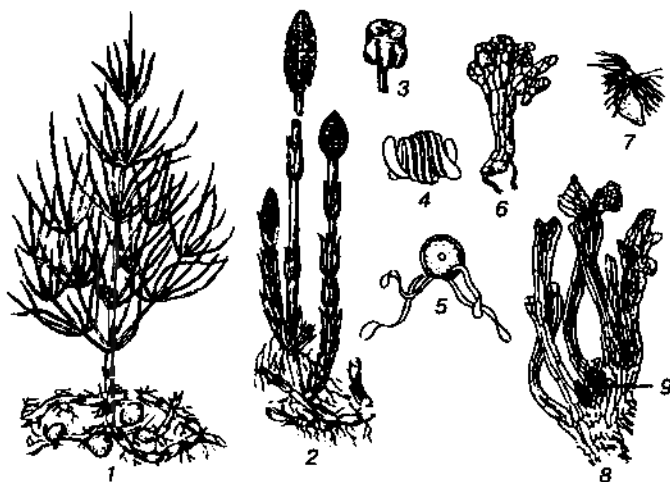


Рис. 110. Хвощ полевой (*Equisetum arvense*)

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

- 1, 2 — вегетативный и спороносный побеги спорофита;
 3 — спорангиофор со спорангиями; 4 — спора в сухом состоянии;
 5 — спора во влажном состоянии; 6 — мужской гаметофит;
 7 — сперматозоид; 8 — женский гаметофит; 9 — архегоний

хвощей надземные однолетние побеги ежегодно развиваются из почек сильноразветвленного *корневища*, уходящего иногда на глубину до 1 м. У вечнозеленых хвощей, например хвоща зимующего (*E. hyemale*), побеги могут перезимовывать.

Разные виды хвощей отличаются типами формирующихся у них побегов. Например, у хвоща полевого весной из почек корневища образуются специализированные *спороносные побеги* без фотосинтезирующих тканей. После образования спор в формирующихся на их верхушках *стробилах* (спороносных колосках) они быстро отмирают. Весной при отсутствии высокого травостоя споры разносятся ветром на большие расстояния. В начале лета у хвоща полевого из почек того же корневища начинают формироваться *фотосинтезирующие побеги*, которые функционируют до конца периода вегетации. Таким образом, у этого вида хвоща образуются побеги трех типов: надземные — спороносные и ассимиляционные, а также подземный — корневище. У других наших хвощей: болотного (*E. palustre*) и речного (*E. fluviatile*) — спороносных побегов нет — стробилы образуются на верхушках фотосинтезирующих побегов.

Для стебля побегов хвоща характерен *пучковый тип строения* — закрытые коллатеральные пучки располагаются одним кругом. В центре стебля (на месте сердцевины) обычно образуется полость. Стенки клеток эпидермы пропитаны кремнеземом (это обесценивает кормовую ценность растений). Под эпидермой находятся фотосинтезирующие и механические ткани.

От оси стробила отходят видоизмененные боковые побеги — *спорангиофоры*, имеющие вид щитка на ножке. На щитке развиваются от восьми до десяти спорангиев. После формирования спор плотно сомкнутые щитки спорангиофоров, подсыхая, расходятся, образуя щели, через которые высыпаются споры. Споры покрыты толстой *трехслойной оболочкой*. Из внешнего ее слоя образуются две лентовидные структуры с расширенными концами — элатеры, закрученные вокруг споры в виде спирали. Гигроскопичные элатеры быстро реагируют на изменение влажности воздуха, плотнее скручиваясь при ее уменьшении и раскручиваясь — при повышении. Благодаря этому, еще находясь в спорангиях, споры цепляются элатерами друг за друга и вылетают из спорангия не по одной, а группами. В таком виде они дальше разносятся ветром, и, самое главное, развивающиеся из них гаметофиты располагаются рядом, что повышает вероятность оплодотворения. Это важно, так как, несмотря на равноспоровость, у хвощей формируются гаметофиты двух типов — *мужские* и *обоеполые*. Полагают, что мужские гаметофиты образуются при плохих условиях внешней среды (затенение, бедная почва и т.д.).

Заростки (гаметофиты) представляют собой очень маленькие (1–2 мм) фотосинтезирующие сильнорасчлененные талломы. На нижней их поверхности образуются ризоиды. Через 25–35 дней после начала развития на заростках формируются антеридии и архегонии. У обоеполых заростков архегонии образуются раньше, что повышает вероятность участия в половом процессе сперматозоидов других, располагающихся вблизи гаметофитов. Для передвижения спирально скрученных многожгутиковых сперматозоидов к яйцеклетке необходима вода. Из зиготы быстро развивается зародыш, а из него новый спорофит.

Значение хвощей. Хвощ полевой применяется в медицине как мочегонное средство. Растения хвоща полевого, хвоща зимующего и некоторых других видов поедают животные (лошади, лоси, ондатры и др.). Хвощи — злостные трудноискореняемые сорняки полей, лугов и пастбищ. Встречаются среди них и ядовитые виды — хвощ болотный, хвощ речной и др. Отравление животных хвощами связывают с содержанием в них гликозидов и алкалоидов.

12.6. Отдел Папоротниковидные — Polypodiophyta

Папоротниковидные, как и хвощевидные, известны с *девона*. В каменноугольном периоде (360–285 млн лет назад), когда они достигли расцвета, основная часть поверхности Земли была занята мелководьями и заболоченными низменностями. Почти везде (включая Евразию) был тропический и субтропический климат. В заболоченных лесах господствовали древовидные папоротники вместе с другими высшими споровыми растениями — древовидными плаунами и хвощами. Подлесок состоял из травянистых папоротников. Такая богатейшая растительность карбона послужила основой для образования гумуса, давшего начало формированию плодородных почв, которых ранее не было. Выделяя в атмосферу огромное количество кислорода, растения значительно изменили состав атмосферы планеты, что нашло отражение в эволюции животного мира. Огромные влажные леса, вымирая, образовали мощные залежи каменного угля. Роль папоротниковидных и других высших споровых, возникших позже — в мезозое, по сравнению с их вымершими предшественниками оказалась уже менее значительной.

Современные папоротники распространены по всему земному шару. Наибольшим их разнообразием отличаются влажные тропические леса Азии, Австралии, Южной Америки, где сосредоточено более $\frac{2}{3}$ всех их видов. В цикле развития папоротников преобладает спорофит, который у папоротников нашей флоры обычно представлен *многолетними корневищными травянистыми* растениями (рис. 111). В тропических же лесах кроме них встречаются *папоротники-лианы* и *эпифитные* папоротники, поселяющиеся высоко в кронах деревьев. В горах здесь растут и *древовидные* папоротники, высокие стволы которых увенчаны розеткой огромных перистых листьев. Эти папоротники находятся относительно далеко друг от друга и поэтому образуют светлые разреженные горные леса. В областях с умеренным климатом папоротники предпочитают поселяться в тенистых сырых лесах, оврагах или (реже) на болотах. Существует несколько видов *водных* папоротников, у которых спорофиты плавают по поверхности водоемов.

У спорофитов некоторых папоротников, например распространенных у нас папоротника орляка, щитовника мужского или страусника, крупные листовидные структуры отходят непосредственно от корневища. У древовидных же форм стебель надземного побега может достигать высоты 25 м. Есть папоротники-эпифиты, у которых размер спорофита не превышает нескольких миллиметров. У стебля папоротников *пучковый тип строения*. Закрытые концентрические *амфикрибральные*

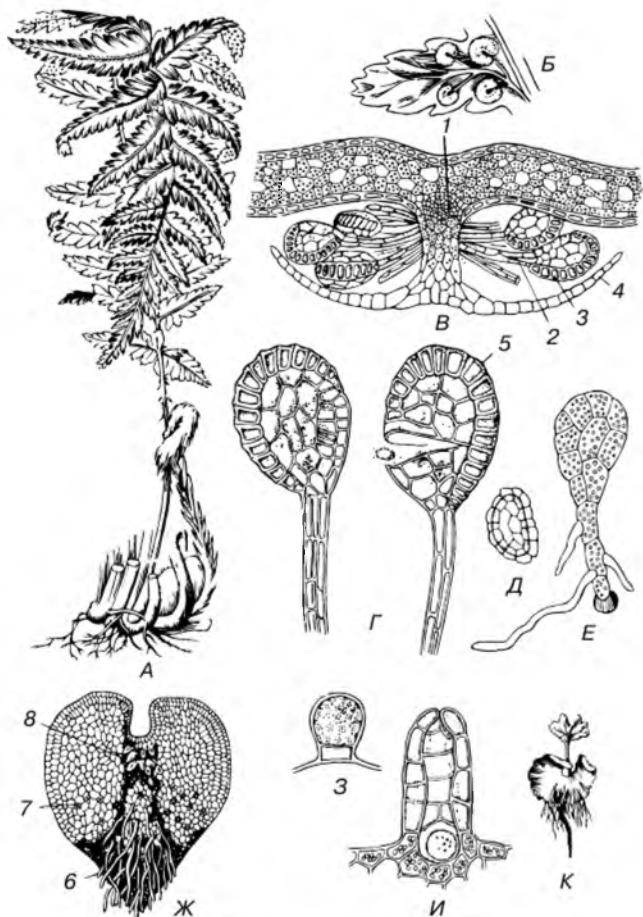


Рис. 111. Папоротник щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*)

(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитько, 1990, с изм.):

А — спорофит; Б — сегмент вайи с сорусами; Б' — сорус на поперечном срезе вайи; Г — спорангий; Д — спора; Е — формирующийся гаметофит; Ж — гаметофит; З — антеридий; И — архегоний; К — начало развития нового спорофита; 1 — плацента; 2 — ножка спорангия; 3 — спорангий; 4 — индузий; 5 — механическое полукольцо; 6 — ризоиды; 7 — антеридии; 8 — архегонии

пучки располагаются по кругу в его центральной части. Под эпидермой образуются механические ткани.

В отличие от плаунов и хвощей папоротники — представители *мегафильной линии эволюции*. Листья папоротников отличаются от листьев

остальных высших растений продолжительным апикальным (верхушечным) ростом, т.е. типом роста, характерным для побегов, а не для листьев. Поэтому *птеридологи* (ученые, изучающие папоротники) называют их не листьями, а *вайями*, отмечая, что морфологическая природа этих органов еще не ясна. Размер вай папоротников сильно варьируется: от 2–4 мм — у некоторых эпифитов до 6 м — у древовидных папоротников. Обычно вайи бывают сильно рассеченными — перистыми, дважды- или триждыперистыми. Молодые вайи улиткообразно свернуты и могут находиться в этом состоянии не один год.

У одних папоротников вайи могут быть одновременно и фотосинтезирующими, и спороносными органами. В этом случае на их нижней стороне образуются группы спорангиев — *сорусы*, прикрытые общим покрывальцем — *индузием*. У других папоротников вайи разные: *стерильные* (фотосинтезирующие) и *фертильные* (образующие спорангии).

Стенка спорангиев состоит из одного слоя тонкостенных клеток. Ряд клеток, расположенных полукольцом, отличаются сильно утолщенными и одревесневшими внутренними и радиальными стенками. Эти клетки образуют *механическое полукольцо*. После образования спор при падении тургора внешние стенки клеток механического полукольца сжимаются и стенка спорангия разрывается поперек. Высыпающиеся споры разносятся ветром. Из спор развивается половое гаплоидное поколение — гаметофит, или заросток.

У большинства папоротников заростки представлены *фотосинтезирующим талломом* — зеленой пластинкой сердцевидной формы. В зоне выемки находится *зона роста*, в которой клетки делятся митозом, обеспечивая рост заростка. На нижней его стороне образуются ризоиды. Здесь же формируются антеридии, а позднее (ближе к выемке) — архегонии. Во время дождя или обильной росы многожгутиковые сперматозоиды покидают антеридии и проникают в архегонии. У сперматозоидов выражен *хемотаксис* — они плывут в сторону специфических веществ, выделяемых архегониями. Из образующейся после оплодотворения зиготы развивается зародыш, а из него — новый спорофит. Обычно заростки живут несколько месяцев, но у некоторых папоротников они могут перезимовывать и прожить еще один вегетационный период.

Папоротники оказались более жизнеспособной ветвью в эволюции высших споровых растений с преобладанием спорофита в цикле развития. В настоящее время насчитывают около 300 родов и более 12 тыс. видов папоротников. Среди всех высших споровых они уступают по числу видов только мхам. С учетом вымерших и ныне существующих видов в отделе Папоротниковидные выделяют семь классов. Современные

виды образуют три из них: Ужовниковые (*Ophioglossopsida*), Мараттиопсиды (*Marattiopsida*) и Полиподиопсиды (*Polypodiopsida*).

Класс Полиподиопсиды включает наибольшее число видов. В него входят как *равноспоровые* (четыре порядка), так и *разноспоровые* (два порядка) папоротники. Большинство видов нашей страны относится к равноспоровым папоротникам порядка Полиподиевые (*Polypodiales*). Среди них наиболее распространены щитовник (*Dryopteris*), кочедыжник (*Athirium*), папоротник орляк (*Pteridium aquilinum*), страусник (*Matteuccia*) и др.

У страусника весной и в первой половине лета образуются зеленые фотосинтезирующие вайи, а в середине лета — коричневые спороносные, напоминающие формой перья страуса (отсюда и название растения). У остальных названных папоротников вайи выполняют обе функции.

Разноспоровые папоротники живут в воде и представлены двумя порядками: Сальвиниевые (*Salviniales*) и Марсилиевые (*Marsiliales*). В порядок Сальвиниевые входит два рода: сальвиния (*Salvinia*) и азолла (*Azolla*).

В озерах и реках юга европейской части России, Кавказа, Западной Сибири и Дальнего Востока встречается сальвиния плавающая (*S. natans*). Ее небольшие побеги с мутовчатым листорасположением плавают по поверхности водоемов. От каждого узла стебля ее побегов отходят три листа: два — цельные, овальные, плавающие, с несмачиваемой поверхностью, третий — рассеченный на нитевидные сегменты, подводный, выполняющий функции корней. На узлах стебля развиваются несколько шаровидных замкнутых сорусов. В одних находятся многочисленные микроспорангии, в других — несколько мегаспорангиев. В каждом микроспорангии образуется по 64 микроспоры. В мегаспорангии из четырех мегаспор развивается лишь одна. Сорусы со спорангиями перезимовывают на дне водоема.

Весной спорангии всплывают, и из спор развиваются сильно *миниатюризированные* заростки. Мужской заросток состоит всего из двух вегетативных клеток и двух антеридиев, содержащих по четыре сперматозоида. Женский заросток развивается внутри мегаспорангия, лишь разрывая его стенку. На его маленьком зеленом треугольном талломе формируется от трех до пяти архегониев. Из сформировавшегося после полового процесса зародыша развивается новый спорофит.

Представители шести видов рода азолла живут в водоемах тропиков, субтропиков, а также в умеренных областях Северной Америки. Развитие этих папоротников сходно с циклом развития сальвинии. Ценная особенность азоллы — способность вступать в симбиоз с азотофикси-

рующей цианобактерией анабеной азоллы (*Anabaena azollae*). Анабена проникает в женский гаметофит азоллы, а из него в спорофит, где живет в полостях листьев, накапливая азот. В Китае и Японии азоллу используют в качестве зеленого удобрения на плантациях риса. Пока растения риса маленькие, азолла разрастается по поверхности рисовых полей (чек). Развиваясь, рис в скором времени начинает затенять азоллу, и она, отмирая, падает на дно, обогащая почву азотом. Симбиоз азоллы с анабеной способен давать до 50 кг азота на 1 га. Это позволяет выращивать рис длительное время на одном месте.

В порядке Марсилиевые наиболее распространен род Марсилия (*Marsilia*), включающий около 90 видов. В низовьях Волги и на Северном Кавказе растет марсилия четырехлистная (*M. quadrifolia*) — болотное растение с длинным корневищем и своеобразными вайями — длинно-черешковыми, с четырьмя крестообразно расположенными сегментами.

Значение папоротников. В отличие от остальных высших споровых папоротники играют в природе большую роль. Растения многих видов часто выступают как важные компоненты лесных фитоценозов, особенно в тропических, субтропических, а также северных широколиственных лесах. Иногда папоротники могут доминировать в травяно-кустарничковом ярусе.

Молодые вайи некоторых папоротников, например орляка обыкновенного, в некоторых странах употребляют в пищу (у нас — на Дальнем Востоке). Медицинское значение имеет щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), в корневище которого содержатся вещества, обладающие антигельминтными свойствами.

Все большее значение приобретают папоротники в качестве декоративных растений. Их широко применяют при создании ландшафтных композиций и оформлении зимних садов; выращивают как комнатные декоративные растения. Среди последних особенно популярны полиподиум (*Polypodium*), нефролепис (*Nephrolepis*), птерис (*Pteris*), блехнум (*Blechnum*), асплениум (*Asplenium*), платицериум (*Platycerium*), адиантум (*Adiantum*). В открытом грунте высаживают преимущественно щитовники и страусник.

Контрольные вопросы

Чем моховидные отличаются от других высших растений? Чем представлен спорофит мха? Каково значение сфагнома в жизни человека? Чем представлен спорофит плаунов? Какие типы побегов образуются у спорофита хвоща полевого? Чем представлен гаметофит у равноспоровых папоротников? Какие разноспоровые растения встречаются среди высших споровых? Какие высшие споровые растения имеют хозяйственное значение?

Глава 13. ВЫСШИЕ СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

По сравнению со споровыми семенные растения представляют собой более *высокий уровень структурной организации*. Их размножение и расселение осуществляется не одноклеточными спорами, а многоклеточными *семенами* с уже хорошо развитым *зародышем будущего спорофита*. Важное эволюционное преимущество семенных над споровыми — *независимость полового процесса от наличия капельно-жидкой воды*. Это важное качество позволило семенным растениям расселиться по всей планете и стать господствующей группой высших растений.

Все семенные растения — *разноспоровые*. Мегаспоры образуются в видоизмененных (защищенных специальным покровом) мегаспорангиях — *семязачатках*. В отличие от споровых у семенных растений гаметофиты утратили способность жить самостоятельно: они развиваются из спор непосредственно в спорангиях за счет спорофита. Женский гаметофит образуется внутри семязачатка, где происходит процесс оплодотворения и развивается зародыш спорофита. Формирование зародыша стимулирует превращение семязачатка в семя.

Многоклеточное семя содержит не только зародыш нового спорофита, в котором уже заложены зачатки будущих его органов: зародышевый корешок, зародышевый стебелек, зародышевая почечка и зародышевые листья — семядоли, но и запас питательных веществ, гарантирующих прохождение первых этапов развития спорофита — формирование проростка. Прочная семенная кожура и приспособления для расселения обеспечивают длительную сохранность семян и гарантируют их распространение. Появление семени — важный ароморфоз в эволюции растений, значительно повышающий их способность приспосабливаться к наземному образу жизни.

Важнейшее свойство семенных растений — независимость от воды при осуществлении полового процесса обусловлена появлением у них новой, ранее не существовавшей структуры — *пыльцевой трубки*, по которой мужские гаметы (уже неподвижные) доставляются к яйцеклетке. Оплодотворению предшествует *опыление* — перенос мужских гаметофитов (пылинок) разными агентами (ветром, насекомыми, птицам и др.) к семязачаткам, где находится яйцеклетка.

Независимость от воды при половом размножении, расселение с помощью более эффективных семян, гарантированное развитие гаметофитов внутри спорангиев — важнейшие факторы, обеспечившие семенным растениям биологическое преимущество над споровыми растениями, что в свою очередь позволило им стать самыми распространенными растениями на планете.

13.1. Отдел Сосновые — Pinophyta, или Голосеменные — Gymnospermae

13.1.1. Общая характеристика голосеменных растений

Голосеменные — одна из древнейших групп высших растений. Появились они в *девонском периоде палеозойской эры* — около 350 млн лет тому назад. Расцвет их пришелся на *конец палеозоя — первую половину мезозоя*, т.е. на период, когда на планете активно шли процессы горообразования, поднимались материки, а климат становился все более сухим. В этих непростых условиях голосеменные заняли на планете место плаунов, хвощей и папоротников. Произошли они, очевидно, от одной из ветвей древнейших разноспоровых папоротников.

Во времена расцвета число видов голосеменных растений достигало 2 тыс. К нашему времени оно резко сократилось и составляет сегодня всего около 800 видов. Однако, несмотря на это, голосеменные играют важную роль в растительном покрове планеты и встречаются по всему земному шару. Около $\frac{3}{4}$ их видов представлены хвойными растениями, которые образуют большие внетропические лесные массивы Евразии и Северной Америки. На долю хвойных приходится около 35% запасов всей древесины на планете. Наиболее широким спектром видов голосеменные представлены в Австралии, Новой Зеландии, на побережьях островов Тихого океана.

В цикле развития голосеменных растений преобладает *спорофит*, который представлен вечнозелеными или листопадными деревьями, реже кустарниками. Среди голосеменных растений *никогда не было трав*. Деревья могут жить до 5 тыс. лет (сосна остистая) и достигать огромной высоты — более 100 м при диаметре ствола до 10–12 м (секвойя, секвойядендрон). Голосеменные — растения *разноспоровые*. Их очень маленькие гаметофиты самостоятельно существовать не могут — развиваются за счет спорофита. Опыление осуществляется ветром.

У побегов голосеменных хорошо выражено метамерное строение. Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья простые с цельной (у внетропических голосеменных) или рассеченной (у растений тропиков и субтропиков) пластинкой, у хвойных — игловидные (ель, кедр, сосна) или чешуевидные (кипарис, туя). В пазухах листьев образуются пазушные почки. Для побегов типично *боковое ветвление*. Побеговая система нарастает *моноподиально*.

Из анатомических особенностей строения древесного стебля следует отметить наличие вторичного утолщения за счет деятельности камбия.

Ксилема у голосеменных состоит исключительно из трахеид (гомоксилярная), флоэма — из ситовидных клеток. Стебли побегов покрыты перидермой, а стволы — коркой.

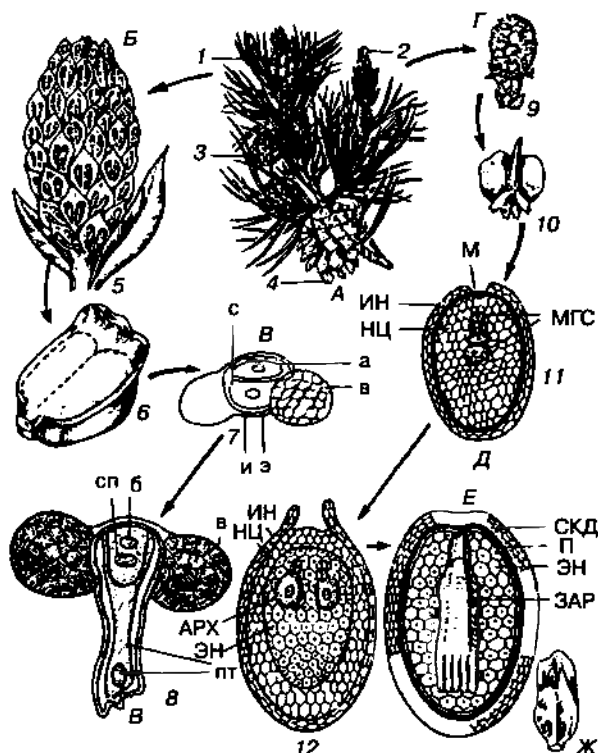
13.1.2. Размножение голосеменных растений

Естественное вегетативное размножение встречается крайне редко (могут укореняться лежащие ветви). *Искусственно* голосеменные растения размножают *черенками, отводками и прививками*. Например, побеговые черенки сосны сибирской прививают на растения сосны обыкновенной.

С особенностями семенного размножения принято знакомиться на примере наиболее широко распространенного хвойного растения — сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Растущая в сосновом бору сосна обычно начинает образовывать семена на 35–40-м году жизни. У стоящих поодиночке хорошо освещенных деревьев этот процесс начинается лет на двадцать раньше. Сосна — *разноспоровое однодомное растение*, т.е. микро- и мегаспоры образуются на одном растении (рис. 112).

Микро- и мегаспорангии образуются в *шишках*. Шишки, в которых формируются микроспорангии, представляют собой *стробилы* — видоизмененные укороченные побеги (брахибласты). Стробилы, в которых образуются микроспорангии, называют *микростробилами*, или *мужскими шишками*. Они обычно располагаются в нижней части растения компактными группами — *сошишиями*. От стебля микростробила отходят многочисленные *микроспорофиллы*, на нижней стороне которых образуется по два *микроспорангия*. Находящиеся в микроспорангиях *клетки спорогенной ткани* делятся мейозом, образуя *тетрады микроспор*. Каждая микроспора защищена двумя оболочками: внешней (очень плотной и прочной *экзиной*) и внутренней (тонкой *интиной*). У сосны, как и у многих хвойных, экзина местами отстает от интины, образуя два *воздушных мешка*, что значительно увеличивает ее поверхность и способствует переносу ее ветром.

Из микроспор в микроспорангиях начинают развиваться *мужские гаметофиты*, которые настолько малы, что даже не выходят за пределы оболочки микроспоры. После первого митотического деления образуются две клетки — маленькая и большая. Та, которая меньше, еще раз делится митозом, в результате чего возникают две маленькие клетки — *проталлиальные* (таллом заростка), которые быстро отмирают и разрушаются. Образовавшаяся после первого деления крупная клетка тоже делится митозом, образуя небольшую — *антеридиальную* и крупную *сифоногенную клетку*, или *клетку-трубку*, из которой впоследствии

Рис. 112. Сосна лесная (*Pinus sylvestris*)

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

- А — ветка сосны с мужскими (1) и женскими (2–4) шишками;
 2 — первого года жизни; 3 — второго года жизни; 4 — с выпавшими семенами;
 Б — мужская шишка: 5 — общий вид; 6 — микроспорофилл с микроспorangиями;
 В — мужской гаметофит (пылинка): 7 — строение; 8 — прорастание
 (э — экзина, и — интина, в — воздушные мешки, а — антеридиальная клетка,
 с — сифоногенная клетка, б — ядро базальной клетки, сп — ядро сперматогенной
 клетки, пт — пыльцевая трубка); Г — женская шишка: 9 — общий вид;
 10 — семенная чешуя с двумя семязачатками; Д — семязачаток;
 11 — после образования мегаспор (ИН — интегумент, НЦ — нуцеллус, МГС — мегаспоры); 12 — после формирования женского
 гаметофита (ЭН — эндосперм, АРХ — архегоний); Е — семя (СКД — семенная
 кожура деревянистая, П — пленка — остатки нуцеллуса, ЗАР — зародыш);
 Ж — семенная чешуя с семенами

развивается *пыльцевая трубка*, доставляющая мужские гаметы к яйце-клетке. На этой стадии развития двухклеточные мужские гаметофиты называют *пылинками* (в совокупности — *пыльцой*).

В конце мая — начале июня стенки микроспорангиев лопаются и высыпавшиеся пылинки уносятся ветром. Пыльцы образуется так много, что она не только попадает на женские шишки, но и покрывает все вокруг. Столь большое количество пыльцы необходимо для гарантированного попадания пыльцы в находящиеся в женских шишках семязачатки. После высыпания пыльцы из микроспорангиев мужские шишки быстро засыхают и опадают.

Мегаспорангии находятся в *женских шишках* (мегастробилах), которые образуются по одной-две на верхушках удлинённых побегов сосны — ауксбластов. В отличие от мужских женские шишки обычно формируются в верхней части кроны дерева, что позволяет избежать самоопыления. От каждого узла стебля женской шишки отходят две чешуи. Нижняя — *кроющая чешуя* — представляет собой видоизменённый лист, а располагающаяся в ее пазухе *семенная чешуя* — трех-метамерный боковой побег. Таким образом, женская шишка в отличие от мужской представляет собой не побег, а систему побегов. У сосны кроющая и семенная чешуя срастаются, образуя так называемую *простую чешую*, на верхней стороне которой развиваются два *семязачатка*. Так как семязачатки ничем не защищены (лежат открыто, голо), так же открыто будут лежать на чешуе и сформировавшиеся из них семена.

Семязачаток представляет собой мегаспорангий, окруженный покровом — *интегументом*. У семенных растений мегаспорангий называют *нуцеллусом*. Интегумент образуется из основания нуцеллуса и постепенно обрастает его снизу вверх, оставляя на верхушке отверстие — *пыльцевход*, или *микропиле*.

Во время распространения пыльцы (конец мая — начало июня) чешуи женской шишки раздвигаются. Приносимые ветром пылинки прилипают к капле клейкой жидкости, выделяющейся из микропиле. При ее подсыхании пылинки затягиваются через микропиле в *пыльцевую камеру*. Так происходит *процесс опыления*. После этого чешуи шишки смыкаются и остаются плотно сжатыми до созревания семян. Ткани чешуй постепенно одревесневают. При опылении в пылинках (мужских гаметофитах) еще нет мужских гамет, а в нуцеллусе — женского гаметофита. Лишь через несколько недель после опыления одна из клеток нуцеллуса, находящаяся недалеко от микропиле, — *материнская клетка мегаспор* — делится мейозом, в результате которого образуется четыре *мегаспоры*, располагающиеся вертикальным рядом. Три верхние быстро отмирают, а из нижней начинает формироваться *женский гаметофит*, тело которого представлено *многоклеточным бесцветным талломом*. Развиваясь за счет спорофита, он накапливает в клетках много запасных веществ, в основном масло.

Летом следующего года, через 13–14 месяцев после опыления, на талломе женского гаметофита формируются два *архегония*, погруженных в его ткань. Архегоний состоит из *шейки*, состоящей из восьми расположенных в два ряда клеток, рано исчезающей *брюшной канальцевой клетки* и *крупной яйцеклетки*. Упрощенное строение архегония (нет стенки и ножки) объясняется утратой им функции защиты яйцеклетки.

Половой процесс проходит на второй год после опыления, во второй половине лета. Формирующаяся из сифоногенной клетки пылинки пыльцевая трубка растет в сторону одного из архегониев. Проникшая в нее антеридиальная клетка, делясь митозом, образует *базальную клетку*, или *клетку-ножку* (рудимент ножки антеридия), и *спермагенную клетку*. В результате деления спермагенной клетки образуются две неподвижные (без жгутиков) мужские гаметы — *спермии*. Таким образом, формирование из микроспоры мужского гаметофита и образование спермиев происходит в результате всего лишь *пяти митозов*.

Пыльцевая трубка доставляет спермии к архегониям. Один из них сливается с яйцеклеткой, образуя *зиготу*, а второй отмирает. Также отмирает и разрушается второй архегоний.

После первого деления зиготы митозом одна из двух образовавшихся клеток дает начало *зародышу*, а из второй формируется *подвесок*, или *суспензор*. За счет деления и сильного вытягивания клеток подвесок проталкивает формирующийся зародыш внутрь ткани женского гаметофита. Сформировавшийся зародыш состоит из *зародышевого корешка*, *зародышевого стебелька*, *зародышевой почечки* и 10–12 *семядолей*. Развитие зародыша стимулирует превращение семязачатка в семя.

Из интегумента семязачатка формируется быстро одревесневающая *семенная кожура семени* — *спермодерма*. Так как при формировании семени все вещества нуцеллуса расходуются на развитие запасавшей ткани, то от нуцеллуса остается *тонкая пленка*, располагающаяся под семенной кожурой. Спермодерма и тонкая пленка — производные нуцеллуса (мегаспорангия), т.е. их клетки имеют диплоидный набор хромосом. Основная часть семени занята запасавшей тканью, сформировавшейся в результате разрастания таллома женского гаметофита, — *первичным эндоспермом*, клетки которого гаплоидны. Развившийся из зиготы зародыш нового (дочернего) спорофита имеет, естественно, диплоидный набор хромосом. Таким образом, в семени представлены два спорофита (материнский и дочерний) и один (женский) гаметофит.

Созревание семян происходит через полтора года после опыления. Сильно увеличившиеся к этому времени в размерах шишки становятся коричневыми. Семена из них высыпаются только в конце зимы — начале весны следующего (уже третьего) года. Именно в это время нагрее-

тые солнцем чешуи шишек раскрываются и снабженные крылышком семена покидают шишки. *Крылышко* представляет собой один из трех видоизмененных метамеров семенной чешуи. Благодаря крылышкам семена могут разноситься ветром по воздуху или по снежному насту на очень большие расстояния.

13.1.3. Систематика отдела Сосновые — Pinophyta

В отделе Сосновые выделяют семь классов: Семенные папоротники, Беннеттитовые, Саговниковые, Кордаитовые, Гинкговые, Сосновые, Гнетовые. Три первых класса относятся к *мегафильной* линии эволюции. Они представлены деревьями с неветвящимся стволом и большими перистыми листьями, обитающими в условиях теплого и влажного климата. В стволах преобладают сердцевина и кора — древесина развита слабо. По этой причине стволы обычно невысокие или быстро лежащие. Признак архаичности — оплодотворение сперматозоидами с обязательным участием воды. Семенные папоротники — первые голосеменные растения, исходная предковая группа. Из трех классов до нашего времени сохранился лишь один — Саговниковые.

Классы Кордаитовые, Гинкговые, Сосновые и Гнетовые — представители *микрофильной* линии эволюции. Это деревья с хорошо развитой побеговой системой и относительно небольшими листьями. В стволах преобладает древесина. У кордаитовых и гинкговых мужские гаметы — сперматозоиды, половой процесс зависит от воды. Вымершие в середине мезозоя кордаиты дали начало мелколистным интенсивно ветвящимся голосеменным — хвойным. Гнетовые представлены наиболее продвинутыми в эволюционном отношении растениями, обладающими рядом признаков, сближающих их с покрытосеменными растениями.

13.1.3.1. Класс Семенные папоротники — *Pteridospermatopsida*

Возникли в *девоне* и, достигнув расцвета в *каменноугольном периоде*, к концу *пермского периода* вымерли. Эти наиболее примитивные из всех голосеменных растения были представлены деревьями или лианами с большими сильноорассеченными листьями и придаточной корневой системой. По краям листьев формировались семязачатки, из которых развивались семена. Оплодотворение осуществлялось с помощью сперматозоидов, которым для передвижения была нужна вода. Обнаружение ископаемых останков семенных папоротников позволило решить проблему происхождения семенных растений.

13.1.3.2. Класс Беннеттитовые — *Bennettitopsida*

К этому классу отнесены около 1 тыс. видов ископаемых голосеменных растений, существовавших в *мезозойскую эру*. Они были представлены вечнозелеными невысокими деревьями с неветвящимися стволами и крупными рассеченными листьями. Важнейшая особенность беннеттитовых — *обоеполые стробилы*. Такой стробил был окружен снаружи верхушечными листьями, совокупность которых была похожей на околоцветник. Выше на оси стробила развивались перистые микроспорофиллы с многочисленными микроспorangиями, а на верхней конусообразной ее части располагались мегаспорофиллы, на верхушках которых образовывались семязачатки. Семязачатки были защищены стерильными мегаспорофиллами. Наличие обоеполых стробиллов дает основание рассматривать эту группу растений как возможных прародителей цветковых растений.

13.1.3.3. Класс Саговниковые — *Cycadopsida*

Появившись в конце *карбона*, саговниковые достигли своего расцвета в *юрский период мезозоя*. Около 130 их видов (девять родов) существуют на планете и в настоящее время, т.е. по видовому богатству они сегодня уступают лишь хвойным. Вечнозеленые саговниковые — жители тропиков и субтропиков. По габитусу они напоминают пальмы — их стволы несут на верхушке розетку крупных перистых листьев (рис. 113).

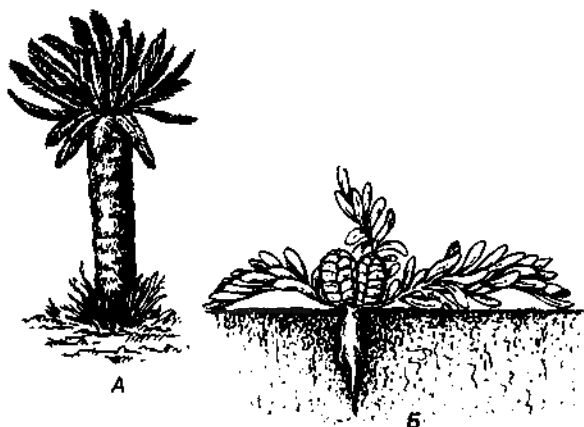


Рис. 113. Саговниковые (по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитько, 1990):
 А — саговник поникающий (*Cycas revoluta*); Б — замия (*Zamia sp.*)
 с двумя стробилами

Короткие стволы могут быть бочковидной или клубневидной формы. Саговниковые — первая группа высших растений, у которых развивается *система главного корня*, но ветвление корней остается верхушечным (дихотомическим). На корнях образуются клубеньки — результат симбиоза с азотофиксирующими цианобактериями.

Саговники — *двудомные растения*: микро- и мегаспорангии формируются на разных растениях. Спорофиллы могут быть собраны в стробилы или располагаться поодиночке. Мегастробил (женская шишка) энцефалартоса может быть высотой до 1 м, а массой — до 40 кг. Оплодотворение осуществляется многожгутиковыми *сперматозоидами* — самыми крупными в растительном мире (до 0,35 мм). Крупные семена (длиной 3–4 см) покрыты спермодермой, внешний слой которой у зрелых семян становится яркоокрашенным и мясистым, привлекая распространителей (птиц, обезьян и т.д.).

На Черноморском побережье можно увидеть один из наиболее холодостойких видов — саговник поникающий (*Cycas revoluta*) родом из Японии. Часто как ценное декоративное растение его выращивают в оранжереях и зимних садах. Растение высотой до 3–4 м с крупными (до 2 м) рассеченными листьями. На мужских растениях образуются относительно крупные микростробилы, на женских — отдельные мегаспорофиллы скучены на верхушке. На каждом мегаспорофилле развивается от двух до шести семязачатков. Внешний слой семенной кожуры оранжево-красный, сочный.

Из стволов саговников издавна добывают крахмал, из которого изготавливают крупу саго. Саговниковые — ценные декоративные растения, которые выращивают как в открытом, так и защищенном грунте.

13.1.3.4. Класс Кордаитовые — *Cordaitopsida*

В этот класс входят ископаемые растения, вымершие в *юрский период мезозоя*. Расцвет их приходился на *карбон*, когда они образовывали обширные заболоченные леса. Кордаитовые представляли собой высокие (до 30 м) деревья с длинными (до 1 м) и узкими листьями. У некоторых растений листья были в виде хвои. Раздельнополые стробилы были собраны в колосовидные структуры, выходящие из пазух листьев. Полагают, что кордаитовые произошли от семенных папоротников, но сумели приспособиться к более засушливым условиям. От древнейших форм кордаитов, очевидно, произошли гинкговые и более засухоустойчивые хвойные. Кордаитовые часто включают в состав класса Сосновые (*Pinopsida*) в ранге подкласса.

13.1.3.5. Класс Гинкговые — *Ginkgoopsida*

Гинкговые возникли в *пермском периоде* и достигли расцвета в *юрском периоде мезозоя*. В это время они были представлены 20 родами и встречались по всему Северному полушарию. В настоящее время на планете существует только один представитель этого класса — *гинкго двулопастный* (*Ginkgo biloba*), сохранившийся в горах китайской провинции Сычуань (рис. 114). Таким образом, сегодня Гинкговые — монотипный класс, состоящий из одного монотипного порядка, одного монотипного семейства, одного монотипного рода и единственного вида. Гинкго двулопастный — высокое (до 40 м) листопадное дерево, живущее до 2 тыс. лет. Пластинка листьев вееровидная двулопастная, располагается на тонком длинном черешке. Жилки листовой пластинки ветвятся дихотомически.

Гинкго — двудомное растение. Опыление происходит весной, а половой процесс — осенью, в уже опавших семязачатках. Оплодотворение осуществляется *сперматозоидами*. Формирование зародыша и со-

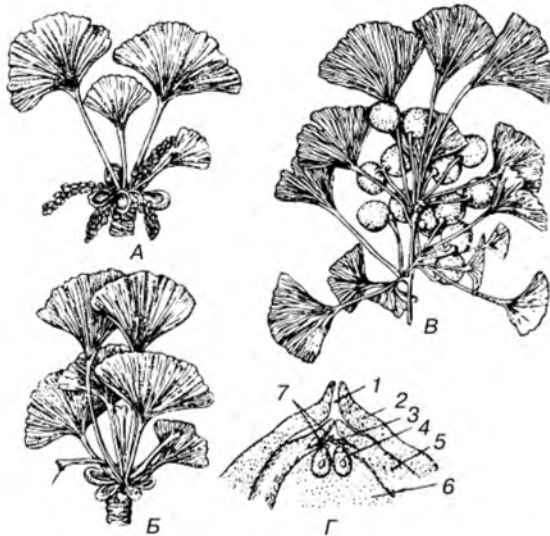


Рис. 114. Гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*)

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

А — побег мужского растения с шишками; Б, В — побеги женского растения с семязачатками и семенами; Г — фрагмент семязачатка на продольном срезе: 1 — микропиле; 2 — интегумент; 3 — архегониальная камера; 4 — архегоний; 5 — нуцеллус; 6 — первичный эндосперм; 7 — сперматозоид

зревание семян происходят на земле. Семена с сочным и мясистым внешним слоем семенной кожуры, в котором накапливается много масла. Семена съедобны. Прорастание семян подземное.

Гингко часто называют живым ископаемым, так как все его ближайшие родственники вымерли десятки миллионов лет тому назад. Сегодня широко выращивается как ценное декоративное растение в Китае, Японии, странах Европы и Северной Америки. Хорошо размножается семенами и черенкованием.

13.1.3.6. Класс Сосновые, или Пинопсиды — *Pinopsida*

Так как у большинства растений, относящихся к этому таксону, листья игловидные — хвоинки, в ботанической литературе можно встретить еще одно его название — Хвойные. Как и покрытосеменные, сосновые относятся к наиболее известным и важным в хозяйственном отношении растениям. По распространению в природе и значению в жизни человека они идут вслед за цветковыми растениями, намного опережая остальные высшие растения.

Сосновые появились в конце *карбона* и достигли наибольшего расцвета в *середине мезозоя*. В третичном периоде кайнозойской эры хвойные леса были широко представлены в Евразии, Северной Америке, достигая Гренландии и Шпицбергена. Они росли по всему Южному полушарию вплоть до Антарктиды. После ледникового периода занятые ими территории резко сократились, а число видов значительно уменьшилось.

Являясь наиболее сохранившейся, многочисленной и распространенной группой голосеменных растений, они насчитывают сегодня около 600 видов, объединенных в 55 родов и семь семейств. Многие сосновые продолжают играть важную роль в растительном покрове планеты. В Северной Америке и Северной Евразии они образуют обширные леса, часто представляющие собой насаждения лишь одного вида. В Южном полушарии хвойные наиболее широко представлены по побережьям в умеренных областях Австралии, Новой Зеландии, Южной Америке. В нашей стране хвойные леса составляют около 80% площади всех лесных угодий, определяя ландшафт огромных территорий и имея важное водоохранное значение.

Все сосновые — деревья, редко кустарники с игловидными (хвоинками) или чешуевидными листьями. Редко встречаются растения с ланцетными или широколанцетными листьями (араукария, подокарпус). Большинство из них вечнозеленые, но встречаются и листопадные

(лиственница, метасеквойя). Сосновые — самые большие растения во всем растительном мире. Североамериканские гиганты — секвойя вечнозеленая и секвойядендрон гигантский достигают высоты более 100 м при диаметре ствола 10–12 м. Хвойные держат пальму первенства и по продолжительности жизни: вышеназванные гиганты доживают до 3–4 тыс. лет, а сосна остистая, или долговечная, — до 5 тыс. лет!

У сосновых образуются побеги двух типов: удлиненные — *ауксибласты* и укороченные — *брахибласты*; те и другие с очередным расположением. У растений одних видов, например ели, пихты и тисса, брахибластов нет. У сосны фотосинтезирующие листья (хвоинки) образуются только на брахибластах, а у лиственницы — на побегах обоих типов. У всех сосновых моноподиальное нарастание побеговой системы, что приводит к формированию у них хорошо выраженной главной оси побеговой системы — длинного и ровного ствола. Эта важная морфологическая особенность делает сосновые весьма ценными в хозяйственном отношении — позволяет получать от них высококачественный строительный материал (бревна, брус, доски и т.д.).

Для внутреннего строения стебля характерно мощное развитие древесины. Сердцевина и кора выражены слабо. Ежегодный прирост стебля в толщину обеспечивается активной деятельностью камбия в течение всей жизни растения. Древесина состоит на 90–95% из трахеид. У наиболее древних видов, например араукарии, трахеиды самые длинные — до 3 мм, у продвинутых кипарисовых — самые короткие. Годичные кольца обычно выражены хорошо. Смоляные ходы (горизонтальные и вертикальные) развиты в коре, у сосновых — во вторичной древесине. Анатомическое строение многолетних листьев (живут от двух до 15 и даже 40 лет) отражает их приспособление к жизни в условиях недостаточного водоснабжения. Они покрыты толстой кутикулой, клетки эпидермы мелкие, с утолщенными одревесневающими клеточными стенками, устьица заглубленные. У большинства хвойных под эпидермой располагается гиподерма, представленная одним — тремя слоями волокон, придающих листу жесткость и прочность. У ряда хвойных в мезофилле листа развиты крупные смоляные ходы. Складчатый мезофилл типичен для многих видов сосны, в листьях других хвойных складчатость мезофилла выражена слабо или совсем не выражена.

Закономерности формирования корневой системы и анатомическое строение корня такие же, как у покрытосеменных растений. Корневая система образует микоризу (в основном с базидиальными шляпочными грибами).

В классе Сосновые выделяют семь семейств. В нашей стране в естественных условиях встречаются представители трех семейств: Сосновые, Кипарисовые и Тиссовые.

Семейство Сосновые (*Pinaceae*) — самое большое семейство среди всех голосеменных растений и самое молодое среди хвойных. Оно насчитывает десять родов и 250 видов, обитающих в Северном полушарии. Самый большой род Сосна — около 100 видов; крупные роды: Ель, Лиственница и Пихта (по несколько десятков видов). В семейство входят основные лесообразующие породы нашей страны — лиственница, сосна и ель. Более 30% лесов России — лиственничники, около 20% — ельники и сосняки.

Лиственница (*Larix*) — светолюбивое дерево высотой 30–40 (до 80) м и продолжительностью жизни до 500 лет. Самый распространенный род Северного полушария. Представлен 15 видами. Развивающиеся на удлинённых и укороченных побегах хвоинки ежегодно осенью опадают. На каждом брахибласте образуется 15–40 хвоинок. Очень холодостойкий вид — в Якутии переносит семидесятиградусные морозы. К почвам не требовательна, может расти на болотах. На северо-востоке европейской части России и в Западной Сибири растёт лиственница сибирская (*L. sibirica*). В Западной Сибири и на Дальнем Востоке огромные площади занимает лиственница даурская (*L. daurica*).

Древесина лиственницы отличается твердостью, прочностью и водостойкостью — не гниет в воде. Высоко ценится и широко применяется в строительстве.

Сосна (*Pinus*) — самый крупный род семейства, возникший в юрском периоде мезозоя. В нашей стране наиболее широко представлена сосна обыкновенная (*P. sylvestris*) — светолюбивое, неприхотливое к почвам растение высотой до 30–40 м и продолжительностью жизни до 300 лет. Может расти на песках и болотах. Благодаря длинной корневой системе не страдает от засухи и устойчива к ветровалам. Ценная древесина сосен используется в жилищном строительстве, кораблестроении, авиационной промышленности, при производстве мебели. При подсочке ствола вытекает живица (раствор смолы в эфирных маслах), из которой получают скипидар и канифоль, применяемые в промышленности и медицине. Из хвои получают витамин С и хвойные экстракты. В Сибири широко распространена сосна сибирская (*P. sibirica*), которую часто называют кедровой. От сосны обыкновенной она отличается большим числом хвоинок у брахибласта — их у него пять, а не две. Сосна сибирская даёт ценную древесину и съедобные весьма питательные семена с большим содержанием ценного масла, кото-

рые в обиходе обычно называют кедровыми орешками (и не орешки, и не кедровые!). Съедобны семена и у сосны корейской (*P. koraiensis*), растущей на Дальнем Востоке. Многие виды сосен очень декоративны, но из-за высокой чувствительности к загрязнению воздуха их не используют при озеленении крупных городов.

Сосна остистая, или долговечная (*P. longaeva*), обитающая в Северной Америке на скалистых островах у побережья Калифорнии, — самое долгоживущее растение на планете. Это невысокое дерево с поломанными и скрученными ветрами стволом и ветками доживает до 5 тыс. лет.

Ель (*Picea*) — род, содержащий 40–45 видов, распространенных исключительно в Северном полушарии. В европейской части России образует леса ель обыкновенная (*P. abies*), а за Уралом ее сменяет ель сибирская (*P. obovata*) — высокие (до 50 м) деревья с характерной пирамидальной кроной. Живут они до 300 лет. Продолжительность жизни хвоинок — 10–12 лет. Поэтому кроны елей такие плотные. Ели теневыносливы, более того — в молодом возрасте они могут расти только под пологом других деревьев. Из-за поверхностной корневой системы легко подвергаются ветровалам. Понижающиеся женские шишки развиваются на верхушках деревьев. От опыления до созревания семян проходит менее года.

Древесина ели используется в строительстве, при производстве бумаги, картона, скипидара и канифоли. Из нее делают музыкальные инструменты (скрипки, виолончели, контрабасы, пианино и др.). Благодаря мощному восковому налету на хвоинках одной из форм ели колючей — сизой (*P. pungens* f. *glauca*) она устойчива к загрязнению воздуха и широко используется при создании парков и скверов. Также родом из Северной Америки еще одна голубая ель — ель канадская (*P. canadensis*).

Пихта (*Abies*) отличается от ели вертикально стоящими, распадающимися при созревании семян шишками и плоскими хвоинками с двумя белыми полосками на нижней стороне. Род включает 40 видов, распространенных в умеренных и умеренно-холодных зонах Северного полушария, часто в горах. Пихта — дерево высотой до 50 м (иногда до 70 м) с пирамидальной кроной, живущее до 200–500 (700) лет. В России широко встречается пихта сибирская (*A. sibirica*) — одна из основных пород темнохвойной тайги. Она теневынослива, холодостойка, требует высокой влажности почвы. Не устойчива к загрязнению воздуха. Опускающиеся до самой земли нижние ветви могут укореняться, в результате чего формируются новые растения, что делает пихтовые леса труднопроходимыми. В древесине пихты нет смоляных ходов,

поэтому она легко загнивает, повреждается насекомыми и грибами. Древесина используется для получения целлюлозы, как поделочная. Из хвои добывают ценное пихтовое масло, обладающее бактерицидными свойствами, способствующее заживлению ран.

Кедр (*Cedrus*) — высокое (25–50 м) раскидистое вечнозеленое дерево. Хвоинки в брахибластах — по 40–50 штук. Семена созревают на второй-третий год после опыления. Они мелкие и несъедобные. При созревании семян шишки рассыпаются. Древесина очень высококачественная, используется в строительстве. Род представлен всего четырьмя видами с весьма ограниченными ареалами. Кедр атлантический (*C. atlantica*) встречается в Северной Африке, гималайский (*C. deodara*) — в Западных Гималаях, ливанский (*C. libanii*) — в горах Ливана, Сирии и Турции, короткохвойный (*C. brevifolia*) — на острове Кипр. Первые три вида выращивают в качестве декоративных растений в Крыму, на Кавказе, в Средней Азии.

Семейство Кипарисовые (*Cupressaceae*) насчитывает 19 родов и более 130 видов, встречающихся в умеренной, субтропической и тропической зонах обоих полушарий. Вечнозеленые деревья и кустарники. У побегов супротивное, мутовчатое или очередное листорасположение. Листья игловидные или чешуевидные. У мужского гаметофита не образуются протамиальные клетки, у женского — формируется до 200 архегониев. Исходя из особенностей строения женских шишек, выделяют три подсемейства: Кипарисовые, Можжевельные и Туевые.

Кипарис (*Cupressus*) — вечнозеленое дерево с пирамидальной или раскидистой кроной. Встречается в умеренно-теплых районах Европы, Азии, Африки и Северной Америки. Листья мелкие, чешуевидные, плотно налегающие друг на друга. Шишки деревянистые, при созревании семян их шишковидные чешуи раздвигаются. Древесина используется в строительстве и при производстве мебели. Многие виды очень декоративны. Род представлен 15 видами. Наиболее распространены пирамидальные формы кипариса вечнозеленого (*C. sempervirens*) — дерева высотой до 30 м, живущего до 2 тыс. лет. Широко культивируется в Крыму и на Кавказе как декоративное растение.

Можжевельник (*Juniperus*) представлен 70 видами, которые встречаются от Арктики до субтропиков. Вечнозеленые кустарники, стланики или невысокие (до 10 м) деревья. Можжевельники очень светолюбивы, морозостойки, не переносят загрязнения воздуха. Растут очень медленно, живут до 500–1000 лет. Игловидные или чешуевидные листья, живущие от семи до десяти лет, выделяют эфирные масла, обладающие бактерицидными свойствами. Растения, как правило, двудомные.

При формировании семян чешуи женских шишек срастаются, становятся сочными и яркоокрашенными (синими), образуя так называемую шишкоягоду. В зависимости от вида в ней образуется от двух до десяти семян, созревающих в первый или на второй-третий год. Наиболее распространен можжевельник обыкновенный (*J. communis*) — кустарник или небольшое дерево высотой до 5 м (в горах — стланник) с игловидными листьями. От Южной Европы до Центральной Азии по склонам гор широко встречается можжевельник казацкий (*J. sabina*) — стелющийся кустарник с чешуевидными листьями. В Средней Азии его называют арчей.

Твердая, смолистая и очень ароматная древесина можжевельников используется как поделочная. Ароматные шишкоягоды применяют в пищевой и парфюмерной промышленности. В народной и официальной медицине они ценятся за свои мочегонные свойства. В последнее время селекционерами создано много декоративных форм можжевельников, широко применяемых в ландшафтной архитектуре.

Туя (*Thuja*) — вечнозеленые однодомные деревья или кустарники с прижатыми к ветвям супротивными чешуевидными листьями. Семена созревают в первый же год после опыления. Известны шесть видов туи, произрастающие в Северной Америке и Восточной Азии. В горах Китая и Средней Азии произрастает туя восточная, или биота (*Th. orientalis*). В качестве декоративных растений выращивают два североамериканских вида: тую западную (*T. occidentalis*) и тую гигантскую (*Th. gigantea*). Последняя у себя на родине может достигать высоты 60 м при диаметре ствола 2–2,5 м. У всех видов туй древесина легкая, мягкая и устойчивая к гниению, ценится как строительный материал.

Семейство Тиссовые (*Taxaceae*). Отличается от остальных семейств отсутствием женских шишек — одиночные семязачатки образуются на концах побегов. Созревшие семена окружены ариллусом, или кроветелькой, — выростом ножки семязачатка.

В семейство входят четыре рода, из которых наиболее распространен род Тисс (*Taxus*) с шестью видами. Особо ценится тисс ягодный (*T. baccata*) — вечнозеленое дерево высотой до 20–25 м и продолжительностью жизни до 2–3 тыс. лет. Тисс ягодный растет в лесах Европы, Малой Азии, в горах Северной Африки, встречается в Крыму, на Кавказе, в Украине и Белоруссии. Тисс считается самым теневыносливым и самым медленнорастущим растением из всех хвойных (годовой прирост его побегов — 2–3 см). Древесина тисса очень тяжелая (тяжелее воды), прочная и красивая, она устойчива к гниению, за что получила в народе название «негной-дерево». Семена тисса ягодно-

го почти полностью окружены сочным ариллусом оранжево-красного цвета, привлекающим распространителей семян — главным образом птиц. Древесина, кора, хвоя и семена содержат алкалоид таксин, ядовитый для человека и домашних животных. Ариллус не ядовит. В нашей стране тисс охраняют как заповедное растение. Уникальные тиссовые рощи сохранились на Кавказе, в Крыму. Тисс ягодный выращивают и как декоративное растение. На Дальнем Востоке и в Японии растет тисс остроконечный (*T. cuspidata*), древесина которого также высоко ценится. Массовые вырубки привели к значительному сокращению его ареала.

За пределами нашей страны встречаются растения следующих семейств.

Семейство Араукариевые (*Araucariaceae*) — древнейшее среди всех современных хвойных. Было широко распространено в мезозое. Представлено 40 видами двух родов: Араукария (*Araucaria*) и Агатис (*Agatis*), произрастающими в лесах Южного полушария. Араукария и агатис — вечнозеленые деревья высотой до 90 м с ценной древесиной и съедобными семенами. У растений некоторых видов араукарии женские шишки достигают размера футбольного мяча. О древности рода Араукария свидетельствует его дизъюнктивный (разорванный) ареал — одни виды растут в Южной Америке, другие — в Австралии.

Семейство Подокарповые (*Podocarpaceae*) имеет сходное с араукариевыми происхождение и распространение. В семействе шесть родов и 140 видов. Наиболее известен подокарпус, или ногоплодник (*Podocarpus*), ряд видов которого культивируют как декоративные комнатные растения, например подокарпус крупнолистный (*P. macrophyllus*).

Семейство Таксодиевые (*Taxodiaceae*) объединяет десять родов, из которых многие монотипны, т.е. представлены только одним видом. Появившись в юрском периоде, они достигли своего расцвета в меловом периоде мезозоя. Сегодня таксодиевые распространены в умеренно-теплых регионах Северной Америки и Юго-Восточной Азии. Ареалы сохранившихся видов представлены весьма небольшими территориями, поэтому таксодиевые называют семейством живых ископаемых. Все 15 видов таксодиевых — однодомные большие деревья, живущие сотни и тысячи лет.

Одно из самых известных и даже знаменитых растений этого семейства — секвойя вечнозеленая (*Sequoja sempervirens*), единственный вид рода. Это одно из самых высоких растений на планете. Максимальная высота у ныне существующих деревьев — 123 м, у росших относительно недавно — около 140 м. Диаметр ствола достигает 8–10 м. Эти вечно-

зеленые деревья с узко-ланцетными листьями (хвоинками) доживают до 2–3 тыс. лет. Секвойи — жители туманных лесов, которые тянутся вдоль побережья океана на западе США (Калифорния, Южный Орегон). Секвойя способна возобновляться после рубок за счет поросли, образующейся на пнях (пневой поросли). Ее можно размножать побеговыми черенками. Легкая, прочная и устойчивая к гниению древесина отличается красноватым оттенком, за что называется красным деревом. Широко используется при производстве мебели. Секвойя хорошо растет в Крыму и на Кавказе.

Гигантским живым ископаемым считается еще один североамериканский представитель семейства — секвойядендрон гигантский, или мамонтово дерево (*Sequojadendron giganteum*), единственный представитель рода. Растет в штате Калифорния по склонам гор Сьерра-Невада на высоте 1,5 тыс. м над уровнем моря. Секвойядендрон несколько ниже секвойи (до 100 м), но с более толстым стволом — 10–12 м диаметром. Да и живет он почти в два раза дольше — до 4 тыс. лет. От секвойи он также отличается светлой коркой и более мелкими чешуевидно-ланцетными листьями, как черепица налегающими друг на друга. У мамонтова дерева более крупные женские шишки.

Таксодиум (*Taxodium*) растет на юге и юго-востоке США и в Мексике. Род представлен тремя видами, из которых наиболее распространен таксодиум двурядный, или болотный кипарис (*T. distichum*), живущий в основном в пойме реки Миссисипи. Обитая на заболоченной почве, это растение образует многочисленные дыхательные корни (пневматофоры) высотой до 1–3 м. Болотный кипарис может достигать возраста 4 тыс. лет. Легкая, прочная, устойчивая к гниению древесина болотного кипариса очень высоко ценится и широко используется в строительстве, мебельной промышленности и т.д.

13.1.3.7. Класс Гнетовые — *Gnetopsida*

Происхождение этой своеобразной группы растений неизвестно из-за отсутствия палентологического материала. Класс включает три очень специфических монотипных порядка: Вельвичиевые (*Welwitschiales*), Гнетовые (*Gnetales*) и Эфедровые (*Ephedrales*). Спорофиты гнетовых представлены двудомными кустарниками или лианами с супротивно расположенными листьями. Основные отличия от остальных голосеменных заключаются в следующем. Вокруг микро- и мегастробиллов гнетовых образуется *покров*, состоящий из одной или нескольких пар чешуевидных листьев. Так как он разрастается и сохраняется вокруг сформировавшихся семян, этот класс называют *Оболочкосеменные*.

У семязачатков в результате вытягивания краев интегумента формируется очень длинная микропилярная трубка. Женский гаметофит сильно редуцирован и по строению близок к женскому гаметофиту покрытосеменных — зародышевому мешку (*у гнетума и вельвичии нет архегониев*). При оплодотворении второй спермий может сливаться с брюшной канальцевой клеткой — явление, напоминающее *двойное оплодотворение* у покрытосеменных растений. Во вторичной ксилеме гнетовых кроме трахеид имеются *сосуды*, аналогичные сосудам цветковых. Эти признаки явно сближают гнетовые с покрытосеменными растениями. Существует мнение, что объединение трех названных порядков в один класс не обосновано, так как они представляют самостоятельные независимые ветви эволюции.

Порядок Эфедровые представлен одним родом Эфедра, или кузмичева трава (*Ephedra*), объединяющим 40 видов вечнозеленых кустарников высотой 1–1,5 м с сильно редуцированными листьями, живущих в пустынных и степных сообществах Евразии и Америки. На ребристых стеблях чешуевидные буроватые листья располагаются супротивно или мутовчато. Функцию фотосинтеза выполняют молодые стебли. Из-за некоторого сходства по внешнему виду с хвойными растениями эфедру называют хвойником.

Эфедра — двудомное растение. На мужских растениях в пазухах листьев образуются колосовидные собрания микростробиллов. На оси микростробила располагаются несколько пар кроющих листьев, образующих покров, и микроспорофиллы, несущие от одного до восьми микроспорангиев каждый. На женских экземплярах в пазухах листьев развиваются мегастробилы. На короткой оси мегастробила располагаются несколько пар чешуевидных листьев и верхушечный семязачаток с длинной микропилярной трубкой. Семязачаток защищен довольно толстым покровом, образующимся в результате срастания чешуевидных листьев. На женском гаметофите образуется два архегония, но в половом процессе участвует лишь одна яйцеклетка. При созревании семени покров, окружавший семязачаток, сильно разрастается, становится сочным, мясистым и приобретает яркую оранжевую окраску, привлекающую распространителей семян.

Во флоре России представлено десять видов эфедры. Из эфедры двухколосковой (*E. distachia*) и эфедры хвощевой (*E. equisetina*) получают алкалоид эфедрин, широко применяющийся в медицине.

Порядок Вельвичиевые состоит лишь из одного вида — вельвичии удивительной (*Welwitschia mirabilis*), растущей в каменистой пустыне Намиб на юго-западе Африки. Внешний вид этого растения действи-

тельно необычен. Деревянистый ствол растения, достигающий высоты 70 см при диаметре 1–1,5 м, покрыт толстой перидермой и представляет собой в основном гипокотиль. Он почти полностью погружен в почву. В углублении седловидной верхней части ствола находится конус нарастания. Всю свою жизнь (несколько столетий) растение имеет только два листа в виде широких плоских ремневидных лент, стелющихся по земле.

Листья постоянно нарастают за счет деятельности интеркалярной меристемы, находящейся в их основании. Ежегодный прирост достигает 20–40 см. Верхняя, наиболее старая их часть закручивается и разрывается на полоски. Концы листьев постепенно отмирают, засыхают и разрушаются. В результате у взрослых растений длина листьев достигает обычно 2–3 м (до 6–8 м) при ширине до 1,5 м. Листья приспособлены к жизни в пустыне. Поверхность их покрыта толстым слоем кутикулы, устьица заглублены, развитые механические ткани придают им необходимую жесткость. Благодаря многочисленным устьицам, имеющимся как у верхней, так и у нижней эпидермы, листья могут поглощать конденсирующуюся в ночное время на их поверхности воду.

Стержневой главный корень растения уходит в глубину на 1,5–2 м, достигая более влажных слоев почвы, где интенсивно ветвится.

У основания листьев на мужских растениях образуются собранные в группы микростробилы, на женских — мегастробилы. У женских гаметофитов не образуются архегонии. Опыление происходит, очевидно, с помощью насекомых. Сформировавшееся семя окружено пленчатым покровом, который способствует распространению его ветром.

Издавна древесина ствола вельвичии использовалась местным населением в качестве ценного топлива и для изготовления поделок. В наше время это редчайшее реликтовое растение находится под охраной.

Порядок Гнетовые представлен 30 видами рода гнетум (*Gnetum*), живущими во влажных тропических лесах Азии, Южной Америки и Западной Африки. Обычно это деревянистые лианы, реже — кустарники и небольшие деревья. Листья гнетума очень похожи на листья цветковых — у них широкие кожистые цельные листовые пластинки с сетчатым жилкованием. Листорасположение супротивное. Все виды гнетума — двудомные растения. Собрания их микро- и мегастробилов похожи на таковые у эфедры. У семязатка имеется два интегумента (как у многих покрытосеменных). У женского гаметофита не образуются архегонии. В половом процессе участвуют оба спермия, сливаясь с ближайшими ядрами женского гаметофита, что похоже на процесс двойного оплодотворения у покрытосеменных.

При созревании семени внешний интегумент и сросшийся с ним покров семязачатка становятся сочными, мясистыми и ярко-розовыми, а внутренний интегумент — одревесневает. Яркая окраска семян и сочная мякоть привлекают животных, которые обеспечивают их распространение. Деревянистый слой обеспечивает при этом защиту зародыша от воздействия пищеварительных ферментов. В Восточной Азии используют в пищу семена, а также молодые листья и стробилы гнетума гнемон (*G. gnemon*).

13.2. Отдел Магнолиевые — Magnoliophyta, или Покрытосеменные — Angiospermae

13.2.1. Общая характеристика покрытосеменных растений

Магнолиевые, или Покрытосеменные, — крупнейший отдел царства Растения. Он включает более 500 семейств, примерно 13 тыс. родов и более 250 тыс. видов. Значительно превосходя по численности все остальные растения, покрытосеменные сегодня занимают господствующее положение на Земле, произрастают во всех климатических зонах и могут существовать в самых разных экологических условиях. Они играют главную роль в формировании растительного покрова и создают основную часть всей *фитомассы* планеты, обеспечивая возможность существования на ней всех гетеротрофных организмов, включая человека. Почти все возделываемые растения, снабжающие человечество пищей, относятся к покрытосеменным.

Столь высокого уровня развития покрытосеменные достигли в результате важных прогрессивных изменений всей структуры их тела, затрагивающих как вегетативные, так и генеративные органы. Особенно большую роль в становлении этой группы растений сыграло появление *цветка* — специфического генеративного органа, совместившего в себе функции бесполого и полового размножения. Именно в цветке у покрытосеменных проходят процессы образования спор, развитие гаметофитов и формирование гамет, опыление, оплодотворение, развитие зародыша и образование плода с семенами. Этим объясняется еще одно название отдела — Цветковые (*Anthophyta*).

Основная и главная часть цветка — пестик с одним или несколькими сросшимися мегаспорофиллами (плодолистиками). В нижней расширенной полый части пестика — завязи — развиваются семязачатки. Находясь внутри своеобразного замкнутого сосуда — завязи, семязачатки надежно защищены от высыхания, перепада температур, повреждения животными. Отсюда и происхождение названия отдела

Angiospermae (от греч. «ангеон» — сосуд, «сперма» — семя). В процессе формирования зародыша семязачатки превращаются в семена, а завязь в плод. Этим и объясняется название «покрытосеменные» — *семена находятся внутри плода*, а не располагаются ничем не защищенные (голые) на мегаспорофиллах, как у голосеменных растений.

Параллельно с развитием завязи у пестика происходило обособление рыльца — важной его верхней части, способной не только улавливать и удерживать пыльцу, но и стимулировать ее прорастание. В отличие от голосеменных у покрытосеменных растений пыльца попадает не на семязачаток, а на рыльце пестика.

Формирующийся из цветка *плод* не только выполняет важную защитную функцию, предохраняя семена от неблагоприятного воздействия факторов внешней среды, но и играет большую роль в их распространении, т.е. расселении растений. Цветок и развивающийся из него плод — органы, не имеющие гомологов у других представителей растительного мира. Их появление — важнейший *ароморфоз* в эволюции растений.

Примечательная особенность покрытосеменных — максимальная *редукция (миниатюризация)* гаметофитов: мужского — пылинки и женского — зародышевого мешка. У женского гаметофита, состоящего всего из семи клеток, не образуются архегонии. Непосредственно с этим явлением связано появление *двойного оплодотворения*, биологический смысл которого заключается в том, что развитие запасающей ткани семени начинается одновременно с развитием зародыша, а не раньше, как у голосеменных. Таким образом у покрытосеменных происходит более рациональное использование пластических веществ и энергии: если зародыш по каким-то причинам не развивается, то и триплоидный эндосперм тоже не формируется. Значительная экономия ресурсов организма происходила и при постепенной смене опыления ветром на опыление, осуществляемое насекомыми, требующее значительно меньшего количества пыльцы.

Прогрессивные изменения наблюдаются и в структуре вегетативных органов покрытосеменных. Благодаря высокой пластичности они способствовали формированию у покрытосеменных растений целого *ряда жизненных форм* (биоморф): деревьев, кустарников, полукустарников, лиан, многолетних, двулетних и однолетних трав. Такой широкий спектр биоморф дал покрытосеменным растениям важную возможность формировать многоярусные растительные сообщества, т.е. наиболее эффективно пользоваться условиями окружающей среды и получить дополнительные шансы в конкурентной борьбе с другими группами высших растений.

Преимущества цветковых растений проявились и в *высокой способности к вегетативному размножению* с помощью специально предназначенных для этого высокоспециализированных органов — корневищ, клубней, луковиц, выводковых почек и т.д. Моноподиальное нарастание побеговой системы сменилось более прогрессивным симподиальным. Стала более совершенной проводящая система. Появившиеся взамен трахеид сосуды способствовали значительному повышению скорости передвижения воды по телу растения. Ситовидные клетки сменяются ситовидными трубками, работу которых контролируют клетки-спутницы, что находит отражение в повышении эффективности и скорости транспорта органических веществ.

У покрытосеменных растений возникают типы жилкования (перистое и сетчатое — у двудольных и параллельное и дуговидное — у однодольных), при которых отдельные жилки соединены между собой *анастомозами* (перемычками), что дает листу возможность оставаться живым при повреждении жилки какой-либо его части.

Прогрессивные эволюционные изменения во внешнем и внутреннем строении покрытосеменных растений, достигавшие порой уровня ароморфозов, обеспечили им огромные преимущества в борьбе за существование и дали возможность выйти из нее победителями.

Происхождение покрытосеменных. Как полагают палеонтологи, покрытосеменные растения появились в конце *юрского периода мезозоя* — примерно 135 млн лет тому назад. Быстро распространяясь по планете, они стали вытеснять господствовавшие на ней папоротники и голосеменные и к середине мелового периода (120 млн лет назад) захватили всю сушу. С тех пор до наших дней они — господствующие растения на Земле. Предполагают, что такой быстрый расцвет цветковых произошел в результате значительных изменений экологических условий: воздух на планете стал значительно суше, а освещенность — выше. Невысокая пластичность архегониальных растений не позволила им быстро приспособиться к новым условиям, что привело к вымиранию большинства из них. В основном смогли сохраниться лишь более засухоустойчивые хвойные.

Вероятным местом возникновения цветковых растений были горные области тропиков и субтропиков Северного полушария, в частности Юго-Восточная Азия. Однако это мнение разделяют далеко не все ученые. Большинство специалистов считает покрытосеменные монофилетической, т.е. возникшей от одного предка, группой растений. В роли предполагаемого их предка одни ученые видят вымершие примитивные семенные папоротники, другие — вымершие беннеттитовые с обоеполыми стробилами, напоминающими по строению цветок.

Гипотезы происхождения цветка. Как говорят ученые, проблема происхождения покрытосеменных растений — проблема происхождения цветка. Удастся установить, как произошел цветок, — решится вопрос и о происхождении цветковых растений. Существует несколько гипотез происхождения цветка. Наиболее обоснованы и признаваемы две из них. Первая — *стробилиарная*, или *эвантовая*, гипотеза разработана в начале XX в. Н. Арбером и Д. Паркином. Согласно этой гипотезе, цветок — *видоизмененный укороченный спороносный побег*, первоначально сходный по строению с *обоеполым стробилом* вымерших голосеменных беннеттитовых. В процессе эволюции мегаспорофиллы превратились в плодолистики, а микроспорофиллы — в тычинки. Ученые рассматривают такие изменения как приспособление к энтомофилии (опылению насекомыми). Согласно этой гипотезе, первые цветки были очень крупными, с сильно вытянутым цветоносом, на котором по спирали располагались многочисленные микро- и мегаспорофиллы. Снаружи они были защищены стерильными листьями, которые образовывали первичный околоцветник. Подобное строение цветка можно увидеть у современных магнолиевых, лютиковых и кувшинковых. В системах покрытосеменных растений, основанных на стробилиарной гипотезе происхождения цветка, названные семейства располагаются в их основе — как наиболее древние и архаичные.

Вторая наиболее известная гипотеза происхождения цветка — *псевдантовая* — тоже была создана в начале XX в. Р. Веттштейном и А. Энглером. По этой гипотезе, цветок представляет собой *видоизмененное соцветие*, состоящее из маленьких однополых цветков, развившихся из однополых стробилосветовых. В процессе эволюции они претерпели ряд преобразований — редукцию, сближение и срастание. Исходя из положений этой гипотезы, наиболее древними и архаичными следует считать растения с раздельнополыми мелкими цветками, собранными в соцветия и приспособленными к опылению ветром (семейства Березовые, Ивовые, Казуариновые и т.д.).

13.2.2. Цветок

13.2.2.1. Общие особенности строения цветка

Цветок представляет собой *видоизмененный укороченный побег с ограниченным ростом*, в котором проходят процессы образования спор и гамет, формирование гаметофитов, осуществляется половой процесс, приводящий к развитию зародыша, семени и плода. Таким образом, цветок — репродуктивный орган покрытосеменных растений, в котором совмещены все процессы бесполого и полового размножения.

Цветок называется *верхушечным*, если он развивается на верхушке побега. *Боковой*, или *пазушный*, цветок образуется в пазухе листа. Лист, в пазухе которого образуется цветок, называют *прицветником*. Обычно прицветники отличаются по форме от типичных для побега листьев срединной формации. Часто прицветники представлены листьями верховой формации — брактеями или совсем отсутствуют.

Цветок имеет *цветоножку* стеблевого происхождения. Если ее нет, цветок называют *сидячим*. На цветоножке могут находиться два (у двудольных) или один (у однодольных) маленьких листочка — *прицветники*.

Осевая расширенная часть цветка *стеблевого происхождения* называется *цветоложем* (рис. 115). На цветоложе располагаются части цветка *листового происхождения*: листочки околоцветника, тычинки, один или несколько пестиков. Цветоложе может быть различной формы — плоским (пион), выпуклым (лютик), удлиненно-коническим (земляника, малина) и даже вогнутым (каликант западный). У некоторых растений в результате срастания и разрастания цветоложа и оснований листочков околоцветника и тычинок образуется так называемый *гипантий*. Форма его может быть разной: блюдцевидной (смородина альпийская), бокаловидной (мушмула, таволга), кувшиновидной или шаровидной (роза морщинистая) и т.д. Гипантий типичен для растений семейств Камнеломковые, Крыжовниковые, Розовые.

Части цветка листового происхождения могут располагаться на цветоложе по-разному. У наиболее древних двудольных растений они рас-

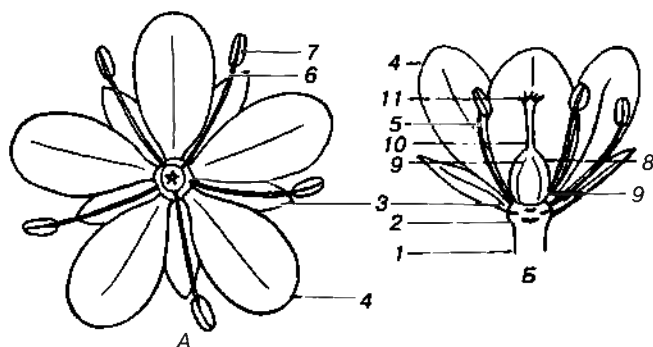


Рис. 115. Схема строения цветка в плане (А) и разрезе (Б)

(по Л.И. Лотовой, 2000, с изм.):

- 1 — цветоножка; 2 — цветоложе; 3 — чашелистик; 4 — лепестки;
5 — тычинка; 6 — тычиночная нить; 7 — пыльник; 8 — пестик;
9 — завязь; 10 — столбик; 11 — рыльце

полагаются на цветоложе по спирали (магнолия, купальница). Такой цветок называют *ациклическим*. Если же части цветка располагаются на цветоложе мутовками — *кругами*, то это *циклический* цветок. Он характерен для эволюционно более продвинутых растений. У некоторых растений (лютик) образуются *гемициклические* цветки, у которых элементы околоцветника располагаются кругами, а тычинки и пестики — по спирали. В циклических цветках может быть пять кругов (*пентациклические цветки*): чашечка, венчик, два круга тычинок и пестик — или четыре (*тетрациклические цветки*): тычинки располагаются лишь одним кругом. Число элементов цветка в круге тоже варьируется: у однодольных — три (*трехмерные цветки*), у двудольных — четыре или пять (*четырёхмерные* или *пятимерные цветки*). Число элементов в кругах (за исключением пестиков) обычно равное или кратное (например, пять чашелистиков, пять лепестков и десять тычинок).

Одна из важнейших характеристик цветка — его симметрия. Если через цветок можно провести более одной плоскости симметрии, то его называют *полисимметричным*, или *актиноморфным* (капустные, пасленовые, розовые, тыквенные). Цветок, через который можно провести только одну плоскость симметрии, называют *моносимметричным*, или *зигоморфным* (бобовые, яснотковые). Если через цветок нельзя провести ни одной плоскости симметрии, его называют *асимметричным* (валериана, канна). По сложившейся традиции в ботанике актиноморфные цветки называют *правильными*, а зигоморфные (несмотря на то что они тоже симметричны) — *неправильными*. Конечно, с позиций логики неправильными следует считать только асимметричные цветки.

Более 70% всех цветков *обоеполые*, т.е. в них имеются и тычинки, и пестики. Встречаются и *однополые* цветки. Те из них, в которых представлены лишь тычинки, а пестиков нет, называют *пестичными*, или *мужскими*. Цветки, в которых есть только пестики, называют *пестичными*, или *женскими*. Растения с однополыми цветками, образующимися на одной особи, называют *однодомными* (кукуруза, огурец, тыква). Таких растений 5–8%. Растения, у которых на одних особях образуются женские цветки, а на других — мужские, называют *двудомными* (конопля, крапива двудомная, облепиха, тополь). Среди покрытосеменных насчитывают около 4% двудомных растений.

Существуют и *многодомные* растения, на которых образуются мужские, женские и обоеполые цветки (гречиха, клен, ясень). Многодомных растений 20–30%. Редко встречаются *бесполое* цветки, в которых не развиваются ни тычинки, ни пестики. Обычно яркие бесполое цветки располагаются по краям соцветий, окружая обоеполые цветки

и привлекая к ним насекомых-опылителей (василек, калина). Цветки, имеющие тычинки или пестики, называют *фертильными*, а бесполое цветки — *стерильными*.

Размер цветков сильно варьируется. Самые мелкие цветки (менее 1 мм) образуются у маленьких водных растений — ряски и вольфии. Самый крупный в мире цветок развивается у тропического растения-паразита раффлезии, живущей в дождевых лесах Юго-Восточной Азии. Диаметр лежащего на земле цветка превышает 1 м, а масса может достигать 12 кг.

13.2.2.2. Околоцветник

Околоцветник защищает более важные части цветка — тычинки и пестики от негативного воздействия внешних факторов, привлекает к ним опылителей и может участвовать в распространении плодов. Он бывает двойным и простым.

Двойной околоцветник состоит из чашечки и венчика, отличающихся происхождением, размерами, окраской, а часто и строением.

Чашечка образована совокупностью *чашелистиков* и представляет собой *наружный круг двойного околоцветника*. В ходе эволюции чашелистики произошли из верховых листьев побега, что доказывается их зеленой окраской и сходством в анатомии: наличием мезофилла, расположением устьиц у эпидермы, числом проводящих пучков и др. У побегов ряда растений (например пиона) можно наблюдать постепенный переход от вегетативных листьев к чашелистикам. Чашелистики могут быть свободными или сросшимися между собой — в первом случае чашечка называется *раздельнолистной* (крестоцветные, лютиковые), во втором — *сростнолистной*, или *спайнолистной* (пасленовые, тыквенные). В сростнолистной чашечке в зависимости от степени срастания чашелистиков выделяют нижнюю часть — *трубку* и верхнюю часть, представленную отдельными *зубцами* или *лопастями*. Сростнолистная чашечка может быть не только *трубчатой* (каланхоэ), но и *колокольчатой* (яснотковые). У растений, листья которых имеют прилистники, у чашечки может быть *подчашие*, образующееся в результате срастания *прилистников* чашелистиков. Обычно оно состоит из трех — пяти листочков (мальвовые, розовые). Полисимметричная чашечка называется *актиноморфной*, моносимметричная — *зигоморфной*.

Основная функция чашечки — защита остальных частей цветка до раскрытия бутона. Поэтому у некоторых растений (например маков) при распускании цветка чашелистики опадают. Сохраняющаяся

чашечка может участвовать в распространении плодов. У одуванчика она превращается в *хохол* (*пappус*), благодаря которому его плоды — семянки разносятся ветром. У череды чашечка трансформируется в зубчатые щетинки, которые помогают семянкам цепляться за шерсть животных. У физалиса чашечка сильно разрастается, приобретает яркую оранжево-красную окраску и служит для привлечения распространителей находящегося внутри нее плода — невзрачной ягоды.

Венчик представляет собой совокупность *лепестков* и образует *внутренний круг двойного околоцветника*. От чашечки он отличается более крупными размерами, яркой окраской и разнообразием форм. Именно венчик определяет общий облик цветка. В процессе эволюции лепестки произошли из *утративших пыльники тычинок* (стерильных микроспорофиллов). В цветке кувшинки хорошо выражены все этапы перехода от тычинок с тонкой тычиночной нитью и пыльником через стерильные тычинки с широкой и плоской тычиночной нитью (*стаминодии*) до настоящих лепестков. Появление растений с *махровыми* цветками обычно связано с превращением части тычинок цветка в лепестки (мак, роза, пион). Так как главная функция венчика — привлечение насекомых-опылителей, его лепестки отличаются яркой окраской, которую им придают пигменты. Антоцианы придают лепесткам красную, розовую, фиолетовую или синюю окраску (василек, гвоздика, колокольчик), каротиноиды — оранжевую (календула), антохлор — желтую (льнянка, первоцвет), антофеин — коричневую (бобы). Белый цвет лепестков объясняется отсутствием пигментов и заполнением клеток эпидермы воздухом.

У эпидермы лепестков могут образовываться разнообразные трихомы (простые и железистые волоски, сосочки, чешуйки), придающие поверхности лепестков бархатистость. Покрывающая эпидерму лепестков кутикула откладывается неравномерно, формируя на поверхности лепестков своеобразный рисунок, который может указывать насекомым путь к нектару.

Венчик может быть *раздельнолепестным* и *сростнолепестным* (*спайнолепестным*). Сростнолепестным он считается даже в том случае, когда лепестки срастаются лишь основаниями. Сростнолепестный венчик может быть по форме *трубчатым* (табак), *колокольчатым* (колокольчик), *язычковым* (одуванчик), *двугубым* (шалфей) (рис. 116). У трубчатого венчика нижняя часть называется *трубкой*, а верхняя, образованная несросшимися верхушками лепестков, — *отгибом*. На границе трубки и отгиба находится *зев венчика*. В этой зоне у цветков некоторых растений могут образовываться выросты в виде валиков, зубцов или чешуек

(бурачниковые, горечавковые). Функция этих выростов — защита трубки венчика от проникновения в нее воды и насекомых-вредителей. В раздельнолепестном венчике у лепестков иногда можно различить нижнюю узкую часть, называемую *ноготком*, и верхнюю расширенную часть — *отгиб* (гвоздика).

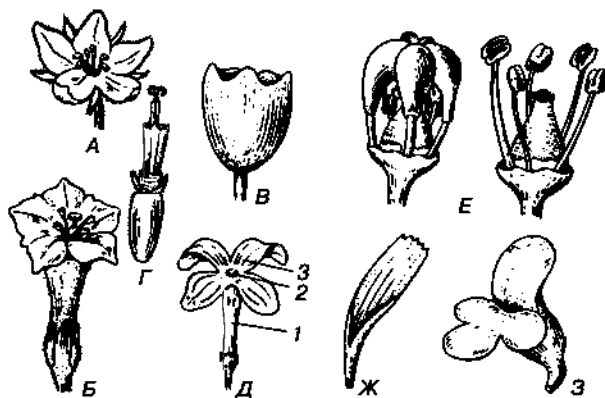


Рис. 116. Формы сростнолепестных венчиков
(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко, 1990, с изм.):

А — колесовидный; Б — воронковидный; В — колокольчатый; Г — трубчатый;
Д — трубчатый с блюдцевидным отгибом; Е — колпачковый; Ж — язычковый;
З — двугубый: 1 — трубка венчика; 2 — отгиб; 3 — зев венчика

Цветки привлекают опылителей не только яркой окраской венчика, но и ароматом и нектаром. Аромат цветкам придают летучие вещества — эфирные масла, которые образуются в клетках эпидермы лепестков или листочков простого околоцветника. У некоторых растений они выделяются особыми желёзками — *осмофорами*. Нектарники характерны для насекомоопыляемых растений. Они имеют разное происхождение и форму (см. выделительные ткани).

Симметрия цветка чаще определяется именно симметрией венчика, который может быть *актиноморфным* и *зигоморфным*. Зигоморфные венчики возникли в процессе эволюции как приспособление к избирательному опылению насекомыми. У ряда растений цветки имеют актиноморфную чашечку и зигоморфный венчик (некоторые яснотковые).

Лепестки венчика обычно одинаковы, но у ряда растений они могут значительно различаться по форме и размеру (бобовые, фиалковые). У растений многих семейств (Норичниковые, Яснотковые и др.) формируются цветки с зигоморфным сростнолепестным *двугубым* венчи-

ком, который имеет нижнюю трубковидную часть и две губы — верхнюю и нижнюю. У некоторых лепестков могут формироваться полые трубковидные выросты — *шпорцы*, в которых находятся нектарники (водосбор, живокость).

Простой околоцветник. Простой околоцветник состоит из одинаковых листочков, или долей. Если листочки простого околоцветника зеленые, он называется *чашечковидным* (конопля, крапива, свекла), если окрашенные — *венчиковидным* (гречиха, лилия, лук, тюльпан). Листочки простого венчиковидного околоцветника нельзя называть лепестками (лепестки — элементы двойного околоцветника). Простой околоцветник бывает разнообразным по форме и размерам. Он может быть *раздельнолистным* (лук, лилия, тюльпан) или *сростнолистным* (гиацинт, ландыш, свекла). Простой околоцветник обычно опадает после цветения, но у некоторых растений может оставаться при плодах (свекла, шелковица). Иногда простой околоцветник имеет вид волосков (пушица), чешуй (злаки), щетинок (камыш). У трубчатого венчиковидного околоцветника нарцисса в районе зева формируется выступающий трубковидный вырост — *коронка*, которая, возможно, делает цветок более привлекательным для опылителей.

Если у цветка нет околоцветника, его называют *беспокровным*, или *голым* (ива, осока). Цветки без околоцветника возникли в эволюции как приспособление к ветроопылению.

Махровыми называют цветки с увеличенным числом лепестков. Как уже выше отмечалось, обычно они возникают в результате превращения в лепестки тычинок. Таким образом, в селекции исходным материалом для создания махровых форм могут служить растения с цветками, содержащими большое число тычинок. Именно поэтому одними из первых были получены сорта с махровыми цветками у роз и пионов. Однако махровость цветков может возникнуть и другими путями: за счет увеличения числа кругов в околоцветнике (тюльпаны) или в результате продольного расщепления лепестков (фуксия). У астровых махровость соцветий-корзинок возникает вследствие превращения ряда трубчатых цветков в язычковые (калистефус, георгина). Ботаники относят махровость цветков к *тератологическим явлениям* (от греч. «тератос» — уродство).

Если верхушечная меристема побега не полностью дифференцируется в элементы цветка, может наблюдаться явление *пролификации*. Продолжая функционировать, меристема образует над цветком типичные метамеры побега с листьями срединной формации. Пролификация довольно часто наблюдается у цветков роз, гравилата. Она еще раз подтверждает, что цветок представляет собой видоизмененный побег.

13.2.2.3. Андроцей

Совокупность тычинок в цветке называют *андроцеем*. Число тычинок в цветке постоянно для вида. Оно варьируется от одной (канна, орхидеи) до нескольких сотен (мимозовые). У большинства растений число тычинок невелико: три — у большинства злаков, четыре — у яснотковых, пять — у пасленовых, шесть — у лилейных, десять — у бобовых. Если тычинок больше 12, то их не считают, а говорят, что их много (это правило распространяется и на другие элементы цветка).

Андроцей, состоящий из несросшихся (свободных) тычинок, называют *братственным*, а из сросшихся — *однобратственным*. Если тычинки срастаются в две, три или несколько групп, андроцей называют соответственно *двубратственным* (многие бобовые), *трехбратственным* (у большинства тыквенных) или *многобратственным* (зверобой). Тычинки в цветке могут различаться длиной тычиночных нитей. Если из четырех тычинок две длиннее, андроцей называют *двусильным* (яснотковые). У *трехсильного* андроцея из шести тычинок три более длинные (нарцисс гибридный), у *четырёхсильного* — из шести тычинок более длинные четыре (капустные).

Тычинка состоит из *тычиночной нити* (видоизмененного микроспорофилла) и *пыльника* (рис. 117, А). Тычиночная нить обычно цилиндрической формы, но может быть плоской, крылатой; чаще она тонкая и длинная, но встречаются тычинки с очень короткими и толстыми тычиночными нитями. Пыльник состоит из двух половинок — *тек*, соединенных *связником*, который является продолжением тычиночной

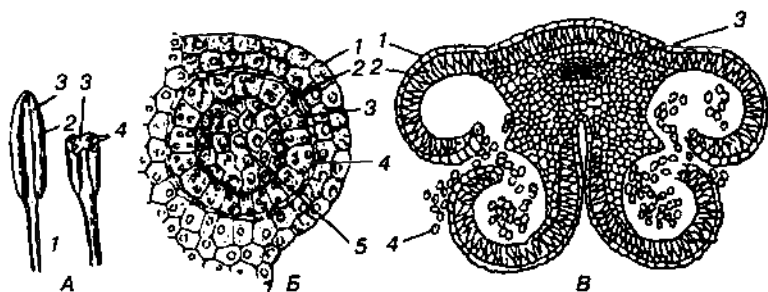


Рис. 117. Строение тычинки и пыльника (по Л.С. Родман, 2001, с изм.):

А — тычинка: 1 — тычиночная нить; 2 — пыльник; 3 — связник; 4 — гнезда пыльника; Б — строение пылевого гнезда: 1 — эпидерма; 2 — фиброзный слой, или эндотеций; 3 — дегенерирующий слой клеток; 4 — тапетум; 5 — спорогенная ткань; В — вскрывшийся пыльник: 1 — эпидерма; 2 — фиброзный слой; 3 — проводящий пучок в связнике; 4 — пылинка

нити. Часть тычиночной нити, выступающей над пыльником, называют *надсвязником* (барбарисовые). Внутри каждой теки пыльника находятся два *пыльцевых гнезда* (микроспорангия). Обычно пыльник располагается на тычиночной нити неподвижно, но у некоторых растений он бывает качающимся (злаки, лилия). Тычиночная нить и пыльник покрыты эпидермой с кутикулой. У тычиночной нити под эпидермой находится паренхима, заполняющая весь ее объем, а в центре проходит единственный проводящий пучок.

В пыльцевых гнездах происходит образование микроспор (микроспорогенез), развитие мужского гаметофита (пылинок) и формирование микрогамет (микрогаметогенез).

Микроспорогенез. Развитие тычинки (ее онтогенез) начинается из бугорка, возникающего на конусе нарастания побега. Первым формируется пыльник, и лишь потом — тычиночная нить. Каждое из четырех пыльцевых гнезд пыльника имеет толстую стенку, состоящую из нескольких слоев клеток (рис. 117, Б). Снаружи располагается слой клеток *эпидермы*, покрытых толстой *кутикулой*. Под эпидермой находится *фиброзный слой*, или *эндотеций*. Ко времени созревания пылинки он состоит из ряда мертвых клеток с одревесневшими сетчатыми и спиральными утолщениями стенок. Фиброзный слой выполняет механическую функцию — способствует *вскрытию стенки пыльцевого гнезда* для высвобождения пылинки (рис. 117, В). Далее располагается *дегенерирующий слой*, состоящий из нескольких рядов живых клеток, которые в зрелом пыльнике быстро разрушаются, и их содержимое идет на развитие микроспор и пылинки. Самый внутренний слой — *выстилающий*, или *тапетум*. Его живые многоядерные (по два, три или четыре ядра) клетки богаты жирным маслом. Стенки клеток тапетума и стенки клеток дегенерирующего слоя ко времени созревания пылинки разрушаются, а их содержимое образует сплошную массу — *периплазмодий*, служащий питанием для микроспор.

Внутри каждого пыльцевого гнезда находится *спорогенная ткань*. После ряда митотических делений ее клеток образуются *материнские клетки микроспор*. Каждая из них делится мейозом, в результате чего образуется четыре *гаплоидные микроспоры* (тетрада микроспор). Микроспора представляет собой тонкостенную клетку с гаплоидным ядром. На этом процесс микроспорогенеза заканчивается.

Развитие мужского гаметофита и микрогаметогенез. Из микроспоры непосредственно в пыльцевом гнезде развивается мужской гаметофит — *пылинка*, или *пыльцевое зерно*. Его образование происходит в результате единственного митотического деления, т.е. он состоит всего

из двух клеток. Большая клетка пылинки — *клетка пыльцевой трубки*, или *сифоногенная клетка*, маленькая — *генеративная*, или *спермагенная клетка*. В дальнейшем из сифоногенной клетки сформируется пыльцевая трубка, а генеративная клетка поделится и образует две мужские неподвижные гаметы — два *спермия*.

У зрелой пылинки формируется прочная оболочка — *спородерма*, состоящая из двух слоев: внутреннего — *интины* и внешнего — *экзины*. Интина — тонкая, пектиновая. Экзина — очень толстая, слоистая, содержит стойкие углеводы спорополленины, нерастворимые в кислотах и щелочах. На ее поверхности образуются различные рельефные образования — сеточки, бугорки, шипики, с помощью которых пылинки лучше удерживаются как на теле насекомых-опылителей, так и на рыльце пестика. У большинства пыльцевых зерен имеются *апертуры* — *проростковые поры*, через которые выходит пыльцевая трубка. Они представляют собой такие места в спородерме, где экзина тонкая, а интина образует своеобразные утолщения — пектиновые пробки, которые до прорастания пыльцевой трубки защищают содержимое пылинки от неблагоприятных факторов внешней среды.

Особенно опасна для пыльцы вода. Попадая в нее, пылинки набухают и лопаются от возрастающего тургорного давления. В цветках имеется ряд приспособлений для защиты пыльцы от дождя и росы: поникающие цветки (смородина), кроющие листья соцветия (липа) и др. У ирисов пыльники тычинок находятся под лепестковидными лопастями рыльца.

У многих растений для защиты тычинок и пестиков от дождя или росы цветки способны закрываться на ночь и перед дождем (крокус). У растений из семейства Астровые (календула, одуванчик, цикорий и др.) в дождливую погоду и ночью закрываются соцветия-корзинки.

Форма пылинки очень разнообразна: шаровидная, эллипсовидная, нитевидная. Размер их тоже сильно варьируется — от 0,002 мм (незабудка и другие бурачниковые) до 0,25 мм (у тыквы). У большинства растений он составляет 0,015—0,05 мм. Размеры и форма пылинки, а также поверхность спородермы настолько специфичны у разных растений, что по пыльце можно определить вид растения. Так как пыльца сохраняется в геологических отложениях миллионы лет, ее анализ дает возможность создать представления о составе флоры в ту или иную геологическую эпоху.

Жизнеспособность пыльцы достаточно высока и зависит от вида растения. Например, у ржи она теряет способность к прорастанию уже через 12 часов, а у сахарной свеклы прорастает даже через 50 дней (при хранении в сухом и прохладном месте).

13.2.2.4. Гинецей

Гинецей — это совокупность плодolistиков, или карпелл, в цветке, образующих один или несколько пестиков. *Плодolistики* представляют собой видоизмененные мегаспорофиллы, несущие семязачатки. Листовая природа плодolistика подтверждается как его морфологией — сходством у ряда растений со свернувшимся листом (бобовые, лютиковые, магнолиевые), так и анатомическим строением: наличием мезофилла и устьиц в эпидерме. Кроме этого часто наблюдаются отклонения от нормального развития (уродства), когда вместо плодolistика развивается обычный зеленый лист (наблюдалось у водосбора и живокости). Пестик возник в ходе эволюции из плодolistика или нескольких плодolistиков путем срастания их краев.

Строение пестика. Обычная форма пестика — колбообразная или бутылкообразная. Состоит он в основном из паренхимы, пронизанной проводящими пучками, покрыт эпидермой с устьицами и кутикулой. У большинства пестиков четко выражены три части: завязь, столбик и рыльце.

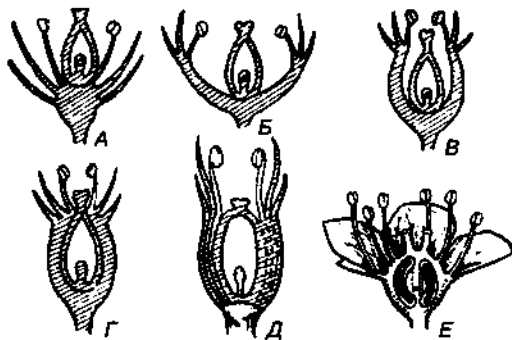


Рис. 118. Положение завязи в цветке

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

А — верхняя (подпестичный цветок); *Б, В* — верхняя (околопестичный цветок); *Г* — нижняя (надпестичный цветок); *Д* — нижняя, сросшаяся с цветочной трубкой (надпестичный цветок); *Е* — полунижняя (полунадпестичный цветок)

Завязь — нижняя расширенная полая часть пестика, в которой находятся семязачатки. Полость завязи бывает одногнездной или разделенной на несколько гнезд. Положение завязи по отношению к другим элементам цветка может быть различным (рис. 118). Если завязь располагается на цветоножке свободно, не срастаясь с другими частями цветка, ее называют *верхней завязью* (капустные, лилейные, пасленовые).

Цветок с верхней завязью называют *подпестичным*. Следует учитывать, что у некоторых растений верхняя завязь может находиться в глубине цветка, на дне бокаловидного цветоложа или гипантия (вишня, слива, шиповник). Цветки с таким положением завязи называют *околопестичными*. Если завязь срастается с цветоложем и другими частями цветка таким образом, что ее нельзя извлечь, не повредив весь цветок, то ее называют *нижней завязью* (подсолнечник, огурец). Цветок с нижней завязью называют *надпестичным*. Если с другими частями цветка срастается не вся завязь, а лишь нижняя ее половина, говорят, что в цветке *полунижняя завязь* (камнеломковые). Цветок в этом случае называют *полунадпестичным*.

Столбик — цилиндрическая часть пестика, отходящая, как правило, от верхушки завязи. Если пестик образован всего одним плодолистиком, то эту его часть называют *стилодием*. Таким образом, столбик пестика, образованного несколькими плодолистиками, представлен несколькими сросшимися стилодиями. У некоторых растений (яблоня, груша) образующие пестик плодолистики срастаются только в зоне завязи, а их стилодии остаются свободными.

Рыльце — часть пестика, находящаяся на верхушке столбика (или стилодия). Если столбик не выражен, рыльце располагается на верхушке завязи и называется *сидячим* (мак). Размеры и форма рыльца сильно варьируются и зависят от типа опыления.

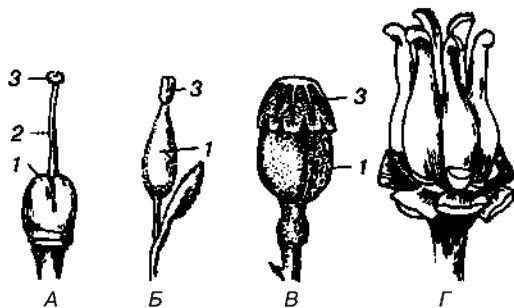


Рис. 119. Гинецей (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):
ценокарпные гинецеи: синкарпный махорки — *Nicotiana rustica* (А);
паракарпные ивы — *Salix sp.* (Б) и мака — *Papaver sp.* (В);
апокарпный гинецей сусака — *Butomus sp.* (Г):
1 — завязь; 2 — столбик; 3 — рыльце

Типы гинецея. Типы гинецея выделяют исходя из числа плодолистиков и характера их сращения (рис. 119, 120). Отличаются они и месторасположением семязачатков. Места в завязи, на которых образуются

семязачатки, называют *плацентами*, а закономерное расположение плацент в завязи — *плацентацией*. Выделяют несколько типов плацентации: краевую, центрально-угловую, колончатую и постенную (париетальную).

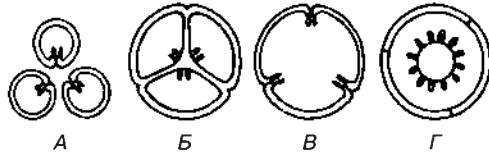


Рис. 120. Типы гинецея (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.): апокарпный, состоящий из трех свободных плодолистиков (А); ценокарпный, образованный тремя сросшимися плодолистиками: синкарпный (Б), паракарпный (В) и лизикарпный (Г)

Гинецей, состоящий из нескольких несросшихся (свободных) плодолистиков, называют *апокарпным полимерным* (земляника, магнолия, малина, лютик). Апокарпный гинецей, состоящий из небольшого числа пестиков (от двух до пяти) называют *олигомерным*. Если число пестиков апокарпного гинецея сокращается до одного, то его называют *апокарпным мономерным*, или *монокарпным* (вишня, горох, сокирки). Для апокарпного гинецея характерна *краевая плацентация*, при которой плаценты располагаются по краям плодолистика в два ряда вдоль места их срастания — брюшного шва.

Значительно чаще в цветке гинецей представлен одним пестиком, состоящим из нескольких сросшихся плодолистиков, — *ценокарпный гинецей*.

Сколько плодолистиков образовали пестик, можно определить по несросшимся стилодиям, числу лопастей у рыльца, ребрам завязи, числу жилок в стенках завязи и по числу ее гнезд. В зависимости от способа срастания плодолистиков различают несколько типов ценокарпного гинецея: синкарпный, лизикарпный и паракарпный.

Синкарпный гинецей формируется в результате срастания нескольких замкнутых плодолистиков боковыми сторонами. В этом случае завязь оказывается многогнездной (число гнезд соответствует числу плодолистиков). Для синкарпного гинецея характерна *центрально-угловая плацентация* — плаценты находятся во внутренних углах гнезд завернувшихся плодолистиков. У растений ряда семейств (Вересковые, Пасленовые) плаценты могут сильно разрастаться, далеко вдаваясь в гнезда завязи. Синкарпный гинецей возник из апокарпного путем срастания сближенных плодолистиков.

Лизикарпный гинецей формируется так же, как и синкарпный, но позднее перегородки между гнездами растворяются (лизируются). В результате образуется одногнездная завязь с колонкой в центре. *Плacentация — колончатая*, или *центрально-осевая*: плаценты располагаются на сохранившихся краях плодолистиков, образующих колонку. Лизикарпный гинецей типичен для гвоздичных, первоцветных.

Паракарпный гинецей формируется в результате срастания развернутых плодолистиков своими краями, вследствие чего образуется одногнездная завязь с *постенной (париетальной) плацентацией*. Семязачатки располагаются вдоль швов по внутренним стенкам завязи. У ряда растений с паракарпным гинецеем (крыжовниковые, маковые, тыквенные) плаценты могут сильно разрастаться и значительно вдаваться в полость завязи. У капустных сильное разрастание и срастание плацент приводит к формированию в завязи перегородки.

В последнее время все большее признание встречает предложение не разделять ценокарпный гинецей на три вышеперечисленных типа (синкарпный, паракарпный и лизикарпный), так как на разных этапах онтогенеза цветка, а затем и плода они могут изменяться с одного на другой.

Происхождение и эволюция гинецея. Плодолистики произошли из мегаспорофиллов древних голосеменных растений. Лишь частичное срастание краев плодолистиков можно наблюдать у наиболее примитивных покрытосеменных — в семействах Магнолиевые и Лютиковые. Плодолистики самого примитивного типа имеют короткий черешок, а края их срастаются лишь в самом основании. Говорить о каком-либо настоящем пестике здесь не приходится, так как не обособлены ни стилодий, ни рыльце. Роль последнего выполняет простирающаяся вдоль всего брюшного шва воспринимающая пыльцу поверхность. Развитие пестика связано с постепенным сокращением воспринимающей пыльцу поверхности и локализацией ее на верхушке плодолистика, т.е. обособлением рыльца. Кроме этого вытягивание его верхней части привело к образованию стилодия. В результате возник пестик с четко выраженными зонами — завязью, столбиком и рыльцем. Последующая эволюция пестика привела к образованию нижней завязи.

13.2.2.5. Семязачаток

Семязачатки развиваются внутри завязи на плацентах. С плацентой семязачаток связан *семяножкой (фуникулюсом)*. Развитие семязачатка начинается с образования в зоне плаценты меристематического бугорка. По мере роста бугорка семязачатка вокруг него в виде одного-двух

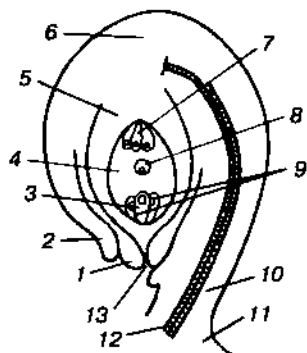


Рис. 121. Строение семязачатка (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):
 1, 2 — внутренний и наружный интегументы;
 3 — яйцеклетка; 4 — зародышевый мешок;
 5 — нуцеллус; 6 — халаза; 7 — антиподы;
 8 — центральная диплоидная клетка;
 9 — синергиды; 10 — фуникулюс;
 11 — плацента; 12 — проводящий пучок;
 13 — микропиле (пыльцевход)

валиков начинают образовываться покровы — *интегументы*, которые, развиваясь одновременно с семязачатком, почти полностью покрывают его, оставляя свободным его верхнюю часть, где остается канал — *пыльцевход*, или *микропиле* (рис. 121).

Основная часть сформировавшегося семязачатка представлена *нуцеллусом* — гомологом *мегаспорангия*. Нуцеллус окружен одним или двумя интегументами, которые не смыкаются на верхушке семязачатка, образуя микропиле. На противоположном микропиле конце семязачатка находится его базальная часть — халаза, образующаяся в результате срастания нуцеллуса и интегументов.

В зависимости от взаимного расположения частей семязачатка и степени изогнутости различают пять типов семязачатков (рис. 122).

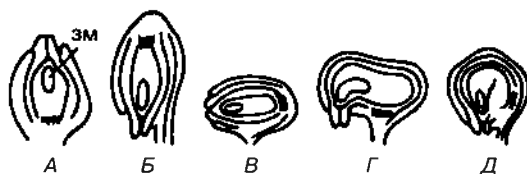


Рис. 122. Основные типы семязачатков (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):
 А — ортотропный; Б — анатропный; В — гемитропный;
 Г — кампилотропный; Д — амфитропный (ЗМ — зародышевый мешок)

У *ортотропного* (*прямого*) семязачатка микропиле находится на одной оси с фуникулюсом, который очень короткий (ароидные, гречишные, перечные). *Анатропный* (*обратный*, или *обращенный*) семязачаток повернут на 180° по отношению к семяножке, в результате чего микропиле оказывается рядом с ней (у большинства покрытосеменных). *Геми-*

тропный (полувернутый) семязачаток повернут на 90° (первоцветные, норичниковые). *Кампилотропный (односторонне изогнутый)* семязачаток изогнут в одну сторону верхним (микропилярным) концом (бобовые, мальвовые). *Амфитропный (двусторонне изогнутый)* семязачаток отличается двусторонне изогнутым (в виде подковы) нуцеллусом, фуникулус и микропиле располагаются рядом (ладанниковые, тутовые).

Число семязачатков в завязи у разных растений значительно варьируется: от одного (вишня, подсолнечник, рожь) до нескольких тысяч (мак) и даже миллионов (орхидеи). В семязачатке проходят важные процессы: мегаспорогенез, развитие женского гаметофита и мегагаметогенез, процесс двойного оплодотворения. После оплодотворения развивающийся зародыш стимулирует превращение семязачатка в семя.

Мегаспорогенез. Мегаспоры образуются в нуцеллусе (мегаспорангии) семязачатка. Вначале в его микропилярной зоне закладывается одна (или несколько) *археспориальная клетка*, которая становится *материнской клеткой мегаспор*. Делясь мейозом, эта диплоидная клетка образует четыре гаплоидные мегаспоры, располагающиеся в ряд вдоль продольной оси нуцеллуса.

Развитие женского гаметофита и мегагаметогенез. Одна из мегаспор, как правило нижняя, начинает активно делиться митозом. Три остальные мегаспоры отмирают и рассасываются. В процессе трехкратного деления ядра мегаспоры митозом ее размеры значительно увеличиваются. Из восьми образовавшихся ядер четыре располагаются у микропилярного полюса мегаспоры, четыре — у халазального. От каждого полюса к центру мегаспоры отходит по одному ядру. Эти ядра называют полярными. Полярные ядра сливаются, образуя центральное диплоидное ядро. После этого вокруг каждого из семи ядер (шести гаплоидных и одного диплоидного) начинает обособляться цитоплазма и формируется семь клеток, т.е. образуется *семиклеточный женский гаметофит*, называемый у покрытосеменных *зародышевым мешком* (см. рис. 121). Три гаплоидные клетки, располагающиеся на халазальном конце зародышевого мешка, называются *антиподами* и представляют собой рудимент вегетативного тела (таллома) женского гаметофита. Гаплоидные клетки, находящиеся у микропилярного конца зародышевого мешка, различаются размерами. Наиболее крупная центральная клетка становится *яйцеклеткой*, а две другие, более мелкие, — *синергиды*, — судя по всему, являются рудиментом архегония. Яйцеклетка и синергиды в совокупности составляют *яйцевой аппарат*. В центре зародышевого мешка находится *центральная диплоидная клетка*, гомолога которой у предшественников покрытосеменных растений не было.

Таким образом, у сильно редуцированного женского гаметофита покрытосеменных растений таллом представлен только тремя клетками, не развиваются архегонии и имеется лишь одна яйцеклетка. У гаплоидного по происхождению гаметофита впервые в эволюции появляется диплоидная клетка, которая образуется еще до полового процесса. Сформировавшийся зародышевый мешок, состоящий из семи клеток, готов к процессу оплодотворения. Как и у голосеменных, у покрытосеменных растений оплодотворению предшествует процесс опыления, осуществляющийся в результате цветения.

13.2.3. Цветение

Формирование цветка. Начало формирования цветков — важнейший момент в жизни растения, знаменующий переход от вегетативного к генеративному периоду его онтогенеза. Для формирования цветков растению необходимо накопить достаточное количество питательных веществ и фитогормонов.

В апексе побега зачатки частей цветка образуются в акропетальной последовательности (снизу вверх). В ациклических цветках все они закладываются последовательно, в циклических — одновременно развиваются все члены каждого круга. При формировании цветков с двойным околоцветником чашечка обычно развивается быстрее, смыкаясь над другими частями цветка. Плодолистики закладываются в виде щитковидных листьев с несросшимися краями. Позднее в результате неравномерного роста в их нижней части возникает замкнутая полость — *завязь*, а в верхней — обособляются *стилодий* и *рыльце*. В последнюю очередь развиваются *тычинки*. *Тычиночная нить* возникает позже пыльника, в дальнейшем она удлиняется за счет *интеркалярного* роста.

Едва ли не большую часть своего онтогенеза цветок находится в состоянии *бутона*. Например, образующийся у растения-паразита раффлезии самый крупный в мире цветок находится в состоянии бутона несколько лет, а, распустившись, живет лишь два дня. Бутон представляет собой цветок с сомкнутыми покровами, в котором происходит взаимосвязанное развитие всех его частей.

В развивающемся цветке могут срастаться между собой не только члены одного его круга, но и члены соседних кругов. Часто наблюдается срастание чашелистиков с лепестками и тычиночными нитями, в результате чего формируется цветочная трубка (в семействе Розовые и др.). Нередко происходит срастание тычиночных нитей и лепестков. Нижняя завязь обычно срастается с цветочной трубкой и (реже) с вогнутым цветоложем (яблоня, груша).

Цветение. Сущность цветения состоит в высыпании зрелой пыльцы из раскрывающихся пыльников и готовности рыльца пестика эту пыльцу принять. Продолжительность цветения одного цветка у разных растений неодинакова: варьируется от нескольких часов (селеницереус) до трех месяцев (орхидеи). Продолжительность периода цветения всего растения тоже разная. Многие плодовые деревья и кустарники (яблоня, груша, вишня, слива, смородина и др.) отцветают в течение одной-двух недель. Хлопчатник цветет в течение нескольких месяцев. Растения тропиков (гибискус, какао, кокосовая пальма) могут цвести непрерывно в течение всего года. Растения, способные цвести и плодоносить непрерывно, называют *ремонтантными*. В последнее время широкую популярность приобрели ремонтантные сорта земляники и малины.

Вступление растений в генеративный период определяется целым рядом факторов: жизненной формой, их биологическими особенностями, условиями произрастания и т.д. Например, однолетние травы могут зацвести уже через три или четыре недели после появления всходов, а многолетние — только на второй и более поздние годы жизни. Деревья обычно зацветают не раньше десятилетнего возраста. Из плодовых культур наиболее быстрым плодоношением (на третий — пятый год) отличаются папайя, персик, черешня.

У некоторых растений цветки развиваются из спящих почек на стволах и старых ветвях. Явление это называется *каулифлорией*. Каулифлория типична для растений тропиков (дуриан, какао, джекфрут, хлебное дерево). Среди растений умеренного климата она встречается у волчьего лыка.

В конце периода цветения цветки могут опадать по частям или целиком (если из них не формируются плоды). Вместе с опадающими частями цветка из организма растения могут удаляться накапливающиеся в них ненужные продукты жизнедеятельности.

Поликарпические и монокарпические растения. Подавляющее большинство многолетних растений, как древесных, так и травянистых, цветет и плодоносит много раз в своей жизни (как правило ежегодно). Такие растения называют *полицарпическими*, или *полицарпиками*. Растения, которые цветут и плодоносят только один раз в жизни, а потом погибают, называют *монокарпическими*, или *монокарпиками*. Естественно, к ним относятся все однолетние и двулетние травы. Однако встречаются среди них и многолетние растения: некоторые виды агав, бамбуков, ферул.

Формулы и диаграммы цветка. Строение цветка принято отображать в виде формулы. Для составления формулы цветка применяют следу-

ющие обозначения. Прежде всего используют сокращенные латинские названия частей цветка: *P* (*Perigonium*) — простой околоцветник, *Ca* (*Calyx*) — чашечка, *Co* (*Corolla*) — венчик, *A* (*Androeceum*) — андроцей, *G* (*Gynoeceum*) — гинецей. Число членов каждого круга цветка обозначают цифрой, которая ставится справа от буквенного обозначения и немного ниже его. Если число каких-либо элементов цветка превышает 12, то его обозначают знаком бесконечности — ∞ . *Однотипные элементы разных кругов* объединяются знаком +. Разные по строению *однотипные элементы в пределах одного круга* разделяют запятой. При *срастании элементов* цветка в пределах одного круга число их берут в скобку. Ею же обозначают срастание элементов, расположенных в разных кругах. Характеризуя гинецей, указывают *число свободных плодolistиков* (для апокарпного гинецея) или *число сросшихся плодolistиков* (для ценокарпного гинецея). При верхней завязи число плодolistиков подчеркивают снизу горизонтальной чертой, при нижней — черту ставят над ним, при полунижней — сбоку от него.

Актиноморфный цветок показывают звездочкой (*), *зигоморфный* — направленной вверх стрелкой ($\uparrow$). Для обозначения *женских (пестичных) цветков* применяют астрономическое изображение планеты Венеры (зеркальце), *мужских (тычиночных)* — знак планеты Марс (шит и копье). Обоеполые цветки обозначают знаком, представляющим комбинацию двух предыдущих, но в формуле его обычно не указывают.

Примеры формул некоторых цветков:

$*Ca_{(5)}Co_{(5)}\underline{A_{(5)}}G_{(2)}$ — картофель;

$*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ — лук;

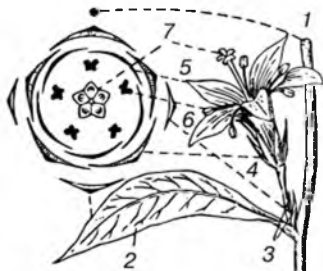
$*Ca_{(5)}Co_{(5)}\underline{G_{(3)}}$, $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(2)(2),\perp}$ — женский и мужской цветки огурца;

$\uparrow Ca_{(5)}Co_{1,2,(2)}\underline{A_{(5+4),\perp}}G_{\perp}$ — горох.

Схематически строение цветка можно отобразить его проекцией на плоскость — *диаграммой*. При этом цветок, стебель (ось соцветия) и прицветник мысленно пересекаются плоскостью, перпендикулярной оси цветка. Диаграмма всегда ориентируется таким образом, что ось соцветия располагается вверх, а прицветник — вниз (рис. 123). На диаграмме части цветка обозначаются особым образом. Чашелистики показываются скобкой с килем на спинной стороне, лепестки — круглой утолщенной скобкой, тычинки — контуром поперечного разреза пыльника, гинецей — схематичным изображением поперечного разреза завязи. При срастании членов цветка обозначающие их на диаграмме фигуры соединяются.

Рис. 123. Построение диаграммы цветка
(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко,
1990, с изм.):

- 1 — ось соцветия; 2 — прицветник
(кроющий лист); 3 — прицветничек;
4 — чашелистик; 5 — лепесток;
6 — тычинка; 7 — пестик (гинецей)



Ось соцветия обозначают черной точкой, а прицветник (кроющий лист) — уплощенным равнобедренным треугольником.

13.2.4. Опыление

Опылением называют перенос пыльцы из пыльников тычинок на рыльце пестика. Наиболее древним и простым по исполнению считается *самоопыление* — *автогамия* (от греч. «авто» — сам), наблюдающаяся в двуполох цветках. При автогамии опыление происходит в пределах одного цветка — из пыльников пыльца попадает на рыльце пестика.

Более распространено у покрытосеменных *перекрестное опыление* — *аллогамия* (от греч. «аллос» — другой), при котором пыльца, образовавшаяся в одном цветке, переносится на рыльца пестиков других цветков. Различают две формы аллогамии: *гейтоногамию* и *ксеногамию*.

При *гейтоногамии* (от греч. «гейтон» — сосед) опыление происходит в пределах одного растения — пыльца из одного цветка попадает на пестики соседних цветков.

При *ксеногамии* (от греч. «ксенос» — чужой), или собственно перекрестном опылении, пыльца, образовавшаяся в цветках одной особи, переносится на рыльце пестиков, находящихся в цветках другой особи.

Самоопыление, или автогамия, наблюдается у многих культивируемых растений: гороха, бобов, фасоли, льна, томатов, пшеницы, ячменя и др. Оно имеет важное значение для стабилизирующего отбора и способствует распространению генетически однородных растений. В селекции путем самоопыления получают чистые линии возделываемых растений, позволяющие создавать многочисленные высокоурожайные гибриды благодаря проявлению гетерозисного эффекта в первом поколении.

Самоопыление происходит не только в закрытых — *клеистогамных* (от греч. «клеistos» — закрытый) цветках, т.е. цветках вообще не рас-

крывающихся (обычны у арахиса, виолы, кислицы), но и в обычных раскрывающихся — *хазмогамных* (от греч. «хазма» — трещина).

Так как при перекрестном опылении значительно увеличиваются возможности рекомбинации генов, что приводит к увеличению внутривидового разнообразия, а следовательно, и к повышению приспособительной способности, у растений в ходе эволюции возникли механизмы, позволяющие им избегать самоопыления.

Наиболее надежное средство, препятствующее самоопылению, — *двудомность*, при которой на одних растениях образуются только женские цветки, а на других — только мужские (конопля, крапива, облепиха).

Широко распространена среди покрытосеменных растений *дихогамия* (от греч. «дихе» — на две части), проявляющаяся в разновременном созревании тычинок и пестиков в цветке. Дихогамия представлена двумя формами — протерандрией и протерогинией. При *протерандрии* в цветке раньше созревают пылинки, а рыльце пестика еще не готово их принять. Протерандрия встречается у растений семейств Астровые, Бобовые, Гвоздичные, Мятликовые, Осоковые, Сельдерейные.

Протерогиния — более раннее созревание в цветке рыльца пестика, когда пылинки еще не готовы покинуть гнезда пыльника. Протерогиния типична для белены, гладиолуса, гречихи и др.

Гетеростилия (разностолбчатость) проявляется в том, что в цветках одного растения столбики пестика и тычиночные нити разной длины. Причем в одних цветках намного выше располагаются пыльники, а в других — рыльце пестика. Благодаря этому пыльца попадает на определенные участки тела посещающих цветков насекомых, а те могут опылять ею не все, а только цветки с соответствующим расположением рыльца. Например, пыльца цветков с длинными тычинками может попасть только на рыльце пестика с длинным столбиком. Возможно, гетеростилия в какой-то степени защищает растения от гейтоногамии. Гетеростилия встречается у первоцвета, дикорастущих видов гречихи, льна и др.

Избегать самоопыления многим обоеполым цветкам помогает такое взаиморасположение пыльников и рылец, при котором этот процесс почти невозможен. Обычно столбики пестиков далеко выходят за пределы околоцветника, а тычинки располагаются в глубине цветка. Такое строение цветков типично для астровых, колокольчиковых, норичниковых, яснотковых и др. Однако у многих из этих растений существует своеобразный страховый вариант опыления. При отсутст-

вии перекрестного опыления лопасти рыльца в какой-то момент начинают разрастаться, загибаться вниз и касаться собственных пыльников — происходит самоопыление.

У ряда растений при автогамии и гейтоногамии наблюдается физиологическая несовместимость, выражающаяся в неспособности пыльников прорасти на рыльце пестиков. Это явление называют *самонесовместимостью*, или *самостерильностью*. Встречается оно и у ряда плодовых культур. В результате для растений одного сорта приходится экспериментальным путем подбирать соответствующие сорта-опылители. Например, это приходится учитывать и при закладке яблоневого сада.

Способы перекрестного опыления (аллогамии) у растений весьма разнообразны и зависят от агентов опыления. В роли последних могут выступать животные (опыление животными называют *зоофилией*), ветер (*анемофилия*), вода (*гидрофилия*). В пределах зоофилии различают *энтомофилию* (опыление насекомыми), *орнитофилию* (опыление птицами), *мирмикофилию* (опыление муравьями), *хироптерофилию* (опыление летучими мышами) и т.д. В ходе эволюции у растений и животных даже выработалось множество взаимных приспособлений, способствующих повышению эффективности этого процесса. Остановимся на более распространенных способах аллогамии.

Энтомофилия — наиболее распространенный способ опыления, наблюдающийся у 70% всех покрытосеменных. Пыльца насекомоопыляемых растений отличается большими размерами и рельефной поверхностью; часто она клейкая. Все это помогает ей легко приставать к телу насекомого и удерживаться на нем. Из-за более высокой вероятности опыления энтомофильные растения производят пыльцы значительно меньше, чем ветроопыляемые.

Цветки насекомоопыляемых растений отличаются разнообразием форм, окраски и ароматов. Они обычно крупные. Мелкие цветки собраны в многоцветковые соцветия, хорошо заметные издали (подсолнечник, сирень). Часто яркую окраску имеют и прицветники, например у соцветия иван-да-марьи прицветники окрашены в фиолетовый цвет (антоцианом), а цветки — в желтый (флавоны). Такая яркая контрастная окраска соцветия делает его хорошо заметным.

Разный набор эфирных масел, выделяемых осмофорами, обеспечивает цветкам растения специфический индивидуальный аромат. Однако запах цветков не всегда приятный. Те из них, которые опыляются мухами или жуками, могут «благоухать» как гниющее мясо или зале-

жавшаяся рыба (аронник, рафлезия). У растений, цветущих в ночное время (вечерница, душистый табак), аромат усиливается к вечеру, когда вылетают их опылители — ночные бабочки.

Привлекающий насекомых нектар выделяется нектарниками, имеющими разное строение и находящимися в разных местах цветка. У некоторых растений, например у сельдерейных, нектарники в цветках располагаются открыто и выделяемый ими нектар доступен многим насекомым. Эти растения даже рекомендуют высаживать в садах и огородах между другими растениями для привлечения насекомых-опылителей. Их обычные посетители — мухи и жуки. Растения с нектарниками, спрятанными в глубинах цветка — на дне трубки венчика или в шпорце, опыляются лишь избранными — обычно бабочками с длинным хоботком. У разных растений цветки за время цветения выделяют неодинаковое количество нектара: цветки липы — до 7 мг, малины — до 8–10 мг.

Орнитофилия — опыление цветков птицами больше распространена в тропиках, а иногда и вне тропических областей Южного полушария. Так как птицы почти полностью лишены обоняния, цветки привлекают их прежде всего яркой и пестрой окраской (особенно красной). Птиц-опылителей немного: колибри, медоносы, нектарницы, цветочницы, некоторые виды мелких попугаев. Птицами опыляются алоэ, бромелиевые, кактусы, канны, фуксии и др. Нектара они выделяют больше, чем энтомофильные растения, но он у них менее сладкий. Кроме насекомых и птиц цветки могут опылять мелкие млекопитающие: сумчатые — в Австралии, грызуны — в Южной Америке и лемуры — на Мадагаскаре.

Анемофилия — опыление с помощью ветра. К его услугам прибегает около 10% всех покрытосеменных. Анемофильные растения имеют мелкие, невзрачные цветки без аромата и нектара. Их простой околоцветник всегда сильно редуцирован или совсем отсутствует. Часто они собраны в качающиеся поникающие соцветия — сережки, состоящие из однополых цветков. Рыльца пестиков обычно крупные, часто перистые. У тычинок нередко качающиеся пыльники (мятликовые). Образующиеся в огромном количестве (десятки миллионов на одном растении) пылинки очень мелкие, сухие, легко переносятся ветром на огромные расстояния.

Ветром опыляются многие культивируемые растения: конопля, кукуруза, овес, пшеница, рожь, свекла, хмель, ячмень и др. Ветроопыляемые деревья цветут, как правило, рано весной, до образования листьев, которые мешали бы переносу пыльцы с одного растения на другое.

Гидрофилия — опыление водой — типична для водных растений (гидрофитов). Гидрофилия может наблюдаться как у растений с полностью погруженными в воду цветками (зостера, наяда, роголистник), так и у растений с цветками, плавающими на поверхности водоема. У растений с подводными цветками опыление осуществляют подводные течения.

13.2.5. Оплодотворение

Попавшая на рыльце пестика пылинка прорастает (рис. 124). Из ее сифоногенной (вегетативной) клетки начинает развиваться *пыльцевая трубка*. Прорастание пылинки происходит при определенной температуре и стимулируется ферментами, выделяемыми как рыльцем пестика, так и самой пылинкой. Формирующаяся пыльцевая трубка выходит наружу через одну из *апертур* — более тонких участков экзины. В столбике пестика пыльцевая трубка продвигается по межклетникам *стигматойдной ткани* или специальному каналу. Ядро пыльцевой трубки (сифоногенной клетки) находится в ее растущей верхней части. Сюда же переходит и ядро генеративной клетки. Оно делится митозом, в результате чего образуются два *спермия*.

Войдя в завязь, пыльцевая трубка по стенке завязи и плаценте проходит к семязачатку и проникает в него через микропиле — происходит

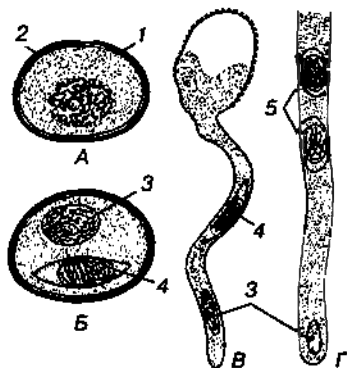


Рис. 124. Мужской гаметофит и микрогаметогенез
(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко, 1990, с изм.):

А — микроспора; Б — мужской гаметофит (пылинка); В — образование
пыльцевой трубки; Г — верхняя часть пыльцевой трубки:
1 — экзина; 2 — интина; 3 — ядро сифоногенной (вегетативной) клетки;
4 — генеративная клетка; 5 — спермии

так называемая *порогамия*. У ряда растений пыльцевая трубка проникает в семязачаток иначе: через халазу (халазогамия) или сбоку — через интегументы (мезогамия). Средняя скорость роста пыльцевой трубки — 30 мм/ч.

В зародышевый мешок пыльцевая трубка проникает через одну из синергид. В зародышевом мешке пыльцевая трубка лопается, в результате чего высвобождаются два спермия. Один из них сливается с яйцеклеткой, второй — с центральной диплоидной клеткой зародышевого мешка. В слиянии двух спермиев с двумя клетками зародышевого мешка заключается суть *двойного оплодотворения*, наблюдающегося только у покрытосеменных растений. Это явление было открыто русским ботаником С.Г. Навашиным в 1898 г. при изучении процесса образования зародыша у лилии.

При слиянии яйцеклетки и одного из спермиев образуется *диплоидная зигота*, из которой начинает развиваться *зародыш нового спорофита*. Слияние центральной диплоидной клетки зародышевого мешка и второго спермия приводит к формированию *триплоидной клетки*, из которой образуется запасаящая ткань семени — *триплоидный вторичный эндосperm*. Антиподы и синергиды отмирают. Развитие зародыша начинает стимулировать развитие из семязачатка семени.

Время, проходящее между опылением и оплодотворением, у разных растений неодинаково и варьируется от нескольких минут до года и более. У одуванчика кок-сагыза оно составляет 15–30 мин, хлопчатника — 18–20 ч, орешника — три-четыре месяца, некоторых дубов — до 14 месяцев. У большинства растений оплодотворение происходит через два дня после опыления.

Важное биологическое значение двойного оплодотворения заключается в обеспечении возможности быстрого развития запасаящей ткани — вторичного эндосперма. Так как женский гаметофит (зародышевый мешок) не содержит у цветковых растений в отличие от голосеменных запаса питательных веществ, двойное оплодотворение позволяет быстро и эффективно его создать. А благодаря тому, что запас питательных веществ в семязачатках покрытосеменных образуется только после оплодотворения, это позволяет им формироваться значительно быстрее, чем семязачаткам голосеменных, что в целом ускоряет процесс полового размножения при значительной экономии энергетических ресурсов организма. Открытие двойного оплодотворения считается одним из крупнейших достижений в области естественных наук XIX в.

13.2.6. Семя

Развивающееся из семязачатка семя представляет собой *орган размножения и расселения растений*. У покрытосеменных растений семена развиваются внутри плода, образующегося из завязи пестика. Со стенкой плода семя связано семяножкой. Обычно семя состоит из зародыша, запасавшей ткани и семенной кожуры (рис. 125, 126). У многих растений в семени запасавшая ткань как таковая отсутствует, а запасные вещества откладываются в самом зародыше (в семядолях). В этом случае семя состоит из зародыша и семенной кожуры.

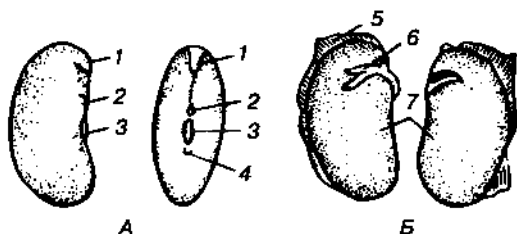


Рис. 125. Семя фасоли (*Phaseolus* sp.)

(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко, 1990, с изм.):

- А — общий вид; Б — зародыш: 1 — зародышевый корешок;
2 — пыльцевход; 3 — рубчик; 4 — семяшов; 5 — спермодерма;
6 — зародышевая почечка; 7 — семядоли

Зародыш. Зародыш развивается из *зиготы*, образовавшейся в процессе двойного оплодотворения. После периода покоя, который у разных растений может варьироваться от нескольких часов до нескольких месяцев, зигота начинает делиться митозом. После первого ее деления образуется две клетки. Из клетки, находящейся ближе к микропиле (базальной), в результате поперечного деления возникает вертикальный ряд клеток, образующих *подвесок*, или *суспензор*, который проталкивает формирующийся зародыш к центру зародышевого мешка.

Вторая клетка (терминальная), делясь в разных направлениях, образует шаровидный *предзародыш*, состоящий из мелких клеток, из которого начинают формироваться *органы зародыша*. У зародыша образуются *зародышевая почечка*, состоящая из конуса нарастания и нескольких зачатков листьев, одна или две *семядоли* (у однодольных одна из семядолей быстро прекращает развиваться), *зародышевый стебелек* (*подсемядольное колено*, или *гипокотиль*) и *зародышевый корешок*. *Семядоли* — *первые листья зародыша*. Они могут быть тонкими или, если в них откладываются запасные вещества, толстыми и плотными.

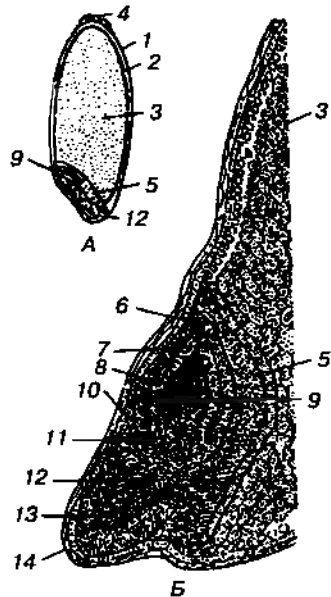


Рис. 126. Строение зерновки пшеницы (*Triticum* sp.) (по Л.С. Родман, 2001, с изм.):

- А — продольный разрез зерновки;
 Б — строение зародыша: 1 — покровы зерновки (перикарпий + спермодерма);
 2 — алейроновый слой эндосперма;
 3 — крахмалистая часть эндосперма;
 4 — хохолок; 5 — щиток (семядоля зародыша);
 6 — колеоптиль; 7, 8 — зачатки листьев;
 9 — конус нарастания зародышевой почки;
 10 — эпибласт; 11 — зародышевый стебелек;
 12 — зародышевый корешок; 13 — корневой чехлик; 14 — колеориза

Своеобразно строение зародыша злаков (см. рис. 126). У этих растений семя нельзя достать из плода-зерновки, так как его семенная кожура срастается с околоплодником, формируя *покровы зерновки*. Под покровами находится *вторичный эндосperm*, занимающий большую часть семени, и расположенный у одного из концов семени зародыш. *Зародыш* состоит из почки, стебелька, щитка, эпибласта, корешка и колеоризы. *Почка* состоит из конуса нарастания и нескольких *листовых примордиев*, самый внешний из которых — *колеоптиль* в виде прозрачного колпачка защищает почку при ее выходе на поверхность почвы при формировании проростка. От зародышевого стебелька отходят супротивно расположенные щиток и эпибласт. *Щиток* — единственная семядоля злаков, прилегающая к эндосперму и выполняющая роль гаустория, поглощающего из него питательные вещества, необходимые для развития проростка. *Эпибласт* — очевидно, рудимент второй семядоли. Зародышевый корешок с уже образовавшимся *корневым чехликом* защищен своеобразным чехлом — *колеоризой*, состоящей из нескольких слоев клеток и окружающей его в виде колпачка.

В очень мелких семенах орхидей, насекомоядных растений (росянка) и растений-паразитов (заразиха, повилика) крайне маленький зародыш на органы не дифференцирован.

Запасющие ткани семени. Запасаящая ткань семени — *вторичный эндосперм* развивается из *триплоидной клетки*, образовавшейся в результате двойного оплодотворения при слиянии одного из спермиев с центральной диплоидной клеткой зародышевого мешка. Развитие эндосперма начинается сразу — без периода покоя и предшествует формированию зародыша. Различают два типа вторичного эндосперма: нуклеарный и клеточный.

Нуклеарный тип формируется в процессе многократного деления триплоидных ядер без обособления клеток. Клеточные стенки возникают позднее или вообще не образуются. Этот тип эндосперма типичен для однодольных и некоторых двудольных растений. При формировании *клеточного эндосперма* клеточные стенки образуются сразу же после каждого митотического деления. Этот тип эндосперма характерен для двудольных.

Вторичный эндосперм может быть полностью поглощен развивающимся зародышем (астровые, бобовые, капустные) или стать крупноклеточной запасющей тканью семени (мятликовые, сельдерейные). У ряда растений зародыш, развиваясь, поглощает большую часть эндосперма, и от него остается только тонкий слой (*остаточный эндосперм*) под семенной кожурой (груша, картофель, миндаль, яблоня).

В семенах некоторых растений наряду с эндоспермом или вместо него образуется *перисперм* — запасаящая диплоидная ткань, формирующаяся из *нуцеллуса* (мегаспорангия) семязачатка. Обычно нуцеллус полностью расходуется при формировании зародышевого мешка, зародыша и вторичного эндосперма. Однако у некоторых растений он сохраняется и становится запасющей тканью семени (гвоздика, свекла, шпинат).

Запасные вещества семени. Запасные вещества семян представлены крахмалом, жирами, белками и гемицеллюлозой. В зависимости от преобладания тех или иных веществ семена бывают крахмалистыми, как, например, у злаков (в семенах пшеницы — до 66% крахмала, ржи — до 67%), маслянистыми, как у горчицы, клещевины, мака, подсолнечника, хлопчатника (у клещевины — до 70%, подсолнечника — до 50% масла), белковыми, как у бобов, гороха, сои, фасоли (у сои — до 40%, гороха — 35% белка), с запасной гемицеллюлозой, как у кофе и финиковой пальмы. У подавляющего большинства дикорастущих растений в семенах запасается жирное масло. Содержание воды в зрелых семенах небольшое — 6–12%. Следует помнить, что семена некоторых растений (белена, волчье лыко, дурман, миндаль) могут содержать ядовитые вещества (алкалоиды, гликозиды).

Семенная кожура (спермодерма). Семенная кожура образуется из *интегументов семязачатка*. Она защищает зародыш от механических повреждений, высыхания, преждевременного насыщения водой и прорастания; может способствовать распространению семян. Толщина спермодермы обычно зависит от строения околоплодника. Если плод не вскрывающийся, а его околоплодник достаточно прочен (содержит склеренхиму), то семенная кожура будет тонкой (вишня, лещина, подсолнечник). У вскрывающихся плодов или ягод семена защищены толстой и прочной (кожистой или деревянистой) спермодермой (виноград, донник, канна, люпин, хлопчатник). У семян вскрывающихся плодов на спермодерме хорошо заметен *рубчик* — место, где семязачаток был связан с семяножкой. Можно заметить на ней и *семявход* — маленькое отверстие, которое остается на месте расположения микропиле у семязачатка. Через семявход в семя проникает вода, из него же выходит наружу главный корень растения, развивающийся из зародышевого корешка. У семян, формирующихся из амфитропных семязачатков, на спермодерме выражен *семенной шов (семяшов)* — утолщение, образующееся при срастании семяножки с интегументами (см. рис. 125).

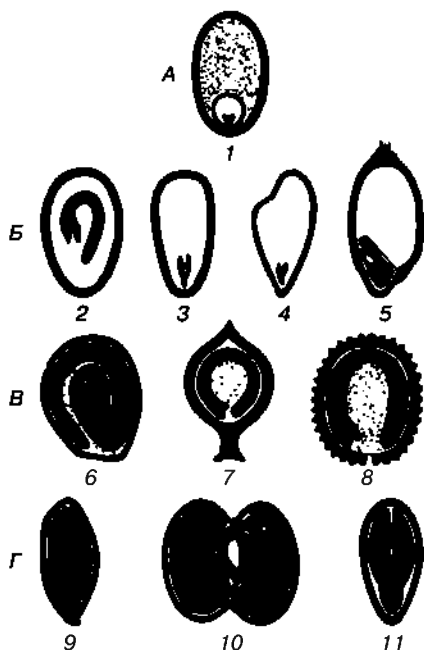
На семенной кожуре могут образовываться выросты в виде волосков (ива, тополь, хлопчатник) или крылышек (гладиолус, левкой), способствующие распространению семян ветром. Иногда на ней формируются выросты, содержащие питательные вещества — *ариллоиды*, или *карункулы*, обычно способствующие распространению семян муравьями (копытень, мускатный орех, чистотел). У некоторых растений семена окружены *ариллусом (присемянником, или кровелькой)* — сочным окрашенным выростом семяножки, окружающим семя, но не срастающимся с ним (бересклет, пассифлора). Ариллусы обычно привлекают внимание птиц.

Классификация семян. Семена покрытосеменных растений делят на четыре морфологических типа в зависимости от локализации (местоположения) в них запасных питательных веществ (рис. 127).

Семена с эндоспермом и периспермом. Такие семена характерны для представителей семейств Имбирные, Кувшинковые, Перечные. Это наиболее примитивный и редко встречающийся тип семян.

Семена с эндоспермом. Это наиболее распространенный тип семян — встречаются у 70% покрытосеменных растений, в том числе у маковых, мятликовых, пасленовых, сельдерейных и др.

Семена с периспермом. Запасные вещества в семени откладываются только в перисперме — эндосперм не развивается. Встречаются в семействах Гвоздичные и Маревые.



□ Эндосперм ▣ Перисперм ■ Зародыш

Рис. 127. Типы семян
(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман,
1999, с изм.):

- А — с эндоспермом и периспермом;
Б — с эндоспермом;
В — с периспермом;
Г — без эндосперма и перисперма:
1 — кубышка (*Nuphar* sp.);
2 — томат (*Lycopersicon* sp.);
3 — морковь (*Daucus* sp.);
4 — виноград (*Vitis* sp.);
5 — пшеница (*Triticum* sp.);
6 — свекла (*Beta* sp.); 7 — шпинат
(*Spinacia* sp.); 8 — куколь
(*Agrostemma* sp.); 9 — тыква
(*Cucurbita* sp.); 10 — фасоль
(*Phaseolus* sp.); 11 — лен (*Linum* sp.)

Семена без эндосперма и перисперма. В семенах этого типа все запасные вещества откладываются в самом зародыше — в его семяздолях. Эндосперм и перисперм не развиваются. Наиболее высокоорганизованный тип семян. Типичен для растений семейств Астровые, Бобовые, Капустные, Тыквенные и др.

Апомиксис. Развитие зародыша и семени в результате двойного оплодотворения называют *амфимиксисом* (от греч. «амфи» — с обеих сторон). Однако встречаются растения, у которых эти процессы проходят и без осуществления полового процесса. Развитие зародыша и семени без процесса оплодотворения называют *апомиксисом*, или *бесполосемянностью*. Апомиксис наблюдается у растений более 40 семейств. Наиболее часто он отмечается у астровых, мятликовых, пасленовых, розовых и рутовых.

Апомиксис оказывается возможным благодаря тому, что при проходящем в нуцеллусе мегаспорогенезе материнская клетка мегаспора делится не мейозом, а *митозом*. В результате все клетки зародышевого мешка оказываются диплоидными. В этом случае зародыш может на-

чать развиваться из любой из них: из яйцеклетки (*партеногенез*), другой клетки зародышевого мешка (*апогамия*). Более того, зародыш может формироваться даже из клеток нуцеллуса или интегументов (*апоспория*, или *адвентивная эмбриония*). В результате такой высокой способности к эмбриогенезу в семени нередко формируется одновременно несколько зародышей. Это явление получило название *полиэмбрионии* (многозародышевости). У одних растений, например у цитрусовых, полиэмбриония носит постоянный характер, у других — случайный.

Полиэмбриония может наблюдаться не только при апомиксисе, но и при амфимиксисе. В этом случае она является следствием образования в семязачатке не одного, а нескольких зародышевых мешков (лилии, манжетка). Это происходит в том случае, когда женские гаметофиты развиваются не из одной, а из нескольких мегаспор. Несколько зародышей могут образоваться и из одной зиготы в результате ее аномального деления и расщепления предзародыша (отмечено у кувшинки, тюльпана).

Партенокарпия. Плоды могут образовываться у растений и без оплодотворения и формирования семян. Это явление называют партенокарпией. Партенокарпические плоды или вовсе не содержат семян, или в их семенах нет зародыша. Чаше партенокарпия наблюдается у растений с большим числом семязачатков в завязи. Обычно для формирования партенокарпических плодов необходимо опыление, но у некоторых растений они развиваются и без него (перец, тыква). Бессемянные плоды встречаются у многих культивируемых растений: банана, винограда, груши, яблони, инжира, мандарина, огурца, тыквы. Такие плоды отличаются сочностью и мясистостью, но вкусовые качества у них, как правило, ниже, чем у плодов с нормально развитыми семенами.

13.2.7. Прорастание семян

Покой семян. У большинства растений созревшие семена даже при самых благоприятных условиях прорастают не сразу, что объясняется нахождением их в *состоянии покоя*. Причины покоя семян могут быть разными. Одна из наиболее распространенных — *недоразвитость зародыша* (женьшень, калина, орхидеи, хохлатка, чистяк). Например, у женьшеня зародыш в опавшем семени развивается в течение двух лет, поэтому и семена его прорастают только на третий год. Причиной покоя семян может быть толстая и прочная *газо- и водонепроницаемая семенная кожура* (у многих бобовых) или одревесневшая внутренняя часть околоплодника (абрикос, вишня, слива и др.). Для ускорения прорастания таких семян применяют *скарификацию* — механическое

нарушение целостности семенной кожуры или околоплодника путем перетирания семян с песком, надрезания, воздействия контрастными температурами.

Для успешного и дружного прорастания семян многих травянистых и особенно древесных растений (в том числе и плодовых культур) необходим достаточно длительный период (несколько месяцев) с пониженными температурами. В производстве для более быстрого прорастания семян культивируемых растений применяют *стратификацию* — длительное выдерживание семян при низких температурах и высокой влажности в хорошо проветриваемых помещениях.

Прорастание семян может задерживаться выработкой веществ, тормозящих прорастание. Длительность покоя и сроки сохранения всхожести семян разные. У многих древесных и лесных травянистых растений семена долгое время (несколько лет) находятся в состоянии глубокого покоя и много лет остаются жизнеспособными. У многих культивируемых растений, сорняков и луговых трав семена готовы прорасти сразу, а при неблагоприятных для прорастания условиях сохраняют способность к прорастанию в течение 5–12 лет. У семян большинства однолетних растений период покоя тоже не выражен, и они обычно быстро теряют всхожесть. Так же ведут себя семена растений влажных тропиков. Очень быстро погибают семена ив и тополей — через четыре — шесть дней.

У некоторых растений мангровых зарослей, растущих по побережьям океанов, семена прорастают непосредственно в плодах еще до их опадания. Например, у авиценнии и ризофоры в плоде из семени формируется проросток длиной до 70 см (большая часть — гипокотиль), который, падая, хорошо заякоривается в иле. Прорастание семян в плодах называют *вивипарией*, или *живорождением*. Оно нередко наблюдается в плодах дыни, тыквы, лимона и апельсина.

Условия прорастания семян. Для прорастания вышедших из периода покоя семян требуются *вода, тепло и кислород*. Количество воды, необходимое для прорастания семян разных растений, неодинаково: для проса — 25% от массы семени, а для клевера лугового — 145%.

Разные требования предъявляют семена и к температуре. Семена пшеницы, ржи и ячменя прорастают уже при температуре 0–4 °С, а огурца — только при 18–20 °С. Оптимальная температура для прорастания семян большинства растений — 20–25 °С.

Для дыхания семена нуждаются в кислороде. Особенно возрастает потребность в нем при их прорастании, когда в клетках семени активизируются все процессы жизнедеятельности.

Семена многих растений безразличны к свету, однако семена большинства растений лучше прорастают в темноте. Не прорастают в темноте семена салата и табака, поэтому при посеве их просто разбрасывают по поверхности почвы.

Прорастанию семени предшествует его набухание, т.е. поглощение большого количества воды. В результате происходит мобилизация запасных веществ — под действием активизировавшихся ферментов они переходят в растворимые легкоусвояемые соединения, доступные для зародыша. Органы зародыша трогаются в рост. Первым обычно начинает удлиняться зародышевый стебелек (гипокотиль) — он проталкивает через семяход зародышевый корешок, из которого развивается главный корень растения. Из зародышевой почечки начинает формироваться главный побег. Таким образом из зародыша развивается проросток.

Надземное и подземное прорастание семян. В зависимости от особенностей формирования проростка выделяют два типа прорастания семян — надземное и подземное.

При *надземном прорастании* гипокотиль, значительно удлиняясь, выносит семядоли на поверхность почвы, где они зеленеют и становятся первыми фотосинтезирующими листьями растения (рис. 128, А). Гипокотиль растет неравномерно и появляется на поверхности почвы в виде дуги (в растениеводстве этот первый этап появления всходов называют *фазой петельки*). Затем, распрямляясь, он вытягивает из почвы семядоли и располагающуюся между ними зародышевую почечку. Так формируются проростки у большинства двудольных растений (клеверина, морковь, подсолнечник, редька, огурец, фасоль, слива, яблоня и др.).

При *надземном прорастании* однодольных растений единственная семядоля выходит на поверхность почвы в результате собственного роста за счет деятельности интеркалярной меристемы, находящейся в ее основании (рис. 128, Б). Из-за неравномерного роста она тоже появляется на поверхности почвы в виде петельки, а затем, распрямляясь, часто вытаскивает за собой и семенную кожуру (вороний глаз, лук, стрелолист).

При *подземном прорастании* семян семядоли не выносятся на поверхность почвы, а остаются в почве. Здесь они выполняют функции вместилища запасных веществ (горох, дуб) или играют роль гаустория, который передает запасные вещества из запасавшей ткани формирующемуся проростку (кукуруза, рожь, ячмень и др.). При подземном прорастании у двудольных растений первой на поверхность выходит

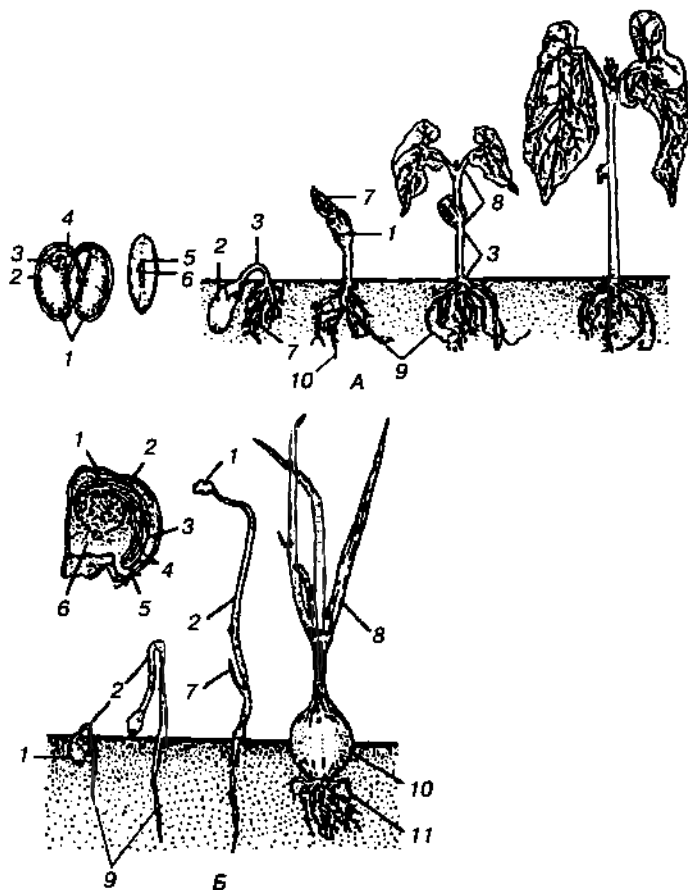


Рис. 128. Надземное прорастание семян и строение проростков (по Л.С. Родман, 2001, с изм.): *А* — прорастание семени фасоли (*Phaseolus sp.*): 1 — семядоли; 2 — семенная кожура; 3 — почечка; 4 — гипокотиль; 5 — семявход; 6 — рубчик; 7 — лист; 8 — эпикотиль; 9 — боковые корни; 10 — главный корень; *Б* — прорастание семени лука (*Allium sp.*): 1 — семенная кожура; 2 — семядоли; 3 — апекс зародышевой почечки; 4 — гипокотиль; 5 — апекс корня; 6 — эндосперм; 7 — первый лист главного побега; 8 — лист; 9 — главный корень; 10 — луковича; 11 — придаточные корни

верхушечная почка главного побега, защищенная плотно сомкнутыми его первыми листьями низовой формации. На эти листья ложится основная нагрузка при преодолении сопротивления почвы. При подземном прорастании гипокотиль не удлиняется.

Несколько иначе происходит формирование проростка у мятликовых (злаков) (рис. 129). Прежде всего набухает колеориза, и на ее поверхности образуются всасывающие волоски. Развивающийся из зародышевого корешка *главный корень* прорывает колеоризу. Единственный корень (главный) образуется при формировании проростков кукурузы, проса, суданской травы. У пшеницы и овса одновременно с главным корнем развиваются и *придаточные корни*, образовавшиеся на зародышевом стебельке: два — у пшеницы и овса, три — у ржи, четыре или пять — у ячменя. Придаточные корни по развитию ничем не отличаются от главного.

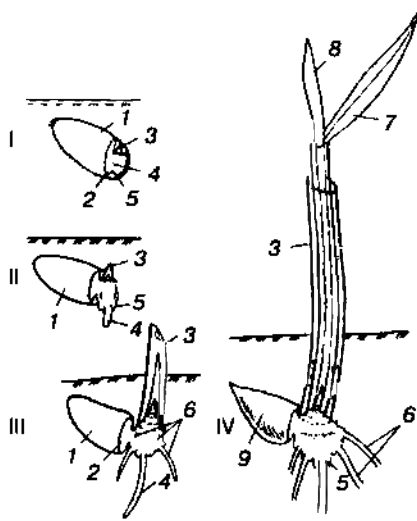


Рис. 129. Развитие проростка пшеницы (*Triticum sp.*)

(по Л.С. Родман, 2001, с изм.):

- I—IV — стадии прорастания: 1 — эндосперм; 2 — щиток; 3 — колеоптиль;
4 — главный корень; 5 — колеориза; 6 — придаточные корни;
7, 8 — соответственно второй и третий листья главного побега; 9 — зерновка

При дальнейшем развитии проростка второй лист главного побега прорывает колеоптиль и, разворачиваясь, становится первым фотосинтезирующим листом.

На первых этапах развития проростки всех растений *гетеротрофны* — развиваются за счет питательных веществ семени. С появлением первого фотосинтезирующего листа (или позеленения семядолей) они начинают самостоятельно синтезировать органические вещества и питание их становится смешанным. И только позже они становятся

автотрофными организмами. С появлением первого листа срединной формации у главного побега проросток становится *сеянцем*.

13.2.8. Плод

Развивающиеся из семязачатков семена находятся внутри плода — органа, образующегося в результате разрастания и видоизменения завязи, а часто и других частей цветка.

Одно из самых лаконичных на сегодняшний день определений плода дал А. Имс (1964): *плод — это зрелый цветок*. Иногда говорят, что плод — это конечный этап развития цветка. Есть и более обширные и обстоятельные определения.

Например, Н.Н. Каден (1964) плодом называет образование, развивающееся из цветка после оплодотворения, содержащее семена или одно семя, обеспечивающее их защиту и способствующее их распространению. По Р.Е. Левиной (1987), плод — это видоизмененный вследствие оплодотворения (или апомиксиса) гинецей одного цветка с прирастающими или сохраняющимися при гинецее другими частями цветка и соцветия.

Многообразие плодов на нашей планете и значение их в жизни растений столь велико, что изучением и классификацией плодов уже многие годы занимается отдельная наука — карпология (от греч. «карпос» — плод и «логос» — слово). Карпология — важнейший раздел ботаники, современное учение о морфологии и анатомии плодов и семян, их развитии и эволюции.

Как на заре возникновения человечества, так и в наши дни плоды — основные и главные продукты питания. Они издавна используются как лекарственные средства при борьбе со многими заболеваниями, служат источником сырья для выработки ценных тканей. Плоды многих растений — ценный корм для животных. Велика и эстетическая ценность плодов. Таким образом, плоды представляют собой важнейшие продукты агропроизводства. В связи с этим в учебном пособии им уделяется особое внимание.

13.2.8.1. Принципы классификации плодов

Быстрая экологическая эволюция привела к огромному разнообразию плодов, что, естественно, создает определенные проблемы при разработке их классификации. В настоящее время существует несколько основных принципов разделения плодов на группы. Прежде всего, плоды разделяют на основе их происхождения, т.е. из какого

типа *гинецея* они образуются. Плоды, образующиеся из апокарпного гинецея, называют *апокарпными*, или *апокарпиями*. Часть апокарпного плода, формирующаяся из одного плодолистика (пестика), называется *плодиком*. Апокарпный гинецей, состоящий из небольшого количества пестиков (от двух до пяти), называют *олигомерным*; олигомерными называют и плоды, развивающиеся из гинецея такого типа.

Как вариант апокарпного гинецея можно рассматривать *монокарпный*, или *апокарпный мономерный*, гинецей, состоящий всего из одного пестика, образованного одним сросшимся своими краями плодолистиком. Плоды, развивающиеся из монокарпного, или апокарпного мономерного, гинецея, можно называть *монокарпиями*.

Плоды, развивающиеся из ценокарпного гинецея, называют *ценокарпными*, или *ценокарпиями*. Плоды, развивающиеся из синкарпного гинецея, называют *синкарпными*, или *синкарпиями*. Это многогнездные плоды. Все остальные ценокарпные плоды (*паракарпии* и *лизикарпии*) одноклеточные.

Исходя из типа гинецея, плоды разделяют также на *простые* и *сборные*. Простой плод образуется из цветка с одним пестиком, т.е. из монокарпного или ценокарпного гинецея, а сборный — из цветка с несколькими пестиками, т.е. из апокарпного гинецея.

Кроме того, все плоды делят на три группы, исходя из положения в цветке завязи, из которой они образуются. Плоды, образующиеся из верхней завязи, так и называют *верхними*, из нижней — *нижними*, из полунижней — *полунижними*.

Следующий принцип разделения плодов на группы основан на особенностях строения их *околоплодника*, или *перикарпия*, развивающегося из стенки завязи, и иногда прирастающих к ней других частей цветка: цветоложа, околоцветника, тычинок. У одних плодов перикарпий при созревании семян становится сочным и мясистым, часто яркоокрашенным. Его роль — привлечение животных для распространения семян. У плодов других видов растений перикарпий ко времени созревания семян усыхает и становится кожистым или деревянистым. Таким образом, по консистенции перикарпия плоды делят на *сочные* и *сухие*. У некоторых плодов перикарпий четко подразделяется на три зоны: внешнюю — *экзокарпий*, среднюю — *мезокарпий*, внутреннюю — *эндокарпий*.

Плоды принято различать и по количеству образовавшихся в них семян. В отдельную группу выделяют *односемянные* плоды, все остальные называют *многосемянными*.

Еще один принцип классификации плодов основан на их способности или неспособности к самовскрыванию. *Вскрывающимися* бывают,

как правило, только сухие многосемянные плоды. Вскрываются плоды по-разному — створками, дырочками, крышечками. У *невскрывающихся* плодов семена высвобождаются в результате постепенного сгнивания и разрушения околоплодника или поедания его животными. Часто семена могут прорасти внутри нескрывающегося плода; в этом случае целостность перикарпия нарушается развивающимся проростком.

Таким образом, каждый плод может быть охарактеризован по всем этим признакам. Например, плод огурца тыква — это простой паракарпный нижний сочный многосемянный нескрывающийся плод. Кроме этого при описании плодов отмечают их размеры, форму, окраску, характер поверхности перикарпия и др.

Особое образование, встречающееся у покрытосеменных, — *соплодие* формируется в результате срастания между собой зрелых плодов, образовавшихся из цветков одного соцветия. Иногда термин «соплодие» понимают более широко и называют им совокупность зрелых плодов, образовавшихся из цветков одного соцветия, расположенных сближенно (не обязательно срастающихся) и обособленных от вегетативной части побега. Исходя из консистенции перикарпия плодов, образующих соплодия, последние разделяют на сухие и сочные. Сводная классификация основных типов плодов представлена в табл. 13.1.

13.2.8.2. Основные типы плодов

Апокарпии, или сборные плоды

Сухие апокарпии

Многолистовка, или сборная листовка, состоит из нескольких *листочек* (рис. 130, А). В этом случае каждая листовочка представляет собой часть сборного плода — *плодик*. У многолистовки плодики обычно располагаются на *плодоложе* по спирали. У некоторых растений, например борца, живокости, образуются *олигомерные циклические многолистовки* — с небольшим, обычно постоянным числом листовочек; в этом случае в названии плода указывается количество листовочек: например *трехлистовка* или *пятилистовка*. Многолистовка — эволюционно примитивный, древний плод, чаще встречающийся у растений тропиков и субтропиков, например в семействе Магнолиевые. Среди растений нашей флоры она встречается в семействе Лютиковые: у водосбора обыкновенного, живокости высокой, купальницы европейской, калужницы болотной. А также в семействе Розовые: у спиреи, рябинника; у представителей семейства Толстянковые.

Таблица 13.1

Основные типы плодов

По типу гнильца		По консистенции околоплодника и количеству семян			
		Сухие		Сочные	
		Односемянные	Многосемянные	Односемянные	Многосемянные
Апокарпии		—	Многолистовка Многоорешек	—	Многокостянка Многолистовка
Монокарпии		Одноорешек Односемянный боб Сухая костянка	Листовка Боб	Костянка	Сочная листовка
Ценокарпии	Нераспадающиеся	Семянка Зерновка Орех Желудь Крылатка Сфалерокарпий Пирснорий	Коробочка Стручок, стручочек Гранатина	Односемянная ягода Односемянная тыквина Пирснорий	Ягода Тыквина Яблоко Гесперидий Костянковидное яблоко Пирснорий
	Распадающиеся (дробные, схизокарпии)	—	Дробная коробочка Дробная двукрылатка Ценобий Стеригма Вислоплодник Дробная двусемянка	—	—
Соплодия					

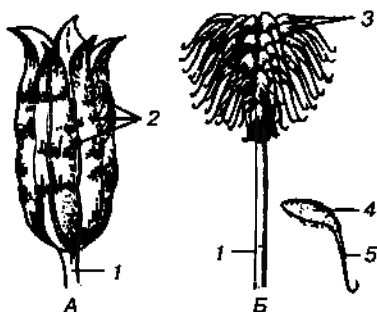


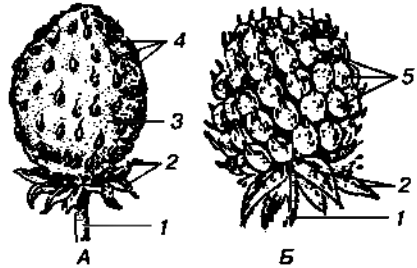
Рис. 130. Сухие апокарпии (по О.А. Коровкину, 2013):
 А — олигомерная многолистовка водосбора (*Aquilegia* sp.);
 Б — многоорешек гравилата речного (*Geum rivale*): 1 — плодоножка;
 2 — листовочки; 3 — орешки;
 4 — орешек; 5 — сохраняющаяся при орешке нижняя часть стилодия

Многоорешек, или сборный орешек, — плод, плодики которого в отличие от многолистовки содержат всего по одному семени (рис. 130, Б). Кроме того, перикарпий плодиков отличается одревесневшими эндо- и мезокарпиями. Поэтому каждый такой плодик называют *орешком*. Орешки располагаются на цветоложе по спирали и обычно не вскрываются. Многоорешек — один из самых распространенных видов апокарпных плодов. Он встречается у многих родов семейства Лютиковые: у самого лютика, мышехвостника, горицвета, ветреницы. Обычен этот тип плода и в семействе Розовые: например у земляники, гравилата, лапчатки (рис. 131, А). Можно встретить многоорешки с небольшим количеством плодиков: например, у рдестов (*Potamogeton*) обычно образуются *четыреорешки*.

Часто орешки снабжены разнообразными придатками, помогающими им распространяться с помощью ветра или на теле животных. Расселяться с помощью ветра орешкам помогают крыловидные выросты перикарпия, например у василистника из семейства Лютиковые. Иногда при орешках сохраняются сильно разросшиеся перистые стилодии (столбики пестиков), что можно наблюдать у представителей того же семейства — сон-травы, или прострела, и ломоноса. Цепкие плодики-орешки можно обнаружить у гравилата из семейства Розовые. В обоих случаях орешки цепляются к шерсти животных или одежде с помощью видоизмененных стилодиев.

Из самых необычных многоорешков следует назвать плоды шиповника и земляники (см. рис. 131, А). У этих растений созревание плода сопровождается сильным и своеобразным разрастанием *цветоложа*. У земляники цветоложе сильно разрастается, становится сочным и приобретает яркую окраску; на нем по спирали располагаются мелкие орешки. Некоторые специалисты даже предлагают называть многоорешек земляники особым термином — «*фрагой*», или «*земляничной*».

Рис. 131. Многоорешек
 земляники — *Fragaria* sp. (А)
 и многокостянка малины — *Rubus*
idaeus (Б) (по О.А. Коровкину, 2013):
 1 — плодоножка; 2 — чашелистики;
 3 — плодоложе; 4 — орешки;
 5 — костяночки



У шиповника плоды-орешки располагаются внутри чашевидно разросшегося цветоложа, которое ко времени их созревания становится ярко окрашенным и мясистым. Такой плод получил название *цинародий* (от греч. «цинарродон» — собачья роза).

Сочные апокарпии

Сочная многолистовка, или сочная сборная листовка, встречается редко. Перикарпий ее *плодиков* сочный и мясистый. В нашей флоре этот своеобразный плод можно встретить у дальневосточного растения лимонника китайского. У лимонника ко времени созревания плода цветоложе сильно удлинняется — до 8–10 см, благодаря чему отдельные ярко-красные *плодики-листочки* располагаются на значительном расстоянии друг от друга (см. многолистовка).

Многокостянка, или сборная костянка, — сборный плод, *плодики* которого содержат по одному семени, но в отличие от орешков экзо- и мезокарпий у них сочный, а эндокарпий — деревянистый (рис. 131, Б). То есть многокостянка представляет собой совокупность нескольких отдельных *костяночек*, располагающихся на общем *плодоложе* (цветоложе). Многокостянки всех растений устроены примерно одинаково и отличаются лишь числом и размером *плодиков* и выраженностью *плодоложа*. Многокостянка типична для растений семейства Розовые: малины, ежевики, костяники, морошки.

Монокарпии

Сухие монокарпии

Сухие односемянные монокарпии

Одноорешек — простой верхний монокарпный сухой односемянный невскрывающийся плод с одревесневшим перикарпием. Встречается у представителей семейств Розовые, Рогозовые и др. Часто одноорешки несут на себе придатки, способствующие их распространению ветром

или животными, например у рогоза. У розовых одноорешек часто бывает окружен разросшимся *гипантием*, как, например, у репешка.

Односемянный боб — простой верхний монокарпный сухой односемянный невскрывающийся или вскрывающийся плод некоторых растений семейства Бобовые. Вскрывающиеся односемянные бобы характерны для некоторых видов клевера: лугового, мясо-красного, горного и др., а также ряда видов дрока.

Невскрывающиеся односемянные бобы типичны для люцерны хмелевой, донника, эспарцета, солодки иглистой, язвенника, аморфы кустарниковой, леспедецы. Невскрывающиеся односемянные бобы морфологически очень близки к орешкам.

Сухая костянка, или сухая однокостянка. У ряда растений экзо- и мезокарпий плода костянки становятся сухими, кожистыми или даже губчатыми, в этом случае плоды называют сухими костянками, а распространяются они животными, ветром и водой. Сухая костянка миндаль способна к самовскрыванию (см. костянка).

Сухие многосемянные монокарпии

Листовка — простой верхний монокарпный сухой многосемянный плод, образованный одним плодолистиком и вскрывающийся по *брюшному шву*. Листовка встречается в семействе Лютиковые, например у сокирок (рис. 132, А). Типична для многих древесных тропических растений.

Боб — простой верхний монокарпный сухой многосемянный плод, вскрывающийся по двум швам — *брюшному* и *спинному*. Боб характерен для семейства Бобовые (рис. 132, Б). Невскрывающиеся бобы образуются у некоторых видов рода астрагал, а также у арахиса подземного. Встречаются даже сочные невскрывающиеся бобы, например у цератонии. Своеобразную экологическую группу представляют собой членистые бобы, распадающиеся при созревании семян на односемянные членики. Членистые бобы типичны для растений родов Вязель и Ко-

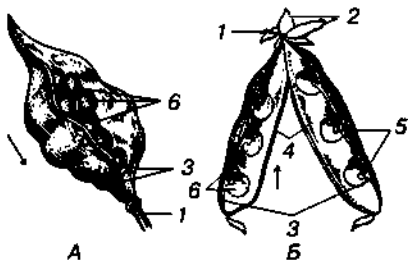
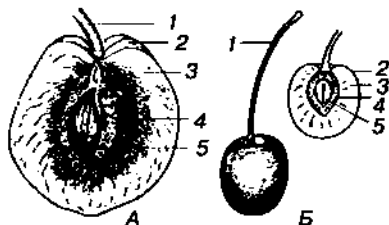


Рис. 132. Сухие многосемянные монокарпии (по О.А. Коровкину, 2013):

А — листовка сокирок полевых (*Consolida regalis*); Б — боб гороха посевного (*Pisum sativum*):

1 — плодонжка; 2 — чашелистики;
3 — брюшной шов; 4 — спинной шов;
5 — плаценты; 6 — семена. Стрелка
показывает направление вскрывания
плода

Рис. 133. Костянки персика обыкновенного — *Persica vulgaris* (А) и вишни обыкновенной — *Cerasus vulgaris* (Б) (по О.А. Коровкину, 2013): 1 — плодоножка; 2 — экзокарпий (кожица); 3 — мезокарпий (мякоть); 4 — эндокарпий (косточка); 5 — семя



печник. Встречаются членистые бобы размером до 1,5 м, например у тропической лианы энтады лазающей — одного из рекорсменов в мире растений по размеру плода.

Сочные монокарпии

Сочные односемянные монокарпии

Костянка, или однокостянка, — простой верхний монокарпный сочный односемянный нескрывающийся плод, у которого функцию защиты семени выполняет одревесневший (склерифицированный) эндокарпий, образующий так называемую *косточку*. В зависимости от способа распространения плода консистенция экзо- и мезокарпия может быть разной. У большинства растений они бывают сочными и мясистыми и распространяются в результате поедания животными. Костянка характерна для представителей семейства Розовые, подсемейства Сливовые: сливы, вишни, персика, абрикоса и др. (рис. 133).

Сочные многосемянные монокарпии

Сочная листовка. Сочную и в этом случае нескрывающуюся листовку можно встретить у единственной представительницы собственного семейства — дегенерии и в семействе Лютиковые, например у воронца (см. листовка).

Ценокарпии

Сухие ценокарпии

Сухие односемянные ценокарпии

Семянка — простой ценокарпный односемянный сухой нескрывающийся плод (рис. 134). Семянка развивается как из верхней завязи, например в семействах Крапивные и Коноплевые, так и из нижней — в семействах Сложноцветные, или Астровые, Ворсянковые. Перикарпий у семянки однородный кожистый, что принципиальным образом отличает ее от ореха, у которого перикарпий одревесневший. Часто

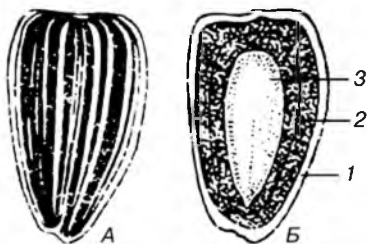


Рис. 134. Семянка подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus*) (по О.А. Коровкину, 2013):
 А — общий вид; Б — вид в разрезе:
 1 — кожистый перикарпий;
 2 — гнездо плода; 3 — семя

у представителей семейства Астровые семянка имеет придатки в виде хохолка или волосков, представляющих собой видоизмененные части околоцветника и способствующие ее распространению ветром. Например, у одуванчика семянка имеет своеобразный парашютик — *пappус*, который представляет собой метаморфоз чашечки цветка.

Зерновка — простой верхний паракарпный односемянный сухой нескрывающийся плод. Характерна для большинства представителей семейства Злаки, или Мятликовые (см. рис. 126). Зерновка, так же как и семянка, развивается из завязи, образованной двумя плодолистиками, но отличается от семянки тем, что ее перикарпий срастается (плотно смыкается) с семенной кожурой единственного семени. У большинства видов злаков зерновка падает вместе с окружающими ее чешуями.

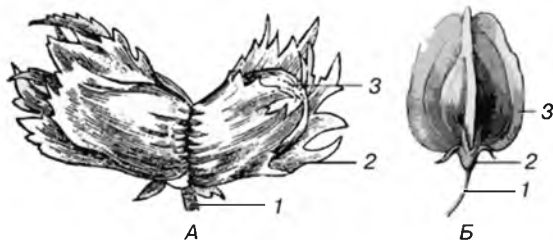


Рис. 135. Орехи (по О.А. Коровкину, 2013):

А — синкарпный лещины обыкновенной (*Corylus avellana*): 1 — ось соцветия;
 2 — плюска; 3 — деревянистый перикарпий; Б — лизикарпный ревеня (*Rheum sp.*):
 1 — плодоножка; 2 — околоцветник; 3 — крыловидные выросты перикарпия

Орех — простой ценокарпный односемянный сухой нескрывающийся плод с сильно склерифицированным перикарпием (рис. 135). Орех может развиваться как из верхней завязи, например в семействе Гречишные и у липы, так и из нижней, например у лещины. *Синкарпный орех* образуется у лещины и липы, *лизикарпный* — у представителей семейства Гречишные: горца, гречихи, ревеня. У лещины орех заключен

в своеобразную обертку — *плюску*, образованную тремя сросшимися прицветниками и прицветничками. Орехи шавеля окружены сильно разросшимися листочками внутреннего круга околоцветника, а у ревеня трехгранные орехи несут по каждому ребру широкие крыловидные выросты — в обоих случаях это приспособления для распространения ветром (рис. 135, Б).

Желудь — простой нижний синкарпный односемянный сухой не вскрывающийся плод, характерный для семейства Буковые. От ореха желудь отличается более тонким и менее склерифицированным перикарпием, а также наличием *плюски*, образованной разросшимися и сросшимися укороченными осями редуцированного соцветия. Размеры и форма желудя разнообразны. У дуба черешчатого эти характеристики могут сильно варьироваться даже в пределах одной популяции. Если у дуба плюска окружает один желудь, то у бука и каштана — два-три желудя.

Крылатка — простой ценокарпный односемянный сухой не вскрывающийся плод с *кожистым перикарпием* и *крыловидным выростом* разной формы, способствующим распространению плода ветром. Из верхней завязи крылатка развивается у вяза и ясеня, из нижней — у березы. Обычно крылатка развивается из паракарпного гинецея, реже — из синкарпного. Часто крылатку рассматривают как модификацию семянки или ореха.

Сфалерокарпий — простой верхний паракарпный сухой не вскрывающийся плод, целиком покрытый разросшейся чашечкой (или простым околоцветником). Ткани чашечки становятся мясистыми или мучнистыми, часто яркоокрашенными. Характерен для представителей семейства Лоховые, например для облепихи крушиновидной.

Сухой пиренарий — простой, верхний или нижний, ценокарпный плод, отличительной особенностью которого является наличие *одревесневшего эндокарпия*, образующего косточку вокруг одного или нескольких семян. Пиренарий по строению очень похож на костянку и отличается от нее только тем, что образуется не из *монокарпного* гинецея, а из *ценокарпного* и может содержать в себе разное количество семян. Пиренарии обычно *сочные*, но могут быть *сухими*. *Верхние* сухие пиренарии известны в семействе Анакардиевые, на-

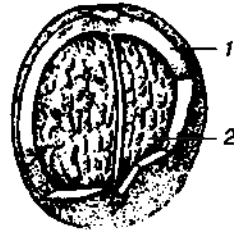


Рис. 136. Пиренарий грецкого ореха (*Juglans regia*) (по О.А. Коровкину, 2013):
1 — экзомезокарпий;
2 — деревянистый эндокарпий (косточка)

пример у фисташки. *Нижние* сухие пиренарии характерны для представителей семейства Ореховые, в частности для самого рода орех, в том числе и для ореха грецкого (рис. 136). Самый крупный пиренарий в мире — плод сейшельской пальмы, достигающий массы 15 кг.

Сухие многосемянные ценокарпии

Коробочка — простой сухой многосемянный вскрывающийся плод. Коробочка может развиваться как из верхней завязи, например в семействах Гвоздичные, Первоцветные, Лилейные, так и из нижней, например в семействах Кипрейные и Ирисовые. Перикарпий у коробочек может быть разным по консистенции — *деревянистым, кожистым, пленчатым*. По происхождению коробочки бывают *синкарпными, паракарпными* и *лизикарпными*. Синкарпные (многогнездные) коробочки типичны для лилейных: лилии, тюльпана, пролески; пасленовых: белены, дурмана, табака. Коробочки вскрываются обычно *створками* (дурман, тюльпан, хлопчатник), реже — *крышечкой*, например у белены, или *дырочками*, как паракарпная коробочка мака (рис. 137). Лизикарпные коробочки гвоздичных вскрываются зубчиками.

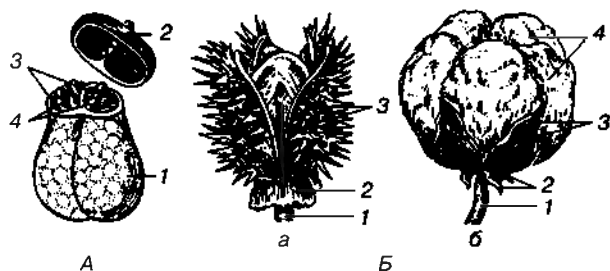


Рис. 137. Синкарпные коробочки (по О.А. Коровкину, 2013):

А — белены черной (*Hyoscyamus niger*): 1 — перикарпий; 2 — крышечка; 3 — гнезда плода; 4 — семена; Б — дурмана — *Datura sp.* (а) и хлопчатника — *Gossypium sp.* (б): 1 — плодоножка; 2 — чашечка; 3 — створки плода; 4 — волоски, покрывающие кожуру семян

Стручок, стручочек. Стручок — простой сухой верхний многосемянный паракарпный вскрывающийся плод (рис. 138). Стручок образован двумя плодолистиками и разделен вдоль на две половины перегородкой, образованной разросшимися *плацентами*. Вскрывается стручок двумя створками снизу вверх. Часто стручок имеет в верхней части длинный носик, не содержащий семян. Длина стручка как минимум в 4 раза превосходит его ширину. Если этот показатель меньше, то плод называют стручочком; чаще у стручочка длина примерно равна шири-

не. В этом случае форма его может быть различной — округлой, овальной, треугольной. Стручок и стручочек типичны для представителей семейства Капустные: стручок образуется у капусты, сурепицы, левкоя и др., а стручочки — у бурачка, лунника, сумочника, клоповника, ярутки. У дикой редьки образуются *членистые стручки*, которые при созревании не раскрываются, а распадаются на односемянные членики. У редьки посевной стручки не вскрывающиеся.

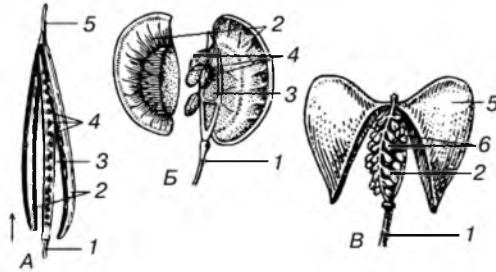


Рис. 138. Стручки (по О.А. Коровкину, 2013):

A — стручок капусты огородной (*Brassica oleracea*); *Б* — стручочек ярутки полевой (*Thlaspi arvense*); *В* — членистый стручок редьки дикой (*Raphanus raphanistrum*): 1 — плодоножка; 2 — створки плода; 3 — перегородка, образованная разросшимися плацентами; 4 — семена; 5 — носик; 6 — односемянные членики
Стрелка показывает направление вскрывания плода

Гранатина — простой синкарпный нижний сухой многосемянный вскрывающийся плод. Плод очень специфичен по строению и назван по роду растения, у которого он образуется, — граната. Сухой, кожистый, очень плотный околоплодник гранатины при созревании плода растрескивается произвольными трещинами. Съедобная часть плода — сочная ярко-красная внешняя часть *семенной кожуры* многочисленных семян.

Сочные ценокарпии

Сочные односемянные ценокарпии

Односемянная ягода. Встречается редко, например, верхняя паркарпная ягода образуется у авокадо. См. ягода.

Односемянная тыква. Встречается редко. Образуется, например, у чайота, или мексиканского огурца. См. тыква.

Односемянный пиренарий. Верхние сочные пиренарии можно встретить в семействе Пальмовые, например у кокосовой пальмы, а также у маслинных, например у оливкового дерева. Нижние сочные пиренарии образуются в семействе Кизиловые, например у кизила.

Сочные многосемянные ценокарпии

Ягода — простой ценокарпный, верхний или нижний, сочный многосемянный нескрывающийся плод. Ягода — один из самых распространенных плодов с сочным околоплодником (рис. 139, А). *Верхняя ягода* встречается у актинидии, винограда, вороньего глаза, ландыша, паслена, перца однолетнего, спаржи, томата, хурмы. *Нижняя ягода* образуется у банана, брусники, голубики, жимолости, клюквы, крыжовника, смородины, фейхоа, черники. Ягоды бывают синкарпными, например у винограда, или паракарпными, как у крыжовника, смородины, кактусовых. Самой крупной ягодой можно признать паракарпную верхнюю ягоду тропического растения папайи, или дынного дерева, — она может достигать в длину более 30 см при диаметре до 15 см. Особенностью ягоды культивируемых сортов томата является ее многогнездность (у дикорастущих видов ягода двугнездная), которая объясняется срастанием нескольких цветков на самых ранних этапах их развития.

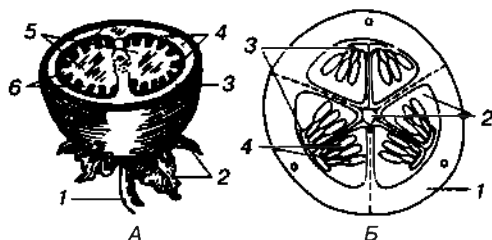


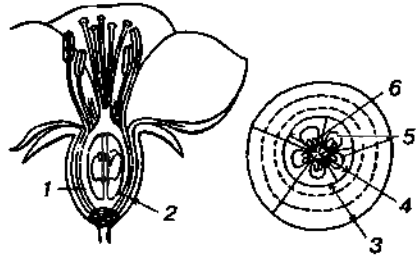
Рис. 139. Сочные многосемянные плоды (по О.А. Коровкину, 2013):

- А — синкарпная ягода паслена клубненосного, или картофеля (*Solanum tuberosum*):
 1 — плодоножка; 2 — чашелистики; 3 — перикарпий; 4 — гнезда плода;
 5 — разросшиеся плаценты; 6 — семена; Б — тыква огурца посевного (*Cucumis sativus*): 1 — перикарпий; 2 — гнезда плода; 3 — плаценты; 4 — семена

Тыква — простой нижний паракарпный многосемянный сочный нескрывающийся плод (рис. 139, Б). В образовании тыквы кроме завязи принимает участие *гипантий* (цветочная трубка и разросшееся цветоложе). Особенностью тыквы, отличающей ее от ягоды, является твердый, иногда очень прочный экзокарпий, в то время как внутренние части околоплодника остаются мясистыми и сочными. Полость внутри плода редко бывает хорошо выраженной, как, например, у дыни, — обычно она бывает заполнена сильно разросшимися сочными *плацентами*. Тыква характерна для растений семейства Тыквенные: арбуза, дыни, огурца, тыквы. Как исключение встречаются *вскрывающиеся тыквы*. Их, например, можно встретить у тропической

Рис. 140. Цветок (продольный срез) и яблоко (поперечный срез) яблони домашней (*Malus domestica*) (по О.А. Коровкину, 2013):

- 1 — завязь; 2 — цветочная трубка;
3 — часть плода, образовавшаяся из гипантия; 4 — часть плода, образовавшаяся из завязи;
5 — гнезда плода; 6 — семена



лианы момордики, тыквины которой вскрываются тремя створками. Своеобразно вскрывается тыква бешеного огурца: ко времени созревания плода в клетках внутренних слоев его околоплодника возникает столь сильное осмотическое давление (до 6 атм!), что в какой-то момент плод отрывается от плодоножки и семена из него вместе со струей слизи вылетают на расстояние до 5 м! Прочность экзокарпия у плодов некоторых видов тыквы так велика, что высушенные плоды используют даже для хранения воды. Чаще всего для этой цели применяют тыквины горлянки, которую даже называют бутылочной тыквой.

Яблоко — простой нижний гемисинкарпный многосемянный сочный нескрывающийся плод (рис. 140). *Гемисинкарпным* плод называют потому, что пять плодолистиков, образующих пестик, лишь тесно сомкнуты, но полностью не срастаются между собой, что типично для истинно синкарпного гинецея. Большая часть околоплодника представлена сильно разросшимся *гипантием*, который срастается с завязью и покрывает ее со всех сторон. Лишь небольшая внутренняя часть околоплодника образуется из стенки завязи (см. рис. 140). У яблока яблони эндокарпий становится при созревании плодов кожистым и жестким. А вот у яблока груши он остается мягким, хрящеватым. Плод яблоко типичен для представителей подсемейства Яблоневые семейства Розовые: айвы, аронии, или черноплодной рябины, груши, ирги, рябины, хеномелеса, эриоботрии, или мушмулы японской, яблони.

Гесперидий, или *померанец*, — простой верхний синкарпный многосемянный сочный нескрывающийся плод (рис. 141). Встречается только у некоторых представителей семейства Рутовые, а именно у так называемых цитрусовых: апельсина, грейпфрута, лимона, мандарина, а также у кинкана, или кумквата, понцируса и др. Гесперидий имеет яркоокрашенный каротиноидами (желтый или оранжевый) экзокарпий, который называют *флаведо*. В нем имеется большое количество железок, вырабатывающих эфирные масла, набор которых в большей

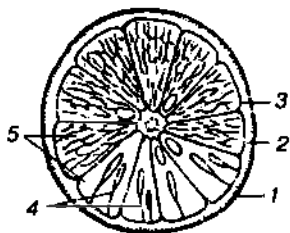


Рис. 141. Гесперидий апельсина (*Citrus sinensis*) на поперечном срезе (по О.А. Коровкину, 2013): 1 — экзокарпий (флаведо); 2 — мезокарпий (альbedo); 3 — эндокарпий; 4 — соковые волоски — выросты эндокарпия; 5 — гнезда плода, заполненные соковыми волосками

степени определяет аромат плода. Белый губчатый мезокарпий называют *альbedo*; степень его выраженности зависит и от вида растения, и от сорта. Эндокарпий тонкий, пленчатый, но он образует большое количество волосков, наполненных соком (*соковые волоски*), которые заполняют гнезда плода. У некоторых растений, например у мандарина, гесперидий легко разделяется на дольки по количеству плодолистиков, образовавших завязь.

Костянковидное яблоко — простой нижний гемисинкарпный сочный многосемянный нескрывающийся плод. Сочная мякоть плода образуется из разросшейся *цветочной трубки*; она окружает относительно обособленные плодолистики, каждый из которых развивается в своеобразную костянку с пленчатыми экзо- и мезокарпиями и толстым одревесневшим эндокарпием. Каждый плодолистик окружает одно семя. *Гемисинкарпным* плод называют потому, что плодолистики, образующие пестик, не сростаются полностью друг с другом, что типично для истинно синкарпного гинецея. Костянковидное яблоко встречается в семействе Розовые — у боярышника, мушмулы германской.

Пиренарий. Нижние сочные пиренарии образуются у представителей семейства Жимолостные, например у бузины, снежноягодника.

Дробные ценокарпии, или схизокарпии

Дробный плод, или схизокарпий, — простой синкарпный плод, при созревании распадающийся на отдельные продольные односемянные части — *мерикарпии*. Число их обычно соответствует числу плодолистиков, образовавших завязь, из которой этот плод развился. Существует несколько типов дробных плодов, которые можно разделить на верхние и нижние.

Дробная коробочка встречается в семействах Молочайные: у молочая, клещевины; Мальвовые: у мальвы, алтея, шток-розы. У мальвовых коробочки распадаются на *односемянные мерикарпии*, открытые с брюшной стороны, их называют *калачиками*.

Рис. 142. Дробные плоды — схизокарпии (по О.А. Коровкину, 2013):

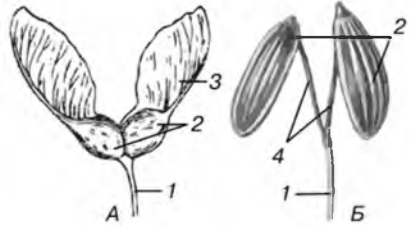
А — двукрылатка клена (*Acer sp.*);

Б — вислоплодник укропа пахучего (*Anethum graveolens*);

1 — плодоножка; 2 — мерикарпии;

3 — крыловидный вырост перикарпия;

4 — карпофор



Дробная двукрылатка типична для клена (рис. 142, *А*). Она распадается на два **мерикарпия-крылатки**, которые могут довольно долго висеть на проводящих пучках. У всех видов клена двукрылатки однотипны и различаются в основном только размерами.

Ценобий — простой верхний синкарпный плод, развивающийся из завязи, образованной двумя плодолистиками, и распадающийся при созревании на четыре односемянные части — **эремы** — в результате того, что каждый мерикарпий делится на две части поперечной перегородкой. Ценобий характерен для семейств Бурачниковые, Яснотковые, Вербеновые. У всех яснотковых и у многих бурачниковых при плодах сохраняется чашечка, защищающая эремы и способствующая их распространению. У некоторых бурачниковых эремы легко цепляются к одежде или шерсти животных, например у липучки и чернокорня.

Стеригма — простой верхний синкарпный многосемянный сухой дробный плод растений семейства Гераниевые, например аистника, герани, пеларгонии. После созревания плода и отделения односемянных мерикарпиев (обычно их пять, реже три-четыре) на цветоножке (плодоножке) остается **колонка**, образованная сросшимися краями плодолистиков.

Вислоплодник образуется у растений семейства Сельдереиные. При созревании этот плод распадается в плоскости срастания плодолистиков на два односемянных **мерикарпия**, которые какое-то время висят на цельном или двураздельном плодоносце — **карпофоре**, образованном сросшимися брюшными частями обоих плодолистиков (рис. 142, *Б*).

Дробная двусемянка образуется в семействе Мареновые: у подмаренника и ясенника. При созревании разделяется на два односемянных мерикарпия.

Соплодия

Соплодие — совокупность сросшихся плодов, образовавшихся из цветков одного соцветия. Иногда соплодия образуются в результате

не только раннего срастания цветков между собой, но и одновременно — их срастания с разрастающимися прицветниками и осью соцветия.

Соплодия бывают сухими и сочными.

Сухие соплодия образуются у растений семейства Маревые, например у свеклы, шпината, мари. Соплодия этих растений получили собственное название — клубочки (рис. 143, А). Состоят они из сросшихся односемянных плодов с сухим перикарпием.

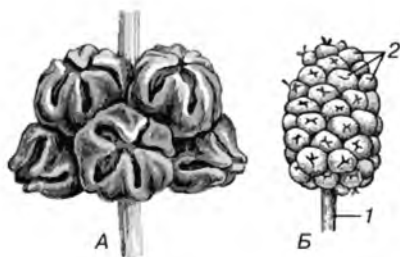


Рис. 143. Соплодия (по О.А. Коровкину, 2013):

А — сухое соплодие (клубочек) свеклы обыкновенной (*Beta vulgaris*), образованное сросшимися паракарпными орехами; Б — сочное соплодие шелковицы белой (*Morus alba*): 1 — ось соцветия, 2 — плотно сомкнутые плоды — пиренарии

Сочные соплодия встречаются чаще. Широко известны сочные соплодия шелковицы из семейства Тутовые (рис. 143, Б). Но в этом же семействе встречаются одни из самых крупных соплодий в мире — сочные соплодия хлебного дерева и джекфрута. Их соплодия образуются в результате срастания между собой плодов, околоцветников, брактей и оси соцветия. Разросшиеся ткани соплодия этих растений представляют собой однородную мучнистую мякоть. Если соплодия хлебного дерева достигают массы 10–12 кг при диаметре до 30 см, то у джекфрута они просто гиганты — длиной до 1 м и массой до 20 кг! Наиболее широко известно сочное соплодие представителя семейства Бромелиевые — ананаса. Оно, так же как и соплодие артокarpуса, образуется в результате срастания цветков, оснований прицветников и разросшейся оси соцветия.

13.2.8.3. Распространение плодов и семян

Важнейшая функция плодов — распространение семян. Более далекое расселение семян весьма ценно для вида, так как оно помогает ему заселить большую территорию и тем самым способствует наряду с другими факторами его лучшей сохранности. Плоды вместе с дру-

гими образованиями, способствующими размножению и расселению растений, принято называть *диаспорами*, а сам процесс рассеивания диаспор — *диссеминацией*.

Основные факторы распространения плодов и семян хорошо известны. Это воздушные течения (ветер), вода, животные и человек.

Распространение диаспор растений движением воздуха называют *анемохорией*. Различают четыре типа анемохории: *анемоаэрохорию*, *анемогеохорию*, *анемогидрохорию* и *анемохионохорию*.

При *анемоаэрохории* диаспоры перемешаются по воздуху. Обычно так распространяются очень мелкие диаспоры с маленькой массой, которые легко подхватываются даже самыми незначительными восходящими потоками воздуха, например семена орхидных. Так же распространяются плоды, снабженные специальными приспособлениями для парения в воздухе — летательными аппаратами (летучками) в виде волосков или крыловидных выростов. Летучки, представленные многочисленными волосками, типичны, например, для представителей семейства Астровые. Планирующие плоды, имеющие своеобразные разной формы и размера крылышки, встречаются в семействах Березовые, Кленовые, Вязовые. При этом плоды со смещенным центром тяжести могут вращаться при падении, например крылатка клена или ясеня.

При *анемогеохории* диаспоры не поднимаются в воздух, а перекачиваются ветром по поверхности почвы. Обычно это сильно вздутые плоды, отличающиеся большой парусностью, встречающиеся в семействе Бобовые, либо отделившиеся отмершие части побеговой системы, перекачивающиеся по поверхности почвы и постепенно рассеивающие диаспоры (форма перекасти-поле), известные в семействе Гвоздичные.

При *анемогидрохории* диаспоры распространяются ветром по поверхности воды. Этот способ диссеминации характерен для прибрежных и водных растений, например осок, рогоза.

Анемохионохория — распространение семян и плодов по поверхности снежного наста, она характерна для растений, обсеменение которых происходит (или продолжается) в зимнее время; например, семян — у сосны лесной, плодов — у клена американского.

Распространение плодов и семян с помощью воды типично для многих водных и болотных растений. Такой способ диссеминации называют *гидрохорией*. Плоды *гидрохоров* обычно отличаются очень плотным, непроницаемым для воды эндокарпием и относительно легким волокнистым мезокарпием, а также наличием воздухоносных полостей, обеспечивающих им необходимую плавучесть. Водой переносятся, например, семена стрелолиста обыкновенного, плоды лотоса орехоносного.

Одним из древнейших способов распространения плодов и семян является *зоохория* — диссеминация с помощью животных. Различают три типа зоохории: *эпизоохорию*, *эндозоохорию* и *синзоохорию*.

Эпизоохория — пассивный перенос животными прицепившихся к их телу плодов и семян. Для этого на плодах и семенах образуются разнообразные выросты — прицепки, с помощью которых они прикрепляются к шерсти животных. Легко это делают, например, семянки череды трехраздельной. У некоторых растений, например у бешеного огурца, семена бывают покрыты липкой слизью, что обеспечивает тот же результат.

При *эндозоохории* — самом древнем способе диссеминации семенных растений — плоды проходят через пищеварительный тракт животного, после чего семена выбрасываются с погядкой или пометом часто далеко от того места, где были съедены. Общим для всех плодов, распространяющихся эндозоохорно, является наличие съедобной ткани, которая окраской, запахом и вкусом служит аттрактантом для агентов диссеминации. Кроме этого у эндозоохоров имеется хорошая защита зародыша и запасающих тканей семени в виде одревесневшего эндосарпия и (или) прочной семенной кожуры.

Синзоохория — способ распространения плодов и семян, при котором животные активно перетаскивают плоды и семена в гнезда для поедания или в специальные кладовые в качестве запаса на зимний период. При этом часть диаспор по дороге теряется, а часть запасов может остаться неиспользованной. Обычно таким способом распространяют плоды и семена птицы, грызуны и муравьи. В зависимости от агентов диссеминации выделяют *орнитохорию* — распространение плодов и семян птицами, *мирмикохорию* — муравьями и т.д. Например, муравьи, как правило, распространяют плоды и семена, у которых имеется придаток, используемый ими в пищу; так распространяются семена печеночницы благородной и чистотела обыкновенного, плоды незабудки болотной и яснотки пятнистой.

Распространение плодов и семян, связанное с деятельностью человека, называют *антропохорией*. При этом выделяют преднамеренную антропохорию, когда диаспоры высевают с целью культивирования растений, и непреднамеренную, или случайную. Последняя может быть представлена *агестохорией*, *спейрохорией* и *эргазиохорией*. *Агестохория* — распространение семян и плодов автомобильным, железнодорожным, водным и воздушным транспортом; *спейрохория* — распространение семян и плодов сорняков вместе с посевным материалом (при плохой очистке семян культивируемых растений), *эргазиохория* — распространение диаспор сорных растений сельскохозяйственными машинами.

Контрольные вопросы

Голосемянные. Каково значение возникновения семени в эволюции растений? Что такое семязачаток? Как размножаются голосеменные растения? Какие процессы проходят в семязачатке? У каких голосеменных оплодотворение осуществляется сперматозоидами? Каково строение семени голосеменных? Какие классы выделяют среди ныне существующих голосеменных? Чем гнетовые отличаются от остальных голосеменных? Каково практическое значение хвойных растений?

Генеративные органы покрытосеменных. Что такое цветок? Какие гипотезы происхождения цветка наиболее распространены? Из каких частей состоит цветок и каковы их функции? Какие типы опыления известны? Какие приспособления препятствуют самоопылению? Где и как осуществляются в цветке процессы микро- и мегаспорогенеза? Чем представлены мужской и женский гаметофиты покрытосеменных? Где и как осуществляются в цветке процессы микро- и мегагаметогенеза? Что такое апомиксис? Каково строение семени покрытосеменных? Какие типы семян выделяют? Что такое стратификация и скарификация семян? Что такое плод? Какие принципы классификации плодов известны? Какие плоды называют сборными, дробными, членистыми? Какой плод называют пиренарием? Что такое соплодие? Какие типы распространения плодов и семян существуют?

Глава 14. СИСТЕМАТИКА ОТДЕЛА МАГНОЛИЕВЫЕ, ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, — MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE

14.1. Системы покрытосеменных и принципы классификации

Долгое время наиболее распространенной филогенетической системой покрытосеменных растений была система немецкого ботаника А. Энглера, разработанная в конце XIX в. и основанная на положениях *псевдантовой гипотезы* происхождения цветка Р. Веттштейна. Согласно этой системе, наиболее примитивными, исходными являются ветроопыляемые растения с мелкими однополыми лишенными околоцветника цветками. Детально разработанная система А. Энглера сохраняет

свое значение до наших дней. Автор системы считал однодольные более примитивными и полагал, что они были предшественниками двудольных растений.

В начале XX в. появились первые системы покрытосеменных растений, основанные на *эвантовой (стробилиарной) гипотезе* происхождения цветка. Они были разработаны Г. Галиром (1912) и Ч. Бесси (1915). В основе обеих систем лежит группа многоплодниковых растений (магнолиевые, лютиковые), т.е. растений с апокарпным гинецеем. Позднее на основе принципов этих двух систем были созданы наиболее известные сегодня системы Дж. Хатчинсона, А. Кронквиста, Р. Торна, Б. Козо-Полянского, А. Гросгейма, А. Тахтаджяна и др.

Все перечисленные авторы сходятся во мнении о *монофилетичности* покрытосеменных, первичности двудольных по отношению к однодольным, примитивности порядка Магнолиецветные, вторичности ветроопыляемых растений с редуцированными однополыми цветками. Однако многие вопросы систематики отдельных таксонов цветковых продолжают оставаться дискуссионными.

При разработке современных филогенетических систем различных таксонов цветковых растений важную роль играют эволюционно-морфологические ряды, позволяющие учитывать примитивность и продвинутость отдельных признаков. Полагают, что в филогенезе цветковых развитие ряда признаков шло в следующих направлениях.

Жизненные формы: деревья ⇒ кустарники ⇒ многолетние травы ⇒ однолетние травы.

Побег: прямостоячий ⇒ выющийся; цепляющийся ⇒ стелющийся.

Стебель: деревянистый ⇒ травянистый; без сосудов ⇒ с сосудами.

Листорасположение: очередное ⇒ супротивное или мутовчатое.

Лист: вечнозеленый ⇒ листопадный; простой с цельной пластинкой ⇒ простой с рассеченной пластинкой ⇒ сложный; жилкование перистое ⇒ пальчатое ⇒ дуговое ⇒ параллельное.

Цветок: одиночный ⇒ в соцветии; перекрестное опыление ⇒ самоопыление; энтомофилия ⇒ анемофилия; актиноморфный ⇒ зигоморфный ⇒ асимметричный; ациклический ⇒ гемициклический ⇒ циклический; цветоложе удлинненное ⇒ укороченное; с неопределенно большим числом членов ⇒ с небольшим постоянным числом членов; со свободными частями ⇒ со срастающимися частями; с апокарпным гинецеем ⇒ с ценокарпным гинецеем; завязь верхняя ⇒ полунижняя ⇒ нижняя.

Плод: апокарпный ⇒ ценокарпный.

Семя — с эндоспермом и маленьким зародышем ⇒ с эндоспермом и большим зародышем ⇒ без эндосперма.

Не существует растения, у которого все признаки были бы только примитивными или только продвинутыми. Различные органы могут находиться на разных уровнях развития у растений не только одного семейства, но и рода и даже вида. Это явление объясняется разным темпом преобразования отдельных органов в филогенезе. *Неодинаковый уровень развития разных органов организма, проявившийся в процессе их эволюции, называется законом морфологического несоответствия, или гетеробатмией.*

В отделе Покрытосеменные выделяют два класса: Магнолиописиды, или Двудольные (*Magnoliopsida*, или *Dicotyledoneae*), и Лилиописиды, или Однодольные (*Liliopsida*, или *Monocotyledoneae*). Большинство ученых сегодня сходны во мнении о первичности двудольных по отношению к однодольным. Эволюция этих двух крупных таксонов шла разными путями и привела к весьма значительным различиям между ними.

Основные различия между классами заключаются в следующем (табл. 14.1).

Таблица 14.1

Класс Магнолиописиды (Двудольные) (около 190 тыс. видов)	Класс Лилиописиды (Однодольные) (около 63 тыс. видов)
Семя	
Зародыш с двумя семядолями	Зародыш с одной семядолей
Корневая система	
Стержневая или мочковатая, система главного корня и придаточных корней, вторичное утолщение в результате деятельности камбия	Придаточная, мочковатая, вторичного утолщения корней нет (отсутствие камбия)
Стебель	
Сплошное или пучковое строение (пучки по кругу)	Пучковое строение (пучки разбросаны по всему стеблю)
Вторичное утолщение за счет деятельности камбия	Вторичного утолщения нет (отсутствие камбия)
Лист	
Простой или сложный	Простой
Жилкование перистое или пальчатое	Жилкование дуговое или параллельное
Цветок	
Четырех-, пяти-, многочленный	Трехчленный
Околоцветник двойной или простой	Околоцветник простой

Каждый из приведенных признаков, отличающий однодольные от двудольных, имеет относительное значение — судить о принадлежности растения к одному или другому классу можно только с учетом совокупности признаков. Это подтверждается тем, например, что среди двудольных встречаются растения с одной семядолей у зародыша (хотлатка, цикламен, чистяк), дуговидным жилкованием листьев (подорожник), рассеянными по стеблю закрытыми пучками (василистник, воронец, кувшинка), а среди однодольных — цветки с двойным околоцветником (триллиум).

Среди перечисленных выше систем покрытосеменных растений в нашей стране наиболее популярна система, разработанная и опубликованная А.Л. Тахтаджяном (1997). Он рассматривает цветковые как естественную монофилетическую группу растений. В основе системы лежит древнейший порядок Магнолиецветные, от предков которых могли, очевидно, произойти все ныне существующие покрытосеменные растения.

В учебном пособии эта система представлена с сокращением подклассов (табл. 14.2).

Таблица 14.2

Отдел Магнолиофиты — *Magnoliophyta*
(Покрытосеменные — *Angiospermae*, или Цветковые — *Anthophyta*)

Класс Магнолиописиды — <i>Magnoliopsida</i> (Двудольные — <i>Dicotyledoneae</i>)	Класс Лилиописиды — <i>Liliopsida</i> (Однодольные — <i>Monocotyledoneae</i>)
Подкласс Магнолииды — <i>Magnoliidae</i> Подкласс Ранункулиды — <i>Ranunculidae</i> Подкласс Кариофиллиды — <i>Caryophyllidae</i> Подкласс Гамамелидиды — <i>Hamamelididae</i> Подкласс Дилленииды — <i>Dilleniidae</i> Подкласс Розиды — <i>Rosidae</i> Подкласс Ламииды — <i>Lamiidae</i> Подкласс Астериды — <i>Asteridae</i>	Подкласс Лилииды — <i>Liliidae</i> Подкласс Арециды — <i>Arecidae</i>

**14.2. Класс Магнолиописиды — *Magnoliopsida*,
или Двудольные — *Dicotyledoneae***

Класс Двудольные состоит из 11 подклассов, 429 семейств, около 10 тыс. родов и более 190 тыс. видов. В учебном пособии представлены сведения лишь о некоторых семействах ряда подклассов, имеющих наибольшее распространение и практическое значение.

14.2.1. Подкласс Магнолииды (Magnoliidae)

Магнолииды — наиболее древние и примитивные из современных цветковых. Это подтверждается преобладанием среди них вечнозеленых деревьев, отсутствием сосудов у растений некоторых тропических родов, семенами с маленьким зародышем и хорошо развитым эндоспермом, примитивными признаками строения цветка (удлиненным цветоложем, неопределенно большим числом спирально располагающихся элементов околоцветника, тычинок и пестиков). Полагают, что вымершие магнолииды дали начало остальным ветвям цветковых растений. Подкласс состоит из 40 семейств наиболее архаичных покрытосеменных.

Семейство Магнолиевые (*Magnoliaceae*). Включает 14 родов и 240 видов. Большая часть видов встречается в субтропиках Северного полушария: в Юго-Восточной Азии и приатлантических регионах Северной и Центральной Америки. Такой разорванный (дизъюнктивный) ареал — дополнительное подтверждение древности таксона. В России в естественных условиях растет лишь один вид — магнолия обратно-йцевидная (*M. obovata*), встречающаяся на острове Кунашире.

Жизненные формы представлены в основном вечнозелеными деревьями и кустарниками. Побеги с очередным листорасположением и простыми листьями с цельной пластинкой. Прилистники крупные, рано опадающие.

Цветки одиночные, актиноморфные, с простым (редко двойным) околоцветником. Ациклические или (редко) гемициклические. Пестики с сидячим рыльцем, располагающимся на верхушке брюшного шва плодолостика. Плод — многолистовка или многоорешек.

Магнолиевые — ценные декоративные растения.

Род магнолия (*Magnolia*) представлен более чем 50 видами, встречающимися по всему ареалу семейства. Наиболее известна магнолия крупноцветковая (*M. grandiflora*) родом из Северной Америки, которую широко выращивают как декоративное растение в субтропиках (рис. 144).



Рис. 144. Магнолия крупноцветковая (*Magnolia grandiflora*)

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

А — цветок; Б — диаграмма цветка;
В — многолистовка

Это красивое вечнозеленое дерево с большими ароматными белыми цветками. Формула цветка: $*P_{\infty}A_xG_{\infty}$. Плод — похожая на шишку многолистовка. В каждой листовочке образуется от двух до шести семян с красной семенной кожурой.

Тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*) — ценное декоративное растение субтропиков с необычными по форме (четырёхлопастными) листьями и крупными, похожими на цветок тюльпана зеленовато-желтыми цветками.

14.2.2. Подкласс Ранункулиды — Ranunculidae

Небольшой подкласс, включающий 13 семейств. Ранункулиды достаточно близки к магнолиидам, но отличаются от них рядом продвинутых признаков: преобладанием трав, отсутствием бессосудистых форм, простыми перфорациями у сосудов. Ранункулиды представлены в основном многолетними травами с гемициклическими и циклическими цветками.

Семейство Лютиковые (*Ranunculaceae*). В семействе насчитывается 66 родов и более 2 тыс. видов, распространенных, как правило, в зонах умеренного и холодного климата Северного полушария. Лютиковые растут повсеместно, но чаще встречаются на лугах и в лесах. В основном они представлены многолетними травами, редко — однолетними (чернушка — *Nigella*). Род ломонос (*Clematis*) представлен лианами и полукустарниками. Листорасположение очередное, иногда супротивное или мутовчатое. Листья простые, с цельной или в различной степени рассеченной пластинкой, без прилистников (рис. 145).

Цветки обычно собраны в цимбидные или ботрические соцветия, редко — одиночные. Они обоеполые, актиноморфные. Зигоморфные цветки встречаются у трех родов: сокирок (*Consolida*), аконита (*Aconitum*) и живокости (*Delphinium*). В остальном строение цветков отличается удивительным разнообразием, что пытаются объяснить нахождением родов семейства на разных этапах эволюции. Наиболее примитивны ациклические цветки с неопределенно большим числом листочков околоцветника, тычинок и пестиков, похожие этим на цветки магнолиевых, как, например, у купальницы (*Trollius*) — $*P_{\infty}A_xG_{\infty}$. Для лютика (*Ranunculus*) типичны гемициклические цветки ($*Ca_5Co_5A_xG_{\infty}$), а для водосбора (*Aquilegia*) — циклические ($*Ca_5Co_5A_{5+5+\dots+5}G_5$).

Околоцветник бывает простым венчиковидным, как у ломоноса и ветреницы (*Anemone*), и может состоять из неопределенно большого или постоянного числа листочков. Двойной околоцветник характерен



Рис. 145. Лютиковые (по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитько, 1990, с изм.):

А — лютик едкий (*Ranunculus acris*): 1 — лепесток (а — нектарная ямка в основании лепестка); 2 — цветок с удаленным околоцветником (а — гинеей, б — андроцей); 3 — плодик (орешек); Б — сокирки полевые (*Consolida regalis*): 1 — цветок со шпорцем; 2 — плоды (листовки)

для лютика и чистяка (*Ficaria*). В цветках аконита, живокости и сокирок яркоокрашенная чашечка выполняет функции венчика, так как лепестки превратились в нектарники. У некоторых лютиков выражено приспособление к анемофилии. Например, у василистника (*Thalictrum*) маленькие цветки собраны в многоцветковое соцветие, а листочки их невзрачного простого околоцветника опадают при распускании цветка.

Андроцей обычно состоит из большого числа свободных тычинок. Гинеей у большинства растений апокарпный, но он может быть олигомерным (аконит, водосбор, живокость) и состоять из трех или пяти плодолистиков. У сокирок и воронца (*Actaea*) гинеей монокарпный, а у чернушки — гемисинкарпный (пестик образован пятью не полностью сросшимися плодолистиками).

Плоды у большинства лютиков представлены многолистовками или многоорешками. Олигомерные листовки типичны для аконита, водосбора и живокости. Простая листовка образуется у сокирок, а необычная сочная (ягодовидная) листовка — у воронца. Плод чернушки — гемисинкарпная коробочка.

Подавляющее большинство лютиковых — ядовитые растения, содержащие алкалоиды и гликозиды. Ценные лекарственные растения:

горицвет (*Adonis*), морозник (*Helleborus*), клопогон даурский (*Cimicifuga daurica*), василистник и др. Декоративные растения: водосбор, ветреница, ломонос, сон-трава (*Pulsatilla*) и др.

Семейство Маковые (*Papaveraceae*). В семейство входят 24 рода и 250 видов, представленных в основном многолетними и однолетними травами. Кустарники, полукустарники и особенно деревья встречаются редко. Обитают в умеренных и субтропических районах главным образом Северного полушария. Побеги с очередным листорасположением. Листья простые с рассеченной или (реже) цельной пластинкой, без прилистников. Имеются членистые млечники с белым, желтым, оранжевым или красным млечным соком, содержащим алкалоиды.

Цветки верхушечные, одиночные или собранные в кистевидные соцветия, обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником. Два свободных чашелистика опадают при распускании цветка. Венчик состоит из четырех свободных лепестков. Андроцей братственный, тычинок много. Гинецей паракарпный, пестик образован двумя или несколькими плодолистиками. Завязь верхняя. Рыльце сидячее. Формула цветка: $*Ca_2Co_{2+2}A_x\overline{G}_{(2-\infty)}$. Плод — коробочка, вскрывающаяся дырочками, реже — стручковидная коробочка (чистотел — *Chelidonium*). Семена мелкие, многочисленные, с маслянистым эндоспермом и маленьким зародышем.

Мак (*Papaver*) — род, насчитывающий до 120 видов однолетних и многолетних трав. Однолетний мак снотворный (*P. somniferum*) известен только в культуре и как сорное растение. Побеги сизые от воскового налета. Цветки одиночные, крупные, с опадающей при раскрытии цветка чашечкой. Лепестки бледно-фиолетовые, бледно-розовые, белые, реже красные с темным пятном в основании. Семена содержат до 50% жирного, быстро высыхающего масла, которое используется в кондитерской, парфюмерной и лакокрасочной промышленности. В млечном соке много ценных алкалоидов, применяемых в медицине. Выращивание запрещено законом. Широко культивируют красивоцветущий многолетний мак восточный (*P. orientale*).

Чистотел (*Chelidonium*) — монотипный род, состоящий всего из одного вида — чистотела большого (*Ch. majus*). Многолетнее стержнекорневое растение, распространенное в европейской части России и в Сибири. Имеет лекарственное значение. Как декоративное растение культивируют североамериканский однолетник эшшольцию калифорнийскую (*Eschscholzia californica*).

14.2.3. Подкласс Кариофиллиды — Caryophyllidae

В подкласс входят три порядка и 19 семейств. Большинство представителей — травы и полукустарнички, но встречаются кустарники и невысокие деревья. У многих растений в ходе эволюции выработались приспособления к обитанию в засушливых условиях — пустынях и полупустынях (семейство Кактусовые). Цветки в основном обоеполые циклические, чаще с простым околоцветником. Вероятно, кариофиллиды произошли от древних ранункулид.

Семейство Маревые (*Chenopodiaceae*). В семействе насчитывается более 100 родов и около 1,5 тыс. видов, распространенных по всему земному шару. Особенно типичны маревые для степных и пустынных областей. За их пределами представлены обычно рудеральными растениями и сорняками. Наибольшее разнообразие видов встречается в засушливых областях Австралии, Южной Америки, Центральной Африки, а также в Средиземноморье и полупустынях Средней Азии. В пустынях, на солончаках и солонцах, где другие растения выжить не могут, растут маревые: виды анабазиса (*Anabasis*), солянки (*Salsola*), шведки (*Suaeda*), солероса (*Salicornia*).

Маревые — многолетние и однолетние травы, реже полукустарники, кустарники и небольшие деревья с атипичным анатомическим строением стеблей и корней (поликамбиальность). Листья очередные, реже супротивные, простые, без прилистников, у многих растений редуцированы до чешуй или сильно утолщены.

Цветки мелкие, актиноморфные, с простым чашечковидным околоцветником, обоеполые или раздельнополые, находятся в агрегатных соцветиях: плотные клубочки (цимоиды) собраны в метельчатые или колосовидные соцветия. Андроей братственный, состоящий из пяти тычинок, гинецей — ценокарпный, состоящий из двух — пяти плодolistиков, завязь верхняя. Формула цветка: $*P_5A_5G_{(2-5)}$. Плод односемянный, ореховидный, опадает вместе с чашечковидным околоцветником. Доли околоцветника могут разрастаться, формируя пленчатые крыловидные (у солянки) или крючковидные придатки. Семена с периспермом (эндосперма нет) и сильно изогнутым зародышем, окружающим кольцом перисперма.

Свекла (*Beta*). Род включает 13 видов, из которых наибольшую ценность представляет свекла обыкновенная (*B. vulgaris*). Свекла — двулетнее растение, у которого в первый год жизни главный побег развивается в виде прикорневой розетки, а главный корень участвует в образовании крупного корнеплода (рис. 146). На второй год у растения формируется разветвленная побеговая система высотой до 1,5 м, на которой

образуются колосовидные агрегатные соцветия, состоящие из клубочков. В каждом клубочке — от двух до восьми цветков с простым чашечковидным околоцветником. Формула цветка свеклы: $*P_5A_5G_{(2-3)}$. Односемянные ореховидные плоды срастаются между собой, образуя соплодие, которое тоже называют клубочком. Широко культивируют свеклу столовую и кормовую (*B. v. var. rubra*). Менее популярна листовая свекла, или мангольд (*B. v. var. cicla*). Наибольшие площади занимают посевы сахарной свеклы (*B. v. var. altissima*), которая способна накапливать в корнеплодах до 24% сахара.



Рис. 146. Свекла обыкновенная (*Beta vulgaris*)

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

- 1 — верхняя часть корнеплода; 2 — генеративный побег; 3 — фрагмент соцветия;
4, 5 — цветок; 6 — диаграмма цветка; 7 — соплодие (клубочек)

Шпинат посевной (*Spinacia oleracea*) — ценное овощное однолетнее двудомное растение. У мужских растений образуются метельчатые соцветия, у женских — цветки формируются в пазухах листьев репродуктивной удлиненной части побега. В листьях содержатся до 4% белка, 0,5% жира, много витамина С, витамины группы В, многие другие витамины, накапливаются редко встречающиеся в других овощных культурах фолиевая и пантотеновая кислоты.

Род марь (*Chenopodium*) насчитывает более 200 видов трав с обоеполыми цветками, растущими по всему земному шару. Наиболее распространенным и злостным сорняком считается однолетняя марь белая (*C. album*). В Андах марь квиноа (*Ch. quinoa*), а в Гималаях марь степная (*Ch. murale*) возделывались местными жителями как хлебные растения. Их семена содержат много крахмала, белка и жира.

Лебеда (*Atriplex*) — род, объединяющий около 225 видов однолетних и многолетних трав, а также полукустарников. По внешнему виду лебеда похожа на марь и отличается от нее однополыми цветками и остающимися при плодах прицветниками. В роде встречаются злостные сорняки, лекарственные, красильные, кормовые и съедобные растения.

Солянка (*Salsola*) — род, включающий около 120 видов растений, обитающих, как правило, на засоленных почвах. В России произрастает 62 вида, представленных в основном однолетними растениями. Плоды солянок имеют выросты в виде крылышек или гребней, способствующих их распространению. У многих солянок при созревании семян побеговая система шарообразно скручивается и, отламываясь, катится по почве (перекати-поле). Кормовое растение.

Ежовник безлистный, или итсигек (*Anabasis aphylla*), — невысокий полукустарник с безлистными побегами, содержит до 5% алкалоидов, в том числе анабазин. Это сильноразветвленное растение используют для получения лекарственных и инсектицидных препаратов.

На полупустынных и пустынных пастбищах ценится кохия, или прутняк (*Kochia prostrata*), которая пользуется большой популярностью и как декоративное растение.

Семейство Гречишные (*Polygonaceae*). В семействе около 40 родов и до 800 видов, представленных многолетними и однолетними травами, реже лианами, кустарниками и небольшими деревьями. Гречишные — космополиты, т.е. они распространены по всему земному шару. Наибольшее разнообразие видов встречается в Центральной и Южной Америке. В Северном полушарии преобладают травы.

Побеги с очередным или (редко) супротивным листорасположением. Узлы стебля могут быть несколько вздутыми. Листья простые, с цельной пластинкой. Прилистники сростаются в раструб, охватывающий основание вышележащего междоузлия. Раструб самого молодого листа защищает верхушечную почку, а раструб зрелого листа — пазушную. Строение раструба имеет систематическое значение. Встречаются кустарники с видоизмененными побегами, выполняющими функции листьев, — кладодиями (мюленбеккия — *Muchlenbeckia*).

Цветки мелкие, актиноморфные, обоеполые или однополые, обычно циклические. Растения однодомные или двудомные. Цветки собраны в компактные цимозные соцветия, которые объединены в верхушечные или пазушные агрегатные соцветия — колос, головку или метелку. Простой околоцветник состоит из трех — шести свободных или сросшихся листочков, расположенных в два круга. У ветроопыляемых растений — чашечковидный, у насекомоопыляемых — венчиковидный. Андроцей братственный, от шести до девяти тычинок находятся в разных кругах. Гинецей — ценокарпный, образован обычно тремя, реже двумя — четырьмя плодолистиками; завязь верхняя. Плод — орех. Околоцветник обычно остается при плодах, обеспечивая их распространение ветром. Из-за маленького размера плод гречишных часто неверно называют орешком (орешек — плодик апокарпного плода — многоорешка). Единственное семя с хорошо развитым мучнистым эндоспермом.

Космополитный род горец (*Polygonum*) объединяет до 200 видов растений разных жизненных форм. Отличается пятичленным околоцветником. В роде много сорных и рудеральных растений: горец выюнковый (*P. convolvulus*) с выющимися побегами, горец почечуйный (*P. persicaria*), горец перечный (*P. hydropiper*) и др. Горец выюнковый особенно докучает посевам злаков — оплетая побеги хлебных культур, он вызывает их полегание. По вытаптываемым местам (вдоль дорог, по пастбищам) быстро разрастается однолетний горец птичий, или спорыш (*P. aviculare*), — кормовое растение.

У горца живородящего (*P. viviparum*) в соцветиях часть цветков превращается в бульбочки, с помощью которых он размножается вегетативно.

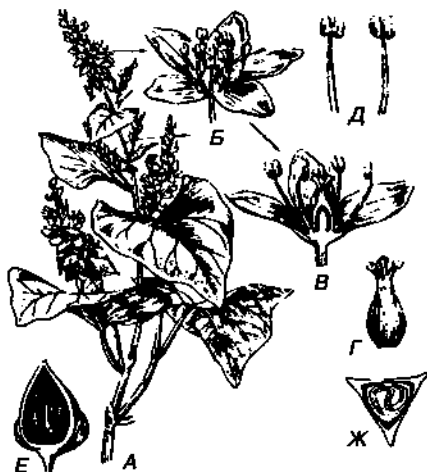
Род гречиха (*Fagopyrum*) происходит из Центральной Азии. К нему относится одна из наиболее ценных зерновых культур — гречиха съедобная (*F. esculentum*). Это однолетнее растение с красноватым стеблем и сердцевидно-стреловидными листьями (рис. 147). Ароматные цветки с белым или розовым околоцветником собраны в пазушные кистевидные соцветия. Формула цветка: $*P_5A_{5+3}G_{(3)}$. Для цветков типична гетеростилия. Нектарники располагаются в основании тычинок.

Плод — верхний лизикарпный орех, трехгранный, темно-коричневый, серый или черный, размером 3–4 мм. В семени содержится до 18% белка, до 35% жира, соли железа, фосфора, кальция, витамины группы В, яблочная и лимонная кислоты.

Гречиха — ценнейшее пищевое, медоносное и лекарственное растение.

Рис. 147. Гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum*)
(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко, 1990, с изм.):

А — генеративный побег; Б — цветок;
В — цветок в разрезе; Г — пестик;
Д — тычинки; Е, Ж — плод
на продольном и поперечном срезах



Род щавель (*Rumex*) — космополитный род. Отличается двухкруговым шестилистным околоцветником, остающимся при плодах, и двухкруговым андроцеом, состоящим из шести тычинок. Околоцветник способствует переносу плодов ветром, водой или животными, к шерсти которых они пристают. Щавель кислый (*R. acetosa*) — многолетнее овощное двудомное растение. Ради сочных и мясистых черешков листьев выращивают ревень обыкновенный (*R. rhubarbarum*).

14.2.4. Подкласс Дилленииды — Dilleniidae

Подкласс содержит 97 семейств (один из наиболее крупных) и объединяет как архаичные, так и продвинутые семейства. Деревья, кустарники и травы с простыми листьями с прилистниками и (или) без них. Цветки обычно с двойным околоцветником и ценокарпным (реже апокарпным) гинецеом, нижней или верхней завязью. Плоды разнообразны. Прimitивные представители считаются связующим звеном между подклассами Магнолииды и Розиды. Наибольшее практическое значение имеют представители семейств: Капустные (*Brassicaceae*), Тыквенные (*Cucurbitaceae*), Чайные (*Theaceae*), Актинидиевые (*Aktinidiaceae*), Вересковые (*Ericaceae*).

Семейство Тыквенные (*Cucurbitaceae*). Семейство включает 90 родов и около 700 видов в основном тропических и субтропических растений, живущих в обоих полушариях. В холодных и умеренных зонах встречаются лишь отдельные виды (в России — всего три дикорастущих вида). Большинство представителей — однолетние травы с лазающими или

стелющимися побегами. Встречаются многолетние травы, лианы, кустарники и даже небольшие деревья (огуречное дерево — *Dendrosicyos socotrana* из африканской пустыни Сокотра).

Побеги часто с полыми стеблями и очередным листорасположением. Листья простые, без прилистников, с цельной или рассеченной пластинкой и пальчатым жилкованием. Типичны усики побегового происхождения. Анатомическая особенность — биколлатеральные пучки.

Крупные однополые актиноморфные цветки собраны в пазушные соцветия, которые часто редуцируются до одного цветка. Растения однодомные, реже — двудомные. Цветки пятичленные, лишь гинецей — трехчленный. Венчик, как правило, желтый, колесовидный, реже — колокольчатый. В мужском цветке андроцей представлен пятью тычинками с короткими тычиночными нитями и пыльниками, отличающимися своеобразной извилистой формой. У большинства растений андроцей трехбратственный, реже однобратственный (тыква — *Cucurbita*) или братственный (многобратственный). Формула мужского цветка: $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(2),(2),1}$. Пыльца мужских цветков привлекает насекомых-опылителей (тыквенные — энтомофильные растения).

В женском цветке — один пестик, образованный тремя сросшимися плодолистиками (паракарпный гинецей) и нижней завязью. К завязи прирастает цветочная трубка (сросшиеся и разросшиеся основания чашелистиков, лепестков и тычинок). В результате интенсивного разрастания плацент и смыкания их в центре завязи последняя становится трехгнездной. Гнезда обычно быстро заполняются продолжающимися разрастаться плацентами и многочисленными семязачатками. Формула женского цветка: $*Ca_{(5)}Co_{(5)}G_{(3)}$.

Типичный плод — тыква, редко встречается ягода. Кроме цветочной трубки в формировании плода принимает участие цветоложе. Это хорошо выражено у так называемых декоративных тыкв, у плодов которых часть, сформировавшаяся из цветоложа, обычно более широкая и иначе окрашена.

Семя без эндосперма и перисперма, с толстой и прочной семенной кожурой.

Тыква (*Cucurbita*) — род, насчитывающий около 25 видов травянистых однолетних растений. Родина тыквы — Центральная Америка. Для тыквы типичны ветвящиеся усики, лишь наполовину срастающиеся лепестки венчика, однобратственный андроцей и очень крупные плоды. Плоды тыквы большой, или крупноплодной (*C. maxima*), — самые крупные плоды в мире цветковых растений. Они могут достигать массы 300 кг и более. Обычно в нашей стране кроме тыквы крупно-

плодной, и значительно чаще ее, выращивают тыкву обыкновенную (*C. pepo*), представленную многообразием сортов и гибридов ее разновидностей — кабачка и патиссона.

Арбуз (*Citrullus*) — род, объединяющий четыре вида. Родина арбуза — засушливые регионы тропической и субтропической Африки и Южной Азии. Арбуз — однолетнее растение со стелющимися побегами длиной до 5 м. Ветвящиеся усики способны внедряться в почву, закоривая побеги и позволяя им противостоять действию ветров. Листья с глубокорассеченной пластинкой. Цветки с колесовидным сильнорассеченным венчиком. Обычно культивируют арбуз обыкновенный (*Citrullus vulgaris*) с шаровидными или овальными зелеными тыквами, часто с продольными темными полосами, массой до 12 кг.



Рис. 148. Огурец посевной (*Cucumis sativus*)

(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко, 1990, с изм.):

А — генеративный побег; Б — женский и мужской цветки; В — тычинки;

Г — тыква (поперечный разрез)

Огурец (*Cucumis*) — род, представленный 30 видами, встречающимися в Азии и Африке. Родина выращиваемого по всему миру огурца посевного (*C. sativus*) — Индия. Огурец посевной — однолетняя травянистая лиана с лазающими побегами длиной до 5–6 м (рис. 148)

и неветвящимися усиками. Огурец — однодомное растение, у которого женские и мужские цветки образуются в пазухах разных листьев. Мужские собраны в щитковидные соцветия, женские располагаются по одному или по два-три.

В условиях тропиков и субтропиков выращивают дыню (*Cucumis melo*), возделывают чайот, или мексиканский огурец (*Sechium edule*), — многолетнюю лиану с односемянными тыквами и съедобными корневыми клубнями. Из плодов люффы (*Luffa*) извлекают густую сеть склеренхимных волокон проводящих пучков и используют ее в качестве натуральных мочалок или материала для производства летних шляп. Из плодов некоторых видов тыквы, например лагенарии, или тыквы-горлянки (*Lagenaria*), изготавливают посуду.

Семейство Капустные (*Brassicaceae*), или Крестоцветные (*Cruciferae*). В семействе 350 родов и около 3 тыс. видов, распространенных главным образом во внутропических областях Северного полушария, особенно в Средиземноморье, Передней и Средней Азии.

Капустные — многолетние или однолетние травы (крайне редко кустарники и полукустарники). Среди больших семейств покрытосеменных растений капустные имеют наибольший процент однолетников. Побеги с очередным листорасположением; листья простые, без прилистников, часто с лировидно-перисторассеченной пластинкой. Побеги обычно опушены одноклеточными или многоклеточными железистыми волосками. Резкий запах и горьковатый вкус придают капустным серосодержащие гликозиды, например синигрин.

Соцветия довольно однообразны и представлены обычно простыми, двойными или тройными кистями. У многих растений соцветия разиваются в течение всего периода вегетации. Поэтому в них имеются и уже раскрывшиеся плоды, и еще не распустившиеся бутоны. Капустные легко отличаются от остальных покрытосеменных специфическим строением цветка, одинаковым у всех представителей семейства. Цветки актиноморфные, обоеполые, с двойным околоцветником. Чашечка состоит из четырех свободных чашелистиков, расположенных в два круга, венчик — из четырех белых или желтых (редко розово-фиолетовых) свободных лепестков, располагающихся в один круг и чередующихся с чашелистиками. Андроей братственный, четырехсильный; состоит из шести тычинок: двух коротких внешнего (нижнего) круга и четырех длинных — внутреннего (верхнего). Нектарники располагаются в основании коротких тычинок.

Гинецей паракарпный, пестик образован двумя плодолистиками, завязь верхняя. Вследствие разрастания плацент завязь разделена на два

гнезда. Формула цветка: $*Ca_{2+2}Co_4A_{2+4}\underline{G}_{(2)}$. Капустные опыляются насекомыми, для многих типична протерогиния. Плод — стручок, раскрывающийся двумя створками снизу вверх. Семена находятся на перегородке, образованной разросшимися плацентами. Короткие стручки овальной или округлой формы (длина менее чем в 4 раза превосходит ширину) называют стручочками (лунник оживающий — *Lunaria rediviva*, пастушья сумка — *Capsella bursa-pastoris*, ярутка полевая — *Thlaspi arvense*). Стручочки могут быть очень крупными, например у лунника.

Редко встречаются членистые стручки, которые распадаются при созревании на односемянные членики (дикая редька — *Raphanus raphanistrum*), или односемянные (ореховидные), как, например, у вайды (*Isatis*) и свербиги (*Bunias*). Семена без эндосперма и перисперма.

Среди культивируемых растений особое место занимает род капуста (*Brassica*), к которому относятся капуста, брюква и репа. Род включает 50 видов двулетних трав с желтыми цветками и стручками с хорошо выраженным цилиндрическим носиком.

Капуста огородная (*Brassica oleracea*) родом с побережья Средиземного моря. Наиболее распространенная в мире капуста кочанная (*B. o. var. capitata*) произошла скорее всего из капусты листовой (*B. o. var. acephala*), не образующей кочана и, очевидно, наиболее близкой к дикорастущим исходным формам.

У кочанной капусты в первый год жизни главный побег развивается как розеточный. Уже в середине лета у него начинает формироваться кочан — сильно разрастающаяся верхушечная почка. На второй год жизни из почек, находящихся в пазухах листьев кочана, формируются мощные боковые побеги высотой до 2 м, на которых образуются многоцветковые соцветия. После созревания семян растение погибает. Ценность белокочанной капусты объясняется наличием в ней индольно связанной формы аскорбиновой кислоты (витамина С), которая считается самой устойчивой. У салатной краснокочанной капусты листья окрашены антоцианом в фиолетовый цвет.

Капуста савойская (*B. o. var. sabauda*) отличается от капусты кочанной сильно гофрированными листьями, которые пригодны только для употребления в свежем виде. Особенно богата белками и витамином С капуста брюссельская (*B. o. var. gemmifera*). Богатый сахарами и витаминами надземный стеблевой клубень формируется у растений еще одной разновидности капусты огородной — капусты кольраби (*B. o. var. gongyloides*).

У однолетней цветной капусты (*B. o. var. botrytis*) родом из Средиземноморья в пищу используют соцветие с разросшимися осями и недо-

развитыми цветками. У капусты брокколи (*B. cauliflora*) в пищу используют относительно рыхлые соцветия, в которых вполне сформированы зеленые бутоны цветков.

В последнее время широкую популярность (особенно в зимой) приобрело однолетнее салатное растение — капуста пекинская (*B. pekinensis*). У этой капусты длинные (до 60 см) листья собраны в рыхлый кочан.

Редька посевная (*Raphanus sativus*) известна только в культуре (рис. 149). Ее выращивали еще в Древнем Египте, Греции и Риме. Двухлетнее растение, образующее корнеплод в первый год жизни. Так как у большинства сортов корнеплод образуется только при коротком дне, семена высевают обычно во второй половине лета. В корнеплоде содержится неустойчивый гликозид, который, расщепляясь при контакте с воздухом, образует эфирные масла, придающие редьке жгучий вкус. Разновидностью редьки является однолетний редис (*R. s. var. radicola*) с клубнем гипокотильного происхождения.

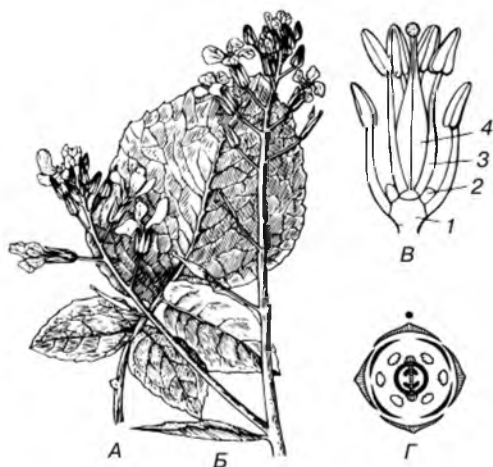


Рис. 149. Редька посевная (*Raphanus sativus*)

(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитько, 1990, с изм.):

А — прикорневой лист; Б — генеративный побег; В — цветок с удаленным околоцветником; Г — диаграмма цветка: 1 — цветоложе; 2 — нектарник; 3 — тычинка; 4 — пестик

Репа, турнепс (*Brassica rapa*) — одно из самых первых возделываемых человеком пищевых растений. Известна только в культуре. Родиной репы считают Средиземноморье и Азию (два центра происхождения). Репой принято называть столовые — менее урожайные, но более

сладкие сорта, турнепсом — кормовые. Весьма холодостойкая культура, которую можно выращивать даже за Полярным кругом.

Брюква, рапс (*Brassica napus*) — холодостойкие и урожайные культуры. Двулетняя брюква (*B. n. var. esculenta*) в первый год жизни образует крупные корнеплоды, формирующиеся в основном за счет гипокотилия, в которых содержится до 10% сахара, до 1,5% белка, витамин С, каротин. В пищу используют корнеплоды, на корм — корнеплоды и листья. Однолетний рапс (*B. n. var. oleifera*) с высокими обильно ветвящимися побегами выращивают как кормовое и как масличное растение.

Многие капустные выращивают в качестве сидератов (зеленого удобрения), например капусту сарептскую (*B. juncea*), горчицу белую (*Sinapis alba*) и капусту, или горчицу, черную (*Brassica nigra*). Все они считаются и хорошими медоносами. В качестве лекарственных растений применяют капусту белокочанную, редьку, горчицу, хрен (*Armoracia rusticana*).

Как декоративные растения выращивают бурачок (*Alyssum*), вечерницу (*Hesperis*), левкой (*Matthiola*).

Среди капустных много однолетних сорняков: пастушья сумка, ярутка полевая, дикая редька (*Raphanus raphanistrum*), клоповник (*Lepidium*), гулявник (*Sisymbrium*) и др. Сурепица обыкновенная (*Barbarea vulgaris*) — распространенный двулетний сорняк, который часто ведет себя как однолетник или многолетник.

Семейство Мальвовые (*Malvaceae*). В семейство входят 85 родов и более 1,5 тыс. видов, представленных деревьями, кустарниками и многолетними и однолетними травами. Растения тропиков и субтропиков, лишь немногие травы растут в условиях умеренного климата. В России встречается более 80 видов травянистых растений, относящихся к 12 родам. Побеги с очередным листорасположением. Листья простые, с рано опадающими прилистниками, с пальчато-лопастной или пальчато-раздельной пластинкой. Молодые побеги покрыты многочисленными звездчатыми волосками. В коре развиты лубяные волокна. В паренхиме коры и сердцевины много слизевых клеток.

Цветки одиночные или собраны в цимOIDные соцветия разных типов. Относительно крупные цветки актиноморфные, циклические, с двойным околоцветником. Чашечка из пяти сросшихся чашелистиков с *подчашием*, образованным верхушечными листьями (у подчашия иное происхождение, чем у розовых). Венчик из пяти свободных лепестков (иногда они сростаются основаниями). Наружный круг тычинок редуцирован. Тычинки внутреннего круга расщеплены вдоль и сростаются тычиночными нитями в трубку. Гинецей синкарпный. Пестик образо-

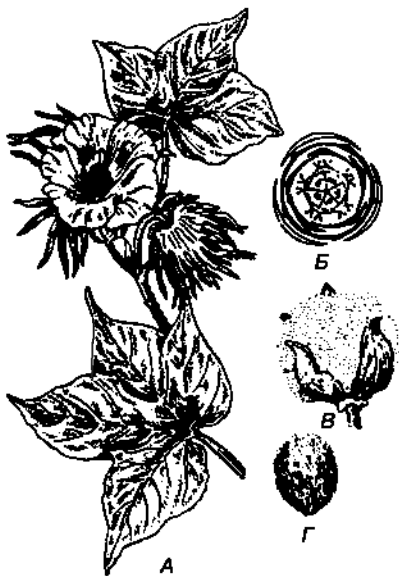


Рис. 150. Хлопчатник (*Gossypium* sp.)
(по И.И. Андресовой, Л.С. Родман,
1999, с изм.);

- А — генеративный побег;
Б — диаграмма цветка;
Б' — раскрывшаяся коробочка;
Г — семя

ван обычно пятью плодолистиками (их может быть два-три или много). Завязь верхняя. Плод коробочка, раскрывающаяся створками (хлопчатник — *Gossypium*), или дробная коробочка, распадающаяся на мерикарпии (мальва — *Malva*). Мерикарпии приспособлены к зоохории: они могут быть покрыты клейкими волосками, цепкими шетинками или шипами. Семена с остаточным эндоспермом.

Во флоре России обычны мальва лесная (*M. sylvestris*), мальва низкая (*M. pumila*), мальва незамеченная (*M. neglecta*), хатма тюрингская (*Lavatera thuringiaca*). В степной зоне встречается алтей лекарственный (*Althaea officinalis*).

Хлопчатник (*Gossypium*) — род, насчитывающий более 60 видов, представленных в основном кустарниками высотой до 3 м с пальчато-лопастными или пальчато-раздельными листьями (рис. 150).

Культивируют несколько видов хлопчатника, которые выращивают как однолетнюю культуру.

Цветок цветет всего один день, а продолжительность цветения всего растения растягивается на несколько недель. После опыления околоцветник опадает вместе с тычинками. Типично самоопыление. Формула цветка: $*C_{3+(5)}C_{5}A_{\infty}G_{(5)}$. Плод коробочка с большим числом семян, вскрывающаяся створками. На кожуре семени образуется до 7 тыс. одноклеточных белых или желтоватых волосков длиной до 6 см. Волоски состоят из чистой целлюлозы, покрытой снаружи кутином. После удаления кутина получают гигроскопическую вату. Из семян получают хлопковое масло, имеющее в основном техническое значение.

Культивируют три вида хлопчатника: наиболее распространенный упланд (*G. hirsutum*) — средневолокнистый, родом из Мексики, гуза (*G. herbaceum*) — коротковолокнистый, родом из Средней Азии и Ирана, и египетский (*G. peruvianum*) — длиноволокнистый, родом из Перу.

Гибиск (*Hibiscus*) — род, представленный 250 видами тропических и субтропических деревьев и кустарников. Хозяйственную ценность имеет кенаф, или «бомбейская пенька» (*H. cannabinus*), — прядильное растение родом из Индии. Как овощи едят молодые коробочки африканского растения бамии (*H. esculentus*). Как декоративные в помещениях выращивают китайский розан (*H. rosa-sinensis*), а в открытом грунте — шток-розу розовую (*Alcea rosea*).

14.2.5. Подкласс Розиды — Rosidae

Розиды — большой подкласс, включающий 170 семейств. В нем представлены все жизненные формы. Побеги обычно с очередным листорасположением. Листья — простые или сложные, с прилистниками или без них. Цветки обычно циклические, с двойным околоцветником. Плоды очень разнообразны. Семена с остаточным эндоспермом или без него. Полагают, что розиды произошли от магнолиид, так как их сближает ряд примитивных признаков, наблюдаемых у наиболее архаичных розид. Среди них: полисимметричный цветок со свободнолепестным венчиком, полимерный апокарпный гинецей, многочленный братственный андроцей. В то же время у продвинутых представителей этого класса можно обнаружить моносимметричный спайнолепестный венчик, ценокарпный гинецей не только с верхней, но и с нижней завязью, состоящий из небольшого числа тычинок андроцей.

Семейство Розовые (*Rosaceae*). Семейство включает 100 родов и не менее 3 тыс. видов, распространенных по всему земному шару, но преимущественно в Северном полушарии — от субтропиков до Арктики. Представлен весь спектр жизненных форм: вечнозеленые и листопадные деревья, кустарники, полукустарники, лианы, многолетние травы; лишь однолетние травы встречаются редко. Побеги с очередным или, очень редко, супротивным листорасположением. Листья простые или сложные, с прилистниками, которые могут прирастать к основанию черешка, редко — без прилистников. Цветки одиночные или собранные в соцветия разных типов. Актиноморфные циклические обоеполые цветки обычно имеют хорошо выраженный гипантий разной формы: плоский, конусообразный, бокаловидный. При созревании семян гипантий, как правило, становится сочным, мясистым, яркоокрашенным, что способствует распространению плодов животными (земляника, рябина, шиповник).

Околоцветник двойной. Чашелистиков и лепестков обычно по пять (реже по четыре и более). У многих растений чашечка с подчашием,

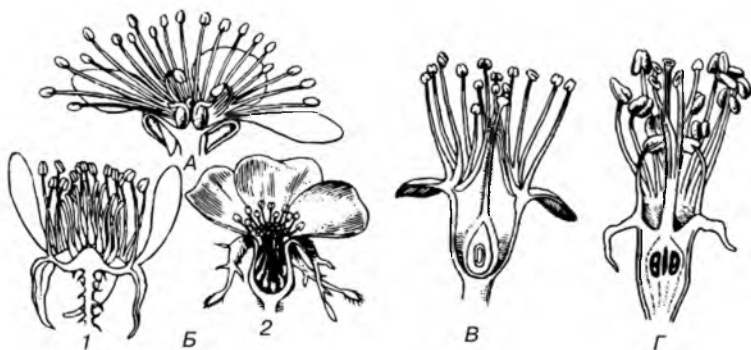


Рис. 151. Цветки представителей разных подсемейств семейства Розовые (Rosaceae) (по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко, 1990, с изм.):

А — лабазник (*Filipendula* sp.), Спирейные; Б — малина (*Rubus idaeus*, 1), шиповник (*Rosa* sp., 2), Шиповниковые; В — миндаль (*Amigdalus* sp.), Сливовые; Г — яблоня (*Malus* sp.), Яблоневые

образованным сросшимися прилистниками чашелистиков. Андроей братственный. Число тычинок обычно в 2—4 раза больше, чем лепестков. Гинецей — апокарпный, монокарпный или ценокарпный (синкарпный). Завязь верхняя или нижняя. Плоды апокарпные (многолистовка, многоорешек, многокостянка), монокарпные (костянка) или ценокарпные (яблоко). Семена без эндосперма или с остаточным эндоспермом; содержат белки, жирное масло. У ряда растений в семенах образуется гликозид амигдалин, при расщеплении которого образуется синильная кислота.

По строению цветка и плода в семействе выделяют семь подсемейств, из которых наиболее распространены четыре: Шиповниковые, или Розовые (*Rosoideae*), Спирейные (*Spiraeoideae*), Сливовые (*Prunoideae*) и Яблоневые (*Maloideae*, или *Pomoideae*).

Подсемейство Спирейные (*Spiraeoideae*) насчитывает около 100 видов. К нему относят растения с олигомерным апокарпным гинецеем, обычно состоящим из пяти свободных плодолистиков (пестиков). Это кустарники и многолетние травы с белыми или розовыми мелкими цветками, собранными в щитки, зонтики или метелки. Формула цветка: $*Ca_5Co_5A_{5-30}G_5$; плод — пятилистовка (рис. 151, А). Основные представители: спирея (*Spiraea*), рябинник (*Sorbaria*), пузыреплодник (*Physocarpus*), волжанка (*Aruncus*). Все перечисленные растения широко используются как декоративные.

Подсемейство Шиповниковые, или Розовые (*Rosoideae*), объединяет около 800 видов растений, представленных преимущественно

кустарниками, полукустарниками и многолетними травами. Большинство из них — жители умеренных широт Северного полушария. Листья — простые или сложные, с прилистниками. Цветки с подчашием. Формула цветка: $*Ca_{(5,5)}Co_5A_xG_{\infty}$; плод — многоорешек или многокостянка (рис. 151, Б). В пределах подсемейства роды делят на две группы — с выпуклым или вогнутым гипантием у цветка.

Цветки с вогнутым гипантием типичны для рода Роза, или Шиповник (*Rosa*). Это один из наиболее крупных родов семейства, включающий 250 видов, встречающихся в основном в странах умеренного и теплого климата Северного полушария, а также в горах тропиков. Шиповники — листопадные или вечнозеленые кустарники с белыми, желтыми или красными цветками. Многочисленные пестики располагаются внутри гипантия, а их длинные столбики (стилодии) выносятся за его пределы. Плод — многоорешек, окруженный гипантием. Из-за своеобразного строения он получил собственное название — цинародий.

Плоды шиповника — ценный источник витамина С, который находится в них в комплексе с витаминами В, К, Р, каротином. Особенно много витамина С (до 4500 мг%) накапливается в плодах шиповников с красными и белыми цветками. В декоративном растениеводстве различают несколько групп роз, каждая из которых представлена множеством сортов: парковые, плетистые, чайно-гибридные, флорибунда, грандифлора, полиантовые, миниатюрные и др. Из лепестков казанлыкской дамасской розы (*R. damascena*) получают ценное эфирное розовое масло, используемое в парфюмерии, косметике и медицине.

Из дикорастущих видов наиболее распространен шиповник майский (*R. majalis*), встречающийся от Европы до Восточной Сибири.

Цветки с вогнутым цветоложем встречаются и у других представителей подсемейства: лабазника, или таволги (*Filipendula*), кровохлебки (*Sanguisorba*) и др.

Цветки с выпуклым гипантием характерны для многих растений, в том числе и широко культивируемых: земляники, ежевики, малины.

Ежевика, малина (*Rubus*) — крупный род, насчитывающий около 250 видов растений, встречающихся по всему земному шару, но особенно в зоне умеренного климата Северного полушария. Кустарники, полукустарники, кустарнички и многолетние травы. Плод — многокостянка. В России растет 45 видов. Среди них наиболее известны малина (*R. idaeus*), ежевика (*R. caesius*), костяника (*R. saxatilis*), морошка (*R. chamaemorus*), поляника, или княженика (*R. arcticus*). Земляника (*Fragaria*) — род, включающий около 15 видов, обитающих в Амери-

ке и Евразии. Плод — многоорешек. Своеобразный по строению плод земляники называют также фрагой, или земляничной. Повсеместно в лесах и на лугах встречается земляника лесная (*F. vesca*). В степях можно встретить землянику зеленую, или клубнику (*F. viridis*), с шарообразными и не столь яркими плодами. Широко культивируют по всему миру землянику ананасную (*F. ananassa*), которая была получена во Франции в результате гибридизации двух американских видов: земляники чилийской (*F. chiloensis*) и земляники виргинской (*F. virginiana*).

Цветки с выпуклым гипантием характерны и для представителей одного из крупнейших родов — лапчатки (*Potentilla*), насчитывающего до 500 видов.

Подсемейство Сливовые (*Prunoideae*) объединяет растения с монокарпным (апокарпным мономерным) гинеем. Гипантий — чашевидный или колокольчатый. Формула цветка: $*Ca_5Co_5A_xG_1$; плод костянка (рис. 151, В). Сливовые — деревья или кустарники с простыми цельными листьями и рано опадающими прилистниками.

Слива (*Prunus*) — род, насчитывающий около 35 видов — обитателей Северного полушария. Деревья и кустарники. Цветки одиночные или собраны в зонтики. Косточка плода сплюснута с боков. Предполагают, что слива возникла в результате спонтанной гибридизации между терном и алычой на Кавказе. Сорта объединяют под названием слива домашняя (*P. domestica*).

В настоящее время созданы относительно зимостойкие сорта алычи (*P. cerasifera*), пригодные для выращивания в умеренном климате.

Вишня (*Cerasus*) — род, насчитывающий около 140 видов, растущих в Северном полушарии. Центр видового многообразия — Восточная Азия. Кустарники или деревья. Цветки собраны в зонтики или кисти. Косточка плода шаровидная или овальная. Вишня обыкновенная (*C. vulgaris*) — одна из наиболее распространенных плодовых косточковых культур. В дикорастущем виде неизвестна. В Южной Европе, в Малой Азии и на Кавказе растет в дикорастущем виде и широко культивируется черешня (*C. avium*). Вишня степная (*C. fruticosa*) — обычный степной кустарник, отличающийся от вишни обыкновенной более мелкими плодами с вяжущим вкусом.

Слива и вишня — корнеотпрысковые растения.

К подсемейству Сливовые относятся также ценные плодовые культуры, дающие очень высококачественные плоды различного направления использования: абрикос (*Armeniaca*), персик (*Persica*), миндаль (*Amigdalus*). Среди дикорастущих растений широко распространена черемуха (*Padus*).

Следует отметить, что объем рода Слива (*Prunus*) многими систематиками понимается очень широко — с включением в него вишни, миндаля, черемухи и др.

Подсемейство Яблоневые (*Maloideae*, или *Pomoideae*) представлено листопадными деревьями и кустарниками с простыми или сложными листьями, у которых очень рано опадают прилистники. Гинецей синкарпный, состоящий из двух — пяти плодолистиков. Завязь нижняя. Формула цветка: $*Ca_5Co_5A_{5-25}\overline{G_{(2-5)}}$. Плод — яблоко с разной консистенцией перикарпия (особенно эндокарпия). Сочная часть плода большинства растений формируется за счет разрастания цветочной трубки (рис. 151, Л).

Яблоня (*Malus*) — род, объединяющий 35 видов древесных растений, обитающих в умеренной и субтропической зонах Северного полушария. Яблоня — важная из плодовых культур. Все существующие сорта объединены под названием яблоня домашняя (*M. domestica*). Выращивают также яблоню сливолистную, или китайку (*M. prunifolia*). В Европе широко распространена дикорастущая яблоня лесная (*M. sylvestris*), а в Сибири — яблоня ягодная (*M. baccata*) с мелкими (до 1 см) яблоками.

Груша (*Pyrus*) — евразийский род, насчитывающий около 50 видов. В Европе и на Кавказе растет в дикорастущем виде груша обыкновенная (*P. communis*). К этому же виду относят и все многочисленные сорта этой ценной плодовой культуры. Яблоки груши с хрящеватым эндокарпием.

Плоды с деревянистым эндокарпием образуются у боярышника и рябины.

Боярышник (*Crataegus*) — один из больших родов семейства, насчитывающий более 200 видов (по мнению некоторых систематиков, считающих многочисленные формы видами, — более 1 тыс.). Наибольшее разнообразие видов — в Северной Америке. Листопадные кустарники или небольшие деревья. Плод — костяковидное яблоко. В России наиболее распространен боярышник кроваво-красный (*C. sanguinea*).

Рябина (*Sorbus*) — род, включающий до 100 видов листопадных деревьев и кустарников. В России — 34 вида. Листья простые или сложные. Цветки собраны в сложные щитки. Плоды — белые, желтые, красные или черные яблоки. Наиболее широко распространена рябина обыкновенная (*S. aucuparia*).

Арония черноплодная, или черноплодная рябина (*Aronia melanocarpa*), — листопадный кустарник высотой до 3 м. Родина — восток Северной Америки. В России введена в культуру И. В. Мичуриным.

К подсемейству Яблоневые относится еще ряд ценных плодовых культур: айва продолговатая, или обыкновенная (*Cydonia oblonga*), мушмула германская (*Mespilis germanica*), эриоботрия японская, или японская мушмула (*Eriobotrya japonica*), хеномелес японский, или японская айва (*Chaenomeles japonica*), ирга круглолистная (*Amelanchir rotundifolia*).

Семейство Мимозовые (Mimosaceae). Семейство, связывающее Розовые с Бобовыми. Представлено 40 родами и 2 тыс. видов, распространенных в тропиках и субтропиках. Деревья или кустарники с очередными перисто-сложными листьями, имеющими прилистники. Обычны колючки различного происхождения. Мелкие цветки собраны в головчатые или колосовидные соцветия. Цветки актиноморфные, обоеполые, с двойным или простым околоцветником. Чашелистиков и лепестков по четыре или пять. Тычинок обычно много, реже десять или пять. Тычиночные нити часто ярко окрашены. Гинецей монокарпный. Плод — боб. У лианы энтады (*Entada*) бобы достигают в длину 1,5 м (диаметр семян — 5–6 см). Семена мимозовых без эндосперма и перисперма.

Акация (*Acacia*) — род, включающий более 700 видов, более половины которых произрастает в Австралии. В Африке акации — типичные растения саванн. Одна из австралийских акаций — подбеленная (*A. dealbata*), с головчатыми желтыми соцветиями, давно выращивается на Черноморском побережье Кавказа и более известна под неверным названием мимоза.

Мимоза (*Mimosa*) — род объемом в 450 видов, произрастающих в основном в Америке. Число тычинок значительно меньше, чем у акаций, — обычно равно числу лепестков. Среди мимоз — много трав. Хорошо известна тропическая мимоза стыдливая (*M. pudica*), обладающая способностью быстро реагировать на прикосновение, складывая и опускающая листья.

Семейство Цезальпиниевые (Caesalpiniaceae). Семейство включает 150 родов и более 2 тыс. видов тропических и субтропических растений. Деревья, кустарники, лианы с очередными перисто-сложными листьями с прилистниками. Цветки крупные, зигоморфные, обоеполые, с двойным околоцветником, четырех- или пятичленные. Андроецй братственный. Тычинок обычно десять или менее. Гинецей монокарпный, плод — боб. Семена без эндосперма и перисперма, с очень твердой семенной кожурой.

Самый крупный род кассия (*Cassia*) насчитывает до 500 видов разнообразных жизненных форм — от деревьев до однолетних трав. Цезальпиния (*Caesalpinia*) широко используется в озеленении тропических

городов. Североамериканскую гледичию трехколючковую (*Gleditsia triacanthos*) — дерево до 50 м высотой — выращивают в субтропиках как декоративное, медоносное и лекарственное растение. Ствол покрыт ветвящимися колючками длиной до 40 см.

Мимозовые и цезальпиниевые сходны между собой и семейством Бобовые по многим признакам: по гинецею, типу плода, строению вегетативных органов и т.д. Поэтому их часто объединяют в одно семейство Бобовые и рассматривают в ранге подсемейств. Так как только у мимозовых цветки актиноморфные, их принято рассматривать как наиболее примитивную группу среди бобовых.

Семейство Бобовые (Fabaceae). Бобовые — одно из самых крупных семейств цветковых растений, в которое входят 400 родов и около 9 тыс. видов.

Распространены по всему земному шару, но древесные шире представлены в тропиках и субтропиках, а травы — в умеренных широтах. Во флоре России бобовые составляют около 10% покрытосеменных. Деревья, кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы с очередными сложными (перистыми или тройчатыми, реже — пальчатыми) листьями с прилистниками.

Цветки собраны в моноподиальные простые соцветия: кисти, колосы и головки. Зигоморфные обоеполые циклические цветки имеют двойной околоцветник. Чашечка сростнолистная, редко двугубая (бобы — *Vicia faba*). Бобовые легко распознаются по своеобразному венчику. Он состоит из крупного лепестка — паруса, или флага, двух относительно узких лепестков — весел и двух лепестков, сросшихся верхушками, — лодочки, охватывающей тычинки и пестик. У клевера все лепестки срастаются основаниями в трубку. Андроей представлен десятью тычинками, расположенными в два круга. Он может быть братственным (термопсис — *Thermopsis*), однобратственным (люпин — *Lupinus*) или двубратственным — девять тычинок страстаются в трубку, а одна остается свободной (у подавляющего большинства представителей семейства). Характерна протерандрия. Гинецей монокарпный. В основании пестика находятся нектарники. У некоторых растений (арахис — *Arachis hypogaea*) образуются клейстогамные цветки. Формула цветка: $\uparrow C_{(5)}Co_{1,2,2}A_{(5+4),1}G_1$.

Плод — боб. У некоторых растений (вязель — *Coronilla*, сараделла — *Ornithopus*) боб членистый — распадается при созревании семян на односемянные членики. У арахиса наблюдается геокарпия: после оплодотворения ножка завязи (гинофор) изгибается вниз, сильно удлиняется и погружает завязь в почву, где и происходит формирование пло-

да. Поэтому это растение называют земляным орехом. Семена бобовых без эндосперма и перисперма, обычно с очень твердой семенной кожурой.

Горох (*Pisum*) — маленький род, насчитывающий всего семь видов. Горох посевной (*Pisum sativum*) — однолетнее растение с цепляющимися при помощи усиков побегами длиной до 2,5 м. Родина — Передняя Азия (Закавказье, Иран, Туркмения) и Восточное Средиземноморье. В культуре представлен двумя подвидами: горохом посевным (*P. s. ssp. sativum*) и полевым, или пелюшкой (*P. s. ssp. arvense*).

Род соя (*Glycine*) насчитывает около 75 видов, большая часть которых живет в Африке. Соя культурная, или обыкновенная (*G. max*), — важнейшее культивируемое растение мира. Однолетнее растение родом из Юго-Восточной Азии. В семенах содержится до 48% белков, близких к животным белкам, 20–26% жира и более 20% углеводов, а также витамины А, В, С, D и Е. Семена используют в пищу как корм для животных и как техническое сырье.

Фасоль (*Phaseolus*) — род, имеющий большое значение для населения Южной и Центральной Америки, откуда он и происходит и где его представителей выращивали еще за несколько тысячелетий до н.э. Сегодня выращивают как пищевые, кормовые и декоративные растения около 20 видов фасоли. Наиболее распространена фасоль обыкновенная (*Ph. vulgaris*) — однолетнее растение, которое выращивают как зернобобовую и овощную культуру. В семенах до 30% белка.

Родом из Южной Америки и уже упоминавшийся арахис, или земляной орех, у которого бобы развиваются в почве (*геокарпия*). Завязь внедряется в нее благодаря удлинению *гинофора* (ножки завязи). Семена содержат до 60% жирного масла и до 30% белка. Арахисовое масло занимает по качествам второе место в мире после оливкового. Выращивают арахис в тропиках, субтропиках и умеренно теплых областях.

Клевер (*Trifolium*) — один из наиболее крупных родов среди бобовых — насчитывает около 300 видов многолетних, реже — однолетних трав, распространенных во всем мире. Для клевера типичны тройчатые листья с прилистниками, приросшими к черешку, и соцветия-головки. Плод отличается малосемянностью — обычно он четырех- или пятисемянный, но часто в нем формируется всего одно (ореховидный боб) или два семени.

Как кормовые растения культивируют клевер луговой (*T. pratense*), клевер гибридный (*T. hybridum*), клевер ползучий (*T. repens*). Клеверное сено очень высокого качества — оно в 1,5 раза превосходит по содержа-

нию белков сено из злаков. Клевера — лучшие предшественники для многих культур; они обогащают почву азотом и улучшают ее структуру.

Люцерна (*Medicago*) — род, включающий около 60 видов в основном многолетних трав с тройчатыми листьями (рис. 152). Цветки собраны в густые кисти, часто похожие на головки. Наиболее ценные виды — люцерна посевная (*M. sativa*) с синими цветками и люцерна серповидная (*M. falcata*) с желтыми цветками. У первой бобы спиралевидно закручены, у второй — серповидно изогнуты. По качеству сена они не уступают клеверам. Засухоустойчива.

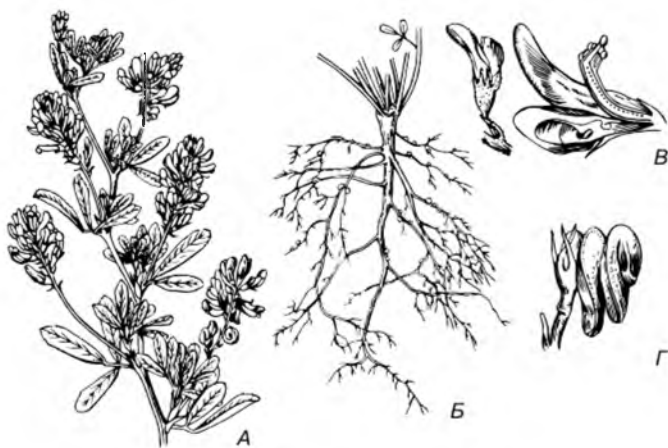


Рис. 152. Люцерна посевная (*Medicago sativa*)
(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитько, 1990, с изм.):
А — генеративный побег; Б — корневая система с клубеньками;
В — цветок (общий вид и продольный разрез); Г — боб

Как кормовые культуры среди бобовых ценятся также вика, или горошек (*Vicia*), эспарцет (*Onobrichys*), чина (*Lathyrus*).

Бобовые считаются лучшими сидератами — растениями, используемыми в качестве зеленого удобрения. Особенно ценится в этом отношении люпин (*Lupinus*) — род, насчитывающий около 200 видов многолетних и однолетних трав с пальчато-сложными листьями. В качестве сидератов обычно высевают однолетние люпины родом из Средиземноморья: белый (*L. albus*), желтый (*L. luteus*), узколистный (*L. angustifolius*). В декоративном садоводстве широко распространены гибриды многолетних люпинов: многолистного (*L. polyphyllus*) с многолетним (*L. perennis*) и древовидным (*L. arboreus*), поражающие разнообразием окраски цветков.

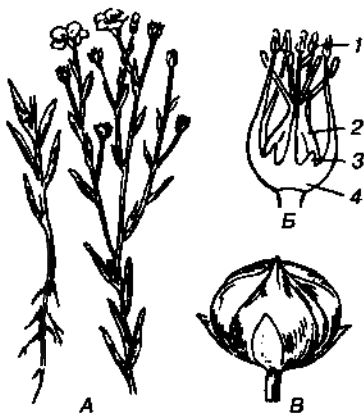


Рис. 153. Лен обыкновенный (*Linum usitatissimum*) (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

А — общий вид; Б — цветок с удаленным околоцветником:
1 — тычинка; 2 — пестик;
3 — стаминодий; 4 — сросшиеся основания тычиночных нитей;
Б — коробочка

летних трав. Широко культивируют однолетний лен обыкновенный (*L. usitatissimum*) — прядильное и масличное растение (рис. 153). В естественных ценозах и как одичавшее встречается от Прибалтики до Тихого океана. Одно из наиболее древних возделываемых человеком растений азиатского или средиземноморского происхождения. Листорасположение у побегов льна очередное. Характерна акротония. Лист простой, линейно-ланцетный, без прилистников. Соцветие — монохазий (рыхлая извилина). Цветки актиноморфные, обоеполые, циклические, с двойным околоцветником. Ярко-голубой (реже белый или розовый) венчик быстро падает. Андроей братственный, состоит из пяти тычинок. Гинецей синкарпный. Пестик образован пятью плодолистиками, завязь верхняя. Формула цветка: $*Ca_5Co_5A_5G_{(5)}$. Обычно самоопылитель. Плод шаровидная коробочка, раскрывающаяся створками. Семя с маслянистым эндоспермом, окружающим зародыш.

Лен-долгунец с длинными, слабо ветвящимися в верхней зоне побегами выращивают для получения волокна, а лен-кудряш с невысокими, интенсивно ветвящимися побегами — для получения масла. В семенах содержится до 45% масла, которое можно использовать как пищевое,

Кроме многолетних люпинов еще ряд бобовых выращивают как декоративные культуры: чину душистую, или душистый горошек (*Lathyrus odorata*), глицинию (*Wisteria sinensis*), карагану, или желтую акацию (*Caragana*), робинию лжеакацию, или белую акацию (*Robinia pseudoacacia*), золотой дождь (*Laburnum anagyroides*). Среди лекарственных бобовых наиболее известны солодка голая (*Glycyrrhiza glabra*) и термопсис ланцетный (*Thermopsis lanceolata*).

Семейство Льновые (*Linaceae*) включает шесть родов и около 250 видов, распространенных в областях с умеренным климатом. В основном многолетние и однолетние травы. Наибольшее практическое значение имеет лен.

Лен (*Linum*) — род, включающий около 50 видов однолетних и много-

до 12% слизи, гликозид линамарин. Масло используется обычно как техническое — для изготовления олифы и лаков. Так как слизи обладают обволакивающим и противовоспалительным действием, их применяют в медицине при заболеваниях дыхательной и пищеварительной систем.

Дикорастущие виды льна обычны для горных и степных областей. Наиболее распространены лен многолетний (*L. perenne*) с голубыми цветками и лен желтый (*L. flavum*). Оба вида выращивают как декоративные растения.

Семейство Виноградные (Vitaceae). Включает десять родов и около 700 видов тропических и субтропических растений, встречающихся в обоих полушариях. Типичная жизненная форма — древесная лиана, которая с помощью усиков побегового происхождения прикрепляется к опоре. Часто на концах усиков формируются дисковидные присоски, позволяющие им прикрепляться к относительно гладкой поверхности (партеноциссус — *Parthenocissus*). Редко встречаются кустарники и (или) деревья суккулентного типа. Очередные листья простые, пальчато-лопастные, реже пальчато-сложные, с рано опадающими прилистниками. Маленькие зеленоватые цветки собраны в дихазии, образующие метелковидные агрегатные соцветия. Цветки актиноморфные, обоеполые или раздельнополые, циклические. Чашечка сростнолистная, мелкая (в виде зубчиков или кольца), венчик состоит из четырех или пяти лепестков, часто срастающихся верхушками. В этом случае при распускании цветка венчик сбрасывается под напором растущих тычинок (виноград — *Vitis*). Тычинки (три — пять) отходят от основания нектарного диска, прирастающего к завязи. Гинецей синкарпный, образован двумя плодолистиками, завязь верхняя. Опыление разными агентами: анемофилия, энтомофилия. Возможно самоопыление. Встречаются клейстогамные цветки. Формула цветка: $*C_5C_5A_5G_{(2)}$ (виноград). Плод — ягода. Семена с небольшим зародышем и хорошо развитым эндоспермом. Семенная кожура очень твердая. Легко размножаются побеговыми черенками — чубуками.

Род Виноград (*Vitis*) насчитывает около 70 видов, обитающих в субтропической и умеренной зонах Северного полушария. Виноград культурный (*V. vinifera*) — многолетняя листопадная лиана с одревесневающим стеблем и цепляющимися с помощью усиков побегами (рис. 154). Усики — видоизмененные соцветия. Известен только в культуре.

На Дальнем Востоке растет виноград амурский (*V. amurensis*). Для вертикального озеленения высаживают партеноциссус пятилисточковый, или девичий виноград (*Parthenocissus quinquefolia*), родом с востока Северной Америки.



Рис. 154. Виноград культурный (*Vitis vinifera*) (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

- А — генеративный побег;
 Б — раскрытие цветка путем сбрасывания венчика;
 В, Г — распутившийся цветок;
 Д — гроздь плодов;
 Е — ягода в разрезе

Семейство Сельдерейные (Ariaceae). В семействе насчитывается до 300 родов и более 3 тыс. видов. Сельдерейные — космополиты, но большинство их видов обитает во внетропических областях Северного полушария. В основном это многолетние травы, но встречаются кустарники, а также двулетние и однолетние травы. Гигантские размеры и своеобразный облик некоторых трав (борщевик — *Heracleum*, дудник — *Angelica*, ферула — *Ferula*) позволяют называть их ландшафтными растениями. Побеги с очередным листорасположением, стебли полые в междоузлиях (дудчатые). Листья простые, со вздутыми влагищами, в разной степени перисторассеченные.

Мелкие цветки собраны в сложные зонтики, реже — в простой зонтик (володушка — *Bupleurum*) или головку (синеголовник — *Eryngium*). Прицветники, собранные в основании всего соцветия, образуют обертку соцветия и называются листочками обертки. Прицветники, находящиеся в основании простого парциального соцветия (зонтика), формируют оберточку и называются листочками оберточки. Цветки актиноморфные (по краям зонтичков могут быть слегка зигоморфными), циклические, обоеполые, обычно пятичленные. Чашечка сильно редуцирована — представлена зубчиками или пленчатой закраинкой. Лепестки свободные, белые или зеленовато-желтые, несколько загну-

ты внутрь; могут иметь небольшой ноготок. Пять свободных тычинок чередуются с лепестками. Гинецей синкарпный, образован двумя плодolistиками, завязь нижняя. В основании столбика находится дисковидный нектарник, нектар которого доступен большинству насекомых, в том числе и с короткими хоботками. Для сельдерейных типична протерандрия. Формула цветка: $*Ca_{0-5}Co_5A_5G_{(2)}$. Плод — вислоплодник, распадающийся на два мерикарпия. Семена с хорошо развитым эндоспермом.

Среди сельдерейных много овощных, лекарственных и эфиромасличных растений.

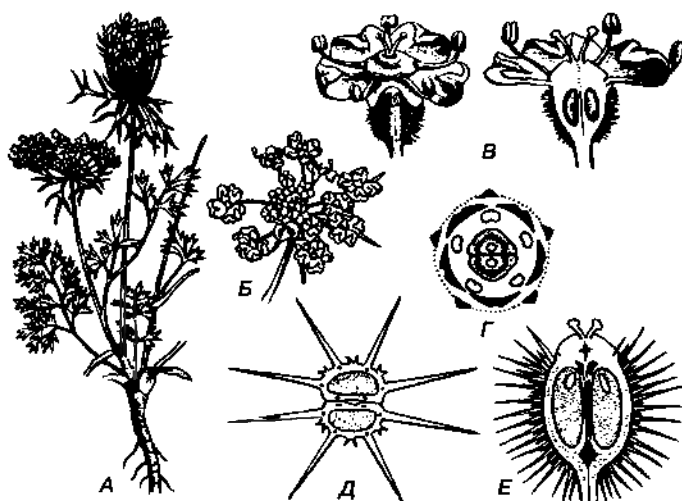


Рис. 155. Морковь обыкновенная (*Daucus carota*)

(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитько, 1990, с изм.):

А — общий вид; Б — зонтичек; В — цветок (общий вид и продольный разрез); Г — диаграмма цветка; Д — поперечный срез плода (вислоплодника); Е — продольный срез вислоплодника

Морковь посевная (*Daucus sativus*) — двулетнее стержнекорневое растение родом из Средиземноморья (рис. 155). Полагают, что одним из родоначальников моркови посевной была морковь дикая (*D. carota*), растущая в Европе, Азии и Северной Африке. Формирующийся в первый год жизни растения корнеплод (в основном за счет главного корня) отличается высоким (до 15%) содержанием сахаров и каротина.

Сельдерей пахучий (*Apium graveolens*) — двулетнее стержнекорневое растение родом из Средиземноморья. Распространен в Западной Евро-

пе, Передней Азии, Индии, Северной и Южной Африке. Культивируют три разновидности: листовой сельдерей (*A. g. var. selanium*), корневой сельдерей (*A. g. var. rapaceum*) и листовой черешковый сельдерей (*A. g. var. dulce*).

Как пряноароматические культуры выращивают укроп пахучий (*Anethum graveolens*), петрушку кудрявую (*Petroselinum crispum*), кориандр посевной, или кинзу (*Coriandrum sativum*), тмин обыкновенный (*Carum carvi*), анис (*Pimpinella anisum*).

Среди сельдерейных встречаются и сильноядовитые растения. Особенно опасны болиголов крапчатый (*Conium maculatum*), собачья петрушка (*Aethusa cynapium*) и вех ядовитый (*Cicuta virosa*). Опасность этих растений усугубляется еще и тем, что неспециалисту их трудно отличить от остальных дикорастущих сельдерейных (большинство сельдерейных очень схожи по внешнему виду).

В более поздних вариантах своей системы А.Л. Тахтаджян включил семейство Сельдерейные в новый выделенный им подкласс Корниды (*Cornidae*).

14.2.6. Подкласс Ламииды — Lamiidae

Крупнейший по числу видов подкласс, включающий 52 семейства. Происхождение его связывают с архаичными розидами. В подкласс входят деревья, кустарники, полукустарники и травы. Побеги с супротивным или очередным листорасположением. Листья простые, с цельной или в разной степени расчлененной пластинкой, без прилистников. Цветки актиноморфные или зигоморфные, обоеполые, циклические, со сростнолистной чашечкой и спайнолепестным венчиком. Наблюдается эволюция цветка в направлении адаптации к энтомофилии (от полисимметричного к двугубому). Гинецей ценокарпный, состоящий из двух плодолистиков. Завязь обычно верхняя. Плоды разнообразны. Семена с эндоспермом.

Семейство Пасленовые (*Solanaceae*). В семейство входят 90 родов и около 3 тыс. видов, представленных в основном многолетними травами и крайне редко кустарниками и небольшими деревцами. Распространены почти по всему земному шару. Наибольшее разнообразие видов встречается в тропиках Южной Америки. В России произрастает 45 дикорастущих видов. Большинство из них — травы. Единственный кустарник — дереза (*Licium*), обитающий в полупустынях. По сырым берегам водоемов обычен вьющийся полукустарник паслен сладко-горький (*Solanum dulcamare*). Побеги с очередным листорасположе-

нием. Листья простые, без прилистников, с цельной или рассеченной пластинкой. Особенность анатомии — биколлатеральные проводящие пучки.

Цветки либо одиночные, либо собраны в цимеоидные соцветия — завитки или двойные завитки. Актиноморфные циклические обоеполые цветки имеют сростнолистную чашечку и сростнолепестный венчик — колесовидный, воронковидный или звездчатый. Пять тычинок чередуются с зубцами венчика, прирастая к его трубке. Гинецей синкарпный, образован двумя плодолистиками. В двугнездной завязи обычно сильно разрастаются плаценты. Формула цветка: $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(5)}\underline{G_{(2)}}$. Плоды — ягода или коробочка. Семена с эндоспермом.

У некоторых растений (особенно культивируемых) можно наблюдать многогнездные завязи, которые образуются в результате раннего срастания (фасциации) в конусе нарастания побега зачатков двух или нескольких цветков. В этом случае пестик образуется не двумя, как обычно, а 4–18 плодолистиками. При развитии из такой завязи многогнездного плода происходит сильное разрастание перикарпия и плацент. Такие крупные ребристые многогнездные плоды (ягоды) формируются обычно у многих сортов томата (*Lycopersicon esculentum*).

Самый крупный род Паслен (*Solanum*) насчитывает около 1,5 тыс. видов.

Паслен клубненосный, или картофель (*S. tuberosum*), — одно из самых распространенных в мире культивируемых растений, — родом из Южной Америки (Чили). Это многолетнее травянистое растение, существующее в виде клона. Листья — простые, прерывисто-непарно-перисторассеченные. Соцветие — двойной завиток. Типично самоопыление. Плод — желтовато-зеленая ягода. Все надземные органы растения (особенно ягоды) содержат сильноядовитый гликоалкалоид соланин. Он может образовываться и в позеленевших на свету клубнях (рис. 156).

Томат съедобный, или помидор (*Solanum lycopersicum*), — широко распространенное овощное растение. Многолетняя трава с побегами длиной до 3 м. Желтые цветки собраны в кистевидные цимеоидные соцветия.

Плоды (ягоды) томата сильно варьируются по размерам, форме и окраске. Они содержат сахара, органические кислоты, много калия, каротина, витамины С и Р, витамины группы В.

Перец однолетний (*Capsicum annuum*) — полукустарник высотой до 2 м родом из Центральной Америки. Имеются сладкие и остро-жгучие формы. Плод — ягода, очень разнообразна по форме (от шаровид-

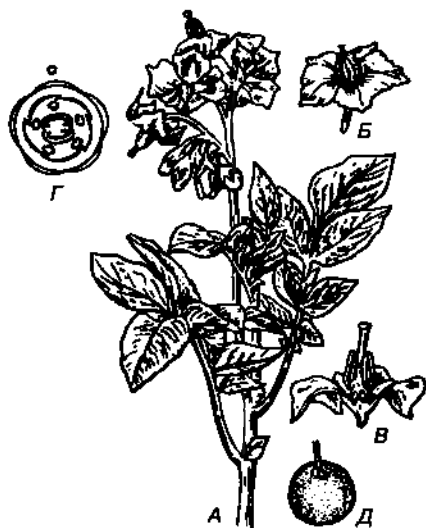


Рис. 156. Паслен клубненосный, или картофель (*Solanum tuberosum*) (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

А — верхушка генеративного побега с терминальным соцветием (двойным завитком); Б, Б' — цветок; Г — диаграмма цветка; Д — плод (ягода)

ной до удлиненно-булавовидной), размерам (от 1 до 30 см) и окраске (зеленая, желтая, оранжевая, красная, фиолетовая и почти черная). Содержит много витамина С (до 140 мг%) и каротина (до 14 мг%). Плоды остро-жгучих сортов содержат алкалоид капсаицин (до 0,2%); их используют как пищевую приправу, а в фармакологии — при изготовлении перцовых пластырей.

Баклажан (*Solanum melongena*) — многолетнее травянистое растение родом из Индии. Плод — ягода, продолговато-овальная, яйцевидная или булавовидная, желтая или темно-фиолетовая, длиной до 30 см и массой до 1,5 кг. Плоды собирают через 30–40 дней после цветения (в фазе технической спелости). Как овощные и декоративные выращивают некоторые виды физалиса (*Physalis*).

Белладонна, или красавка (*Atropa belladonna*), — многолетнее травянистое корневищное растение. Распространена в Западной Европе, Средиземноморье, на Балканах, в Малой Азии, Иране, Афганистане, на Кавказе и в Крыму, занесена в Северную Америку. Цветки — фиолетово-коричневые. Плод — приплюснуто-шаровидная черная блестящая ягода диаметром до 1,5 см. Очень ядовита из-за высокого содержания алкалоидов. Из белладонны получают атропин, гиосциамин, скополамин — алкалоиды, необходимые для изготовления ряда лекарственных препаратов. Лекарственное растение.

Белена черная (*Hyoscyamus niger*) — двулетнее растение. Распространена по всей Евразии за исключением самых северных и тропических

областей. Занесена в Северную Америку, Северную Африку и Австралию. Во многих странах культивируют как лекарственное растение. Плод — кувшинообразная коробочка, раскрывающаяся крышечкой (кузовок). Из белены получают те же алкалоиды, что из белладонны. Отравление беленой вызывает симптомы, похожие на умопомешательство. Источником ценных алкалоидов может быть и еще одно сорное растение — дурман обыкновенный (*Datura stramonium*).

Табак (*Nicotiana*) — род, содержащий до 70 видов, большая часть которых — обитатели Южной Америки. Именно американские индейцы первыми узнали о наркотических свойствах табака и стали его культивировать. Практическое значение имеют два вида: табак настоящий (*N. tabacum*) и махорка (*N. rustica*). Все органы растения содержат сильноядовитый алкалоид никотин. Плод — яйцевидно-овальная или шаровидная коробочка, вскрывающаяся створками.

Семейство Повиликовые (*Cuscutaceae*). Монотипное семейство — состоит всего из одного рода. Основное отличие повиликовых заключается в сильной редукции вегетативных органов в связи с паразитическим образом жизни.

Повилика (*Cuscuta*) — единственный род семейства, насчитывающий около 170 видов, распространенных в тропиках и субтропиках обоих полушарий, а также частично и в регионах с умеренным климатом. Побеги выходящие, с тонким стеблем и редуцированными до маленьких чешуй листьями. Главный корень не имеет корневого чехлика и быстро отмирает. Камбий в стебле не образуется. На стебле формируются специфические присоски — гаустории, представляющие собой видоизмененные апексы придаточных корней. С их помощью повилика высасывает питательные вещества из тела растения-хозяина.

Цветки очень мелкие и многочисленные. Собраны в компактные цимеоидные соцветия: головчатые или колосовидные. Строение цветка сходно с таковым у вьюнковых ($*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$). Плод — коробочка. Семена с эндоспермом. Зародыш без семядолей.

Наиболее распространены повилика клеверная (*C. trifolii*), повилика тимьянная (*C. epithymum*), повилика льняная (*C. epilinum*). Повилика европейская (*C. europaea*) паразитирует на многих дикорастущих растениях (особенно часто на крапиве), а также на конопле, хмеле, смородине и многих бобовых. Повилика хмелевидная (*C. lupuliformis*) часто паразитирует на ивах и плодовых культурах.

Семейство Норичниковые (*Scrophulariaceae*). Крупное семейство, состоящее из 300 родов и около 5 тыс. видов. Распространены в основном в зоне умеренного климата. Преобладают травы, в тропиках встречаются

ся деревья и кустарники. Побеги с очередным или супротивным расположением. Листья простые, без прилистников, обычно с цельной пластинкой. Цветки в соцветиях — кистях, колосьях, метелках; редко — одиночные. Всегда обоеполые циклические цветки могут быть актиноморфными или зигоморфными. Как правило, они пятичленные, но могут иметь меньшее число лепестков и тычинок в результате их срастания или редукции. У актиноморфных цветков венчик может быть колокольчатым, колесовидным или воронковидным (коровяк — *Verbascum*). У гораздо чаще встречающихся зигоморфных цветков он двугубый: верхняя губа состоит из двух сросшихся лепестков, нижняя — из трех (марьянник — *Melampyrum*, львиный зев — *Antirrhinum* и др.). В актиноморфном цветке братственный андроцей представлен пятью тычинками, в двугубом — их обычно четыре (одна тычинка редуцирована), две длинные и две короткие. У цветка вероник (*Veronica*) всего две тычинки.

Гинецей — синкарпный. Пестик образован двумя плодолистиками. Завязь верхняя. У основания завязи расположены нектарники. Плод — коробочка, реже — ягода. Семена, как правило, с эндоспермом.

Многие норичниковые — ядовитые растения и животными не поедаются. Это объясняется накоплением в них гликозидов, иногда придающих растениям резкий неприятный запах (норичник — *Scrophularia*). Содержащая гликозид дигиталин наперстянка (*Digitalis*) издавна широко используется в медицине при заболеваниях сердца. Это ядовитое, но красивое растение часто выращивают как декоративное.

Кроме наперстянки в качестве декоративных в открытом грунте культивируют многочисленные сорта львиного зева, веронику, коровяк, а в защищенном грунте и как комнатное растение — калцеолярию (*Calceolaria*).

Среди норичниковых встречаются полупаразиты: погребок (*Rhinanthus*), марьянник, мытник (*Pedicularis*), реже — паразиты (петров крест — *Lathraea squamaria*).

Семейство Заразиховые (*Orobanchaceae*) представлено 11 родами, содержащими до 150 видов однолетних и многолетних трав, паразитирующих на корнях других растений. Встречаются они в основном в зоне умеренного климата Северного полушария. Побеги с чешуевидными листьями не содержат хлорофилла. Двугубые цветки имеют четыре тычинки, из которых две более длинные. Гинецей паракарпный. Завязь верхняя. Плод — коробочка с многочисленными (до 2,5 тыс.) мелкими семенами. Семя с эндоспермом и слабодифференцированным зародышем.

Заразиха (*Orobanche*) — род, включающий около 100 видов растений-паразитов. Некоторые из них паразитируют лишь на растениях одного рода, другие могут поселяться на растениях не только разных родов, но и разных семейств. После прорастания семени проросток внедряется в корень растения-хозяина. Наружная его часть разрастается и превращается в клубневидный орган, на котором развиваются несколько побегов с чешуевидными листьями, выходящими на поверхность почвы.

Двугубые цветки собраны в колос. Формула цветка: $\uparrow Ca_2Co_{(4)}A_4G_{(2)}$. Одно растение может образовать до 150 тыс. семян в год. Семена настолько мелкие, что легко разносятся ветром. Сохраняют всхожесть до десяти лет. Особенно страдают от заразихи посевы подсолнечника. Заразиха ветвистая (*O. ramosa*) кроме подсолнечника паразитирует на конопле и табаке. Заразиха малая (*O. minor*) живет на клевере.

Семейство Заразиховые иногда рассматривают в ранге подсемейства семейства Норичниковые.

Семейство Яснотковые (*Lamiaceae*). В семейство входят 200 родов и около 3,5 тыс. видов, представленных в основном полукустарниками и многолетними травами, редко — кустарниками и однолетними травами. Семейство — космополит: его представители встречаются на всех материках. Наибольшее разнообразие видов наблюдается в Средиземноморье, Передней и Средней Азии. Ряд специфических морфологических признаков позволяет легко узнать представителей этого семейства. Среди них: четырехгранный стебель, накрест супротивное листво­расположение, простые листья с цельной пластинкой и без прилистников, двугубые цветки, соцветия-тирсы. Побеги покрыты железистыми волосками, выделяющими эфирные масла.

Цветки зигоморфные, циклические, обоеполые, с двойным околоцветником. Чашечка сростнолистная, обычно почти актиноморфная, реже — двугубая. Венчик сростнолепестный, двугубый: нижняя губа образована тремя лепестками, верхняя — двумя. Андроей братственный, как правило, представлен четырьмя тычинками, из которых две длиннее (двусильный). Редко тычинок всего две (шалфей — *Salvia*). Гинецей синкарпный, образован двумя плодолистиками, каждый из которых позднее делится продольной перегородкой пополам. В результате первоначально двугнездная завязь становится четырехгнездной. В каждом гнезде находится по одному семязачатку. В основании завязи находится окружающий ее нектарный диск. Формула цветка: $\uparrow Ca_{(5)}Co_{(2,3)}A_{2,2}G_{(2)}$. Плод дробный — ценобий. При созревании распадается на четыре зрема (полумерикарпия). Обычно он заключен

в сохраняющуюся и разрастающуюся чашечку. Семена без эндосперма и перисперма.

Мята (*Mentha*) — род, насчитывающий около 30 видов многолетних корневишных растений. Выращивают несколько видов мяты: мяту перечную (*M. piperita*), мяту курчавую (*M. crispa*), мяту полевую (*M. arvensis*). Важнейшей культурой является мята перечная — вид гибридного происхождения, содержащий в составе эфирного масла много ментола (до 80%).

Шалфей (*Salvia*) — большой род, насчитывающий более 500 видов (в России — 75), представленных полукустарниками и многолетними травами (рис. 157). Шалфей лекарственный (*S. officinalis*) культивируют как ценное лекарственное растение: содержащиеся в его листьях вещества обладают антисептическими свойствами. Из соцветий шалфея мускатного (*S. sclarea*) получают эфирное масло. Шалфей блестящий (*S. splendens*) — вечнозеленый полукустарник родом из Бразилии — стал одним из самых распространенных декоративных растений.

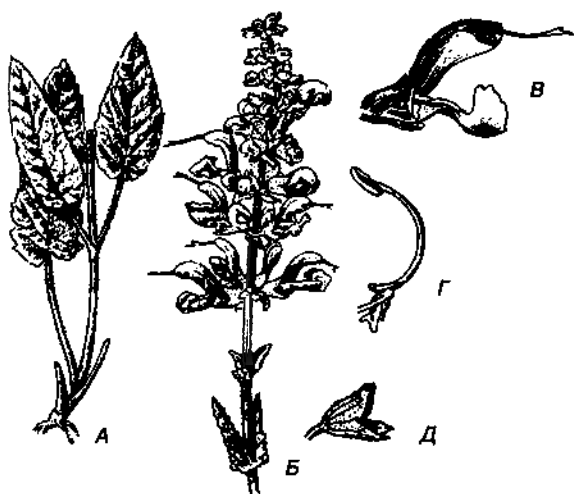


Рис. 157. Шалфей луговой (*Salvia pratensis*)
(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко, 1990, с изм.):

А — нижняя часть побега; Б — соцветие-тирс; В — цветок на продольном срезе;
Г — тычинка с шарнирным приспособлением для опыления; Д — чашечка

Часто культивируют южноевропейские растения, ценные для парфюмерной промышленности: лаванду колосковую (*Lavandula spica*) и розмарин лекарственный (*Rosmarinus officinalis*). Среди лекарственных

растений наиболее известны буквица лекарственная (*Betonica officinalis*), душица обыкновенная (*Origanum vulgare*), пустырник сердечный (*Leonurus cardiaca*), тимьян ползучий, или чабрец (*Thymus serpyllum*), яснотка белая, или глухая крапива (*Lamium album*).

Как пищевые пряные культуры выращивают базилик (*Ocimum basilicum*), иссоп (*Hyssopus officinalis*), майоран (*Majorana hortensis*), Melissa (*Melissa officinalis*). На огородах иногда выращивают чистец Зибольда (*Stachys sieboldii*), образующий многочисленные подземные клубни побегового происхождения оригинальной формы с инулином в качестве запасного вещества.

Среди сорных растений семейства наиболее распространены представители родов Пикульник (*Galeopsis*) и Яснотка (*Lamium*).

14.2.7. Подкласс Астериды — Asteridae

Наиболее крупный и высокоспециализированный подкласс двудольных растений. Включает 13 семейств. Около 90% всех видов относится к семейству Астровые. В основном травы, реже полукустарники, редко — кустарники и небольшие деревья. Цветки, как правило, обоеполые с двойным околоцветником, актиноморфные или зигоморфные. Венчик сростнолепестный. Многие представители имеют млечники. В качестве запасного вещества обычно откладывается инулин. Гинецей ценокарпный, завязь нижняя. Семена с эндоспермом и без него. Астериды происходят из наиболее архаичных вымерших розид.

Семейство Астровые (*Asteraceae*). Одно из самых больших семейств цветковых растений — насчитывает около 1,2 тыс. родов и более 20 тыс. видов. Космополиты — распространены по всему земному шару, но чаще встречаются в областях с умеренным климатом, где обычно представлены многолетними травами и полукустарниками. В пустынях и сухих предгорьях Средиземноморья, Кавказа и Крыма обычны однолетние травы. Кустарники и лианы встречаются редко. Невысокими деревьями представлены лишь некоторые виды рода Крестовник (*Senecio*), обитающие в Южной Америке и Южной Африке.

Побеги с разными типами листорасположения. Листья простые, с цельной или в различной степени расчлененной пластинкой, без прилистников. Типичный признак семейства — соцветие-корзинка. Корзинки могут быть одиночными или собранными в *агрегатные соцветия* — щитковидные (тысячелистник — *Achillea*), головчатые (мордовник — *Echinops*) или метельчатые (золотарник — *Solidago*). Корзинка снаружи окружена одно- или многорядной *оберткой*, образованной видоизмененными верхними листьями побега. Ось ее сильно разраста-

ется в ширину и становится плоской, образуя *ложе соцветия*. Оно может быть не только плоским, но и выпуклым или вогнутым. Поверхность ложа соцветия гладкая (одуванчик — *Taraxacum*) или ячеистая (подсолнечник — *Helianthus*). На ложе соцветия могут образовываться волоски или щетинки — видоизмененные прицветники. Число цветков в корзинке сильно варьируется — от нескольких до сотен. Цветки в моноподиально нарастающей корзинке распускаются в центrostремительном направлении (самые молодые цветки находятся в ее центре).

Астровые — энтомофильные растения, опыление ветром наблюдается редко, например у полыни (*Artemisia*). Околоцветник двойной, но чашечка обычно сильно видоизменена. Чашелистики обычно представлены зубцами, волосками, щетинками или чешуйками. У многих растений они превращены в хохолок из волосков (паппус), который может разрастаться и способствовать распространению плодов ветром (одуванчик). Венчик сростнолепестный, состоит обычно из пяти лепестков и представлен несколькими типами строения (рис. 158). Трубоччатый венчик актиноморфный, с пятью зубцами отгиба. Язычковый венчик зигоморфный, с короткой трубкой и отгибом в виде язычка. Ложноязычковый венчик похож на язычковый, но состоит всего из трех лепестков. У двугубого венчика (встречается у тропических астровых) пять сросшихся лепестков образуют две губы — верхнюю и нижнюю. Пятью сросшимися лепестками образован и зигоморфный воронковидный венчик. Наиболее примитивным, исходным типом цветка в семействе считается актиноморфный обоеполый цветок с трубчатый венчиком (трубоччатый цветок). Трубоччатый, язычковый и двугубый цветки — обоеполые, ложноязычковый — женский, воронковидный — бесполый, служит для привлечения опылителей.

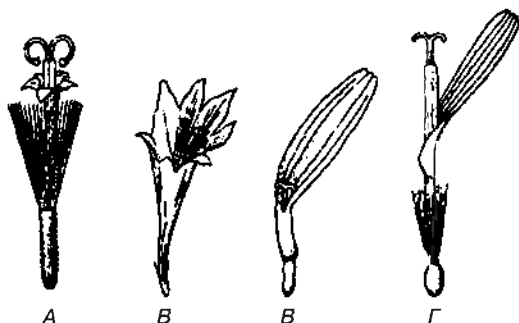


Рис. 158. Типы цветков семейства Астровые (*Asteraceae*)

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

А — трубчатый; Б — воронковидный; В — ложноязычковый; Г — язычковый

Андроцей представлен пятью тычинками, чередующимися с лепестками и прирастающими к трубке венчика тычиночными нитями. Пыльники срастаются (слипаются) между собой, образуя пыльниковую трубку, внутрь которой они вскрываются продольными щелями, высыпая пылинки. Гинецей паракарпный, образован двумя плодолистиками. Завязь нижняя, с одним семязачатком. Под двулопастным рыльцем пестика образуется кольцо выметающих волосков. Для астровых типична *протерандрия*. Когда из пыльников высыпается пыльца, она попадает на находящиеся под пыльниковой трубкой еще не развернувшиеся лопасти рыльца. Удлиняясь, столбик проталкивает их вместе с находящейся на них пыльцой через пыльниковую трубку, выталкивая наружу и задержавшуюся в ней пыльцу. Этому способствует и кольцо выметающих волосков. Только после того, как пыльца будет унесена насекомыми, лопасти рыльца расходятся, открывая доступ к их поверхности, воспринимающей пыльцу. Так цветок избегает самоопыления. Если перекрестное опыление не произошло, то лопасти рыльца закручиваются вниз, в результате чего их поверхность касается выметающих волосков, на которых остаются пылинки, — осуществляется самоопыление.

В одной корзинке набор цветков может быть разным. У одних растений в корзинках находятся только язычковые цветки (одуванчик, цикорий — *Cichorium*). У других в центре корзинки располагаются трубчатые цветки, а по краям ложноязычковые (подсолнечник) или воронковидные (василек — *Centaurea*). Встречаются корзинки только с трубчатыми цветками, например у пижмы (*Tanacetum*).

У всех астровых плод — нижняя паракарпная семянка. Летучкой в виде хохолка или парашютика снабжены семянки одуванчика и козлобородника (*Tragopogon*). У семянков череды (*Bidens*) образуются щетинки с направленными вниз зазубринами, легко цепляющиеся к шерсти животных или к одежде. Целыми корзинками распространяются семянки лопуха (*Arctium*) — у его корзинок листочки обертки снабжены цепкими крючковидными чешуйками.

Семена без эндосперма или с небольшим остаточным эндоспермом. Запасные вещества (главным образом масло) откладываются в семядолях зародыша. В семействе много *апомиктов*, у которых зародыши, семена и плоды образуются без опыления и оплодотворения.

Для многих представителей характерно наличие млечного сока, содержащего масла, смолы, каучук, алкалоиды. Основное запасное вещество — инулин, который откладывается в корневищах, клубнях корневого и побегового происхождения, корнеплодах. Крахмал не образуется.

Сегодня в семействе выделяют несколько подсемейств. Большинство родов относится к двум подсемействам: Латуковидные (*Lactucoideae*),

или Языкоцветные (*Liguliflorae*), и Астровидные (*Asteroideae*), или Трубкоцветные (*Tubiflorae*).

В подсемейство Астровидные включают растения, в корзинках которых формируются либо только трубчатые цветки, либо трубчатые, окруженные ложноязычковыми или воронковидными (рис. 159, А). У представителей этого подсемейства нет млечников, но хорошо развитыместилища с бальзамами, смолами и маслами (подсолнечник, бодяк (*Cirsium*), ромашка (*Matricaria*), пижма, тысячелистник, календула (*Calendula*), череда и др.).



Рис. 159. Семейство Астровые (*Asteraceae*)

(по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

- А — подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus*): 1 — общий вид;
 2 — продольный разрез корзинки; 3 — трубчатый цветок; 4 — семянка
 (а — ложе соцветия, б — листочки обертки, в — краевые ложноязычковые цветки,
 г — трубчатые цветки, д — прицветник, е — чашечка, ж — венчик,
 з — пыльники, и — рыльце, к — завязь); Б — осот полевой (*Sonchus arvensis*):
 1 — верхушка побега с соцветиями; 2 — язычковый цветок
 (а — завязь, б — волоски чашечки, в — венчик)

К подсемейству Латуковидные относят растения, в корзинках которых развиваются только язычковые цветки, а в органах образуются членистые млечники (одуванчик, осот — *Sonchus*, цикорий, ястребинка — *Hieracium*, скерда — *Crepis* и др.) (рис. 159, Б).

Пищевые и кормовые растения. Среди этой группы растений первое место занимает подсолнечник однолетний (*H. annuus*) родом из Северной Америки. Сорта делятся на грызовые, масличные и промежуточного назначения (межеумки). Содержание масла в семянках масличных сортов достигает 56%. Семянки у этих сортов мелкие, а сами растения невысокие — до 1,2 м. Кормовые сорта, идущие на приготовление силоса, отличаются большой мощностью развития растений — их высота может превышать 3 м, а диаметр корзинок достигать 60 см.

Высоко ценится как кормовое растение и подсолнечник клубненосный, или топинамбур (*H. tuberosus*), — многолетнее травянистое растение высотой до 3 м. Как и у картофеля, у этого растения на столонах образуются подземные клубни побегового происхождения. В отличие от клубней картофеля они хорошо зимуют в почве, так как запасным веществом в них является не крахмал, а водорастворимый полисахарид инулин.

Как овощное растение во всем мире выращивают латук посевной, или салат (*Lactuca sativa*). В дикорастущем виде он не встречается. Предполагают, что он произошел от латука дикого, или компасного (*L. serriola*).

Широко культивируют и цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*), который распространен в Евразии. Содержание инулина в млечном соке цикория достигает 50%. В Европе его культивируют с XVIII в. ради корнеплодов, из которых изготавливают суррогат кофе и получают спирт и фруктозу. Созданы салатные сорта цикория эндивия (*C. endivia*).

Во многих странах Западной Европы выращивают артишок (*Cynara scolymus*), который растет в дикорастущем состоянии в Северной Африке и Южной Европе. У этого многолетнего растения в пищу используют корзинки с нераспустившимися цветками.

Лекарственные растения. Большое значение имеют сушеница болотная (*Gnaphalium uliginosum*), ромашка лекарственная, или ромашник (*Chamomilla recutita*), календула лекарственная (*Calendula officinalis*), арника горная (*Arnica montana*), левзея сафлоровидная, или маралий корень (*Rhaponticum carthamoides*). В качестве инсектицида, безвредного для человека и теплокровных животных, издавна применяют далматскую ромашку — порошок из высушенных соцветий пиретрума цинерариелистного (*Pyrethrum cinaerariaefolium*).

Декоративные растения. Среди декоративных астровых наиболее популярны георгина перистая (*Dahlia pinnata*), хризантема (*Chrysanthemum*), цинния изящная (*Zinnia elegans*), каллистефус китайский, или садовая астра (*Callistephus chinensis*), рудбекия (*Rudbeckia*), маргаритка многолетняя (*Bellis perennis*) и др.

Сорные растения. Трудноискореняемые сорняки представлены прежде всего многолетними корнеотпрысковыми растениями: бодяком седым (*Cirsium incanum*) и осотом полевым, или желтым (*Sonchus arvensis*). Так же распространены мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis*), занесенный в Европу из Америки, виды крестовника (*Senecio*), американские виды амброзии (*Ambrosia*), виды лопуха (*Arctium*) и др. В последнее время стремительно распространяются по миру, а также и по нашей стране два однолетних вида американской галинзоги: мелкоцветковая (*Galinsoga parviflora*) и реснитчатая (*G. ciliata*). Одно растение способно образовать за период вегетации более 30 тыс. семян.

Астровые считаются вершиной в эволюции цветковых двудольных растений. Об этом свидетельствует ряд наблюдаемых у них высокопродвинутых признаков: соцветия, имитирующие цветок; морфологическое и половое разнообразие цветков в пределах одного соцветия; срастание пыльников и своеобразный способ удаления пыльцы и устранения самоопыления, трансформация чашечки в связи с ее участием в распространении плодов.

14.3. Класс Лилиопсиды — Liliopsidae, или Однодольные — Monocotyledoneae

Класс Лилиопсиды включает четыре подкласса, 96 семейств, 2,7 тыс. родов и более 56 тыс. видов, т.е. к нему принадлежит около четверти всех цветковых растений. Главнейший признак однодольных — наличие одной семядоли у зародыша, которая часто играет роль гаустория; иногда их зародыш вообще не дифференцирован на части. Корневая система обычно придаточная, так как главный корень быстро отмирает. Проводящие пучки разбросаны по всему стеблю, причем они закрытые, так как камбия не образуется. В связи с отсутствием камбия вторичное утолщение стебля наблюдается крайне редко, особым способом и только у древесных растений. Среди однодольных встречаются все жизненные формы, но преобладают многолетние и однолетние травы. Листорасположение у побегов очередное, часто двурядное. Листья простые с параллельным или дуговидным жилкованием, без прилистников. Среди метаморфозов побега распространены корневища, луковичи и клубнелуковичи.

Цветки циклические, трехчленные, с простым околоцветником, часто сильно редуцированным. Гинецей ценокарпный. Завязь верхняя или нижняя. Семена с эндоспермом.

Происхождение явно обособленных лилиопсид трактуется до настоящего времени неодинаково. Большинство ученых рассматривают их как группу монофилетического происхождения, берущую начало от древних двудольных типа магнолиевых.

В пособии представлены сведения только о некоторых семействах двух подклассов, имеющих наибольшее распространение и практическое значение.

14.3.1. Подкласс Лилииды — Liliidae

Лилииды — самый большой подкласс однодольных растений, значительно превосходящий по числу видов все остальные подклассы. В него входит семейство Орхидные — самое крупное среди однодольных, а по мнению ряда систематиков, и среди всех цветковых. Наряду с таким эволюционно продвинутым семейством, как Орхидные, встречаются и относительно примитивные, архаичные группы. Так как систематика подкласса требует основательной доработки, мнения специалистов о числе семейств подкласса и их объеме пока значительно расходятся.

Семейство Лилейные (Liliaceae). Семейство включает 220 родов и около 3,5 тыс. видов, распространенных по всему миру (космополиты). Среди лилейных много лесных растений (купена — *Polygonatum*, ландыш — *Convallaria*, вороний глаз — *Paris*, майник — *Maianthemum* и др.). Луки (*Allium*) и тюльпаны (*Tulipa*) предпочитают обитать на открытых пространствах степей и пустынь. Многие лилии (*Lilium*) и пролески (*Scilla*) — обитатели высокогорных лугов.

Лилейные — преимущественно многолетние травы с прикорневой розеткой листьев. Листорасположение очередное, листья с цельной пластинкой. Обычны корневища (купена, ландыш), луковицы (лилия, лук, тюльпан), клубнелуковицы (безвременник — *Colchicum*). У некоторых растений формируются корневые клубни (лилейник — *Hemerocallis*). Среди лилейных встречаются и деревья. Эту биоморфу можно встретить у алоэ, или столетника (*Aloe*), — обитателя Африканского континента. Алоэ относится к листовым суккулентам — запасает воду в листьях. Драконово дерево (*Dracaena draco*) — крупное дерево высотой до 18 м со стволом до 4 м в диаметре — растет на Канарских островах и может доживать до 3 тыс. лет. Выше отмечалось, что его ствол может значительно утолщаться даже при отсутствии камбия. В субтропиках и тропиках широко распространена сассапариль (*Smilax*) — лазающий колючий кустарник, или лиана, образующая труднопроходимые зарос-

ли. В нашей стране это растение можно встретить на Кавказе и на юге Дальнего Востока.

Цветки лилейных — актиноморфные, обоеполые, трехчленные, циклические, одиночные или собраны в соцветия различного типа. Шесть листочков простого чашечковидного или венчиковидного околоцветника находятся в двух кругах. Могут быть свободными или сросшимися. Андреей представлен шестью тычинками, располагающимися в два круга, обычно братственный. Гинецей синкарпный, состоит из трех плодолистиков. Завязь верхняя. Формула цветка: $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ (тюльпан) или $*P_{(3+3)}A_{3+3}G_{(3)}$ (ландыш). Плод — коробочка или ягода. Семена с эндоспермом, у некоторых растений — с ариллусом (кандык — *Erythronium*).

Лук (*Allium*) — род, насчитывающий около 400 видов многолетних корневишных или луковичных трав с розеточными побегами. Листья линейные или дудчатые. Зонтиковидные соцветия до распускания цветков прикрыты своеобразным чехлом, образованным одним-двумя кроющими листьями. Цветок со свободнолистным околоцветником. Плод коробочка, вскрывающаяся створками. У некоторых луков, например лука голубого (*A. coeruleum*), наблюдается вивипария — в соцветии

вместо некоторых цветков образуются маленькие луковички — бульбиллы, с помощью которых происходит вегетативное размножение. Среди пищевых луков наиболее распространен лук репчатый (*A. cepa*), родиной которого считается Передняя Азия (рис. 160). Резкий запах луков обусловлен наличием эфирного лукового масла (аллицина).

Лук посевной, или чеснок (*A. sativum*), содержит намного больше аллицина, чем лук репчатый. Его бактерицидные свойства выше.

Два вида луков — лук медвежий (*A. ursinum*) и лук победный (*A. victorialis*) принято называть черемшой. В России от Урала до восточных границ растет лук победный. На его косо-вертикальных корневищах образуются небольшие луковички. Лук

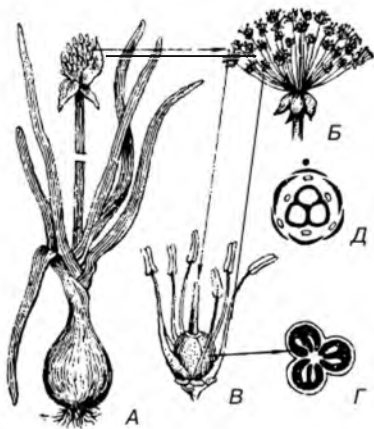


Рис. 160. Лук репчатый (*Allium cepa*) (по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко, 1990):
А — общий вид; Б — простой зонтик; В — цветок с удаленным околоцветником; Г — завязь (поперечный срез); Д — диаграмма цветка

медвежий — европейский вид, в нашей стране он встречается только в лесах Предкавказья и Закавказья.

Кроме названных видов широко культивируют лук-порей (*A. porum*), у которого в пищу используют ложный стебель, образованный разрастающимися листовыми влагалищами. Выращивают и шнитт-лук (*A. schoenoprasum*). Оба вида европейского происхождения. Иногда садоводы-любители культивируют и лук-батун (*A. fistulosum*) родом из Китая.

Спаржа (*Asparagus*) — род, объединяющий более 120 видов корневишных многолетних трав. В качестве овощного растения издавна выращивают спаржу лекарственную (*A. officinalis*) — распространенное европейское растение лугов и степей. В пищу используют молодые этиолированные побеги, которые начинают развиваться из почек корневиш.

Как декоративные выращивают лилию, тюльпан, безвременник, гиацинт (*Hyacinthus*), рябчик (*Fritillaria*), купену, ландыш, пролеску, мускари, или гадючий лук (*Muscari*). Особенно интересен безвременник, который цветет крупными яркими цветками осенью, а плодоносит в начале лета. Два североафриканских вида спаржи — спаржу перистую (*A. plumosus*) и спаржу Шпренгера (*A. schprengerii*) часто выращивают как декоративные комнатные растения.

Ряд систематиков считает возможным разделять семейство Лилейные на несколько семейств: Ландышевые (*Coniellariaceae*), Луковые (*Alliaceae*), Спаржевые (*Asparagaceae*) и др.

Семейство Осоковые (*Cyperaceae*). Включает около 85 родов и более 3 тыс. видов. Космополиты. Наибольшее видовое разнообразие присуще тропикам. В умеренной и холодной зонах число видов осок незначительно, но они занимают существенное место в растительном покрове благодаря тому, что представлены огромным числом особей. Особенно велика их численность на болотах. Как правило, осоки — многолетние травы, однолетники среди них встречаются редко. Короткокорневишные осоки образуют на болотах высокие дернины — кочки. Побеги с очередным *трехрядным* листорасположением, так как их стебель *трехгранный*. Листья линейные, с замкнутым (сросшимся краями) влагалищем и острыми и жесткими краями пластинки (в стенках их клеток много кремнезема). Метаморфозы побега обычно представлены короткими или длинными корневищами и редко — клубнями побегового происхождения (сыть съедобная — *Cyperus esculentum*).

Для осоковых характерны агрегатные колосовидные, головчатые или метельчатые соцветия, состоящие из колосков (обычно многоцветковых). Актиноморфные цветки обоеполые или однополые. Простой околоцветник представлен пленками, чешуйками, щетинками или

волосками. Иногда цветки голые. Андроей братственный, состоящий из трех тычинок. Гинецей паракарпный, образован двумя или тремя плодолистиками, завязь верхняя, с одним семязачатком. Плод — орех. Семена с крахмалистым эндоспермом, окружающим располагающийся в центре семени зародыш.

Мелкие пустынные и горные виды осок (*Carex*) считаются неплохими пастбишными растениями. Но в целом как кормовые растения они малоценны из-за жестких листьев, содержащих мало питательных элементов. Ряд болотных видов осок, камыш (*Scirpus*) и пушица (*Eriophorum*) участвуют в торфообразовательном процессе.

К осоковым относится широко известный папирус (*Cyperus papyrus*). Под названием земляной миндаль в некоторых теплых странах (Италия, Испания и др.) выращивают сыть съедобную, или чуфу. На ее многочисленных подземных столонах образуются мелкие (до 3 см) клубни, содержащие до 25% масла, много крахмала и белка.

Самый крупный род семейства — осока (*Carex*) насчитывает около 2 тыс. видов. Для осок типичны голые однополые цветки (рис. 161). Мужской цветок состоит всего из трех тычинок, выходящих из пазухи прицветника. Женский цветок, представленный только одним пестиком, окружен своеобразным «мешочком», образованным сросшимися краями прицветником. «Мешочек» сохраняется и вокруг сформировавшегося плода — трехгранного или сплюснутого ореха.

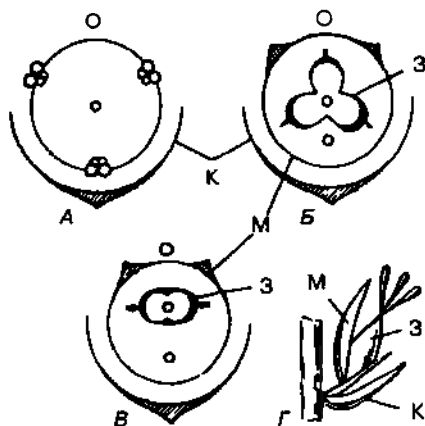


Рис. 161. Осока (*Carex* sp.) (по И. И. Андреевой, Л. С. Родман, 1999, с изм.): А — диаграмма мужского цветка; Б, Б' — диаграммы женских цветков с гинецеем, образованным тремя (Б) и двумя (Б') плодолистиками; Г — схема женского цветка (К — кроющий лист, М — мешочек, З — завязь)

У осок цветки собраны в колосья. У одних видов (равноколосных осок) в соцветиях находятся и мужские, и женские цветки, одни из которых располагаются в нижней части соцветия, другие — в верхней (осока заячья — *C. leporina*, осока лисья — *C. vulpina* и др.). У разноколосных осок в соцветиях находятся цветки только одного пола. При этом колосья с разными цветками хорошо различимы друг от друга по внешнему виду. Разноколосные осоки могут быть однодомными (осока острая — *C. acuta*, осока пузырчатая — *C. visicaria*) или двудомными (осока двудомная — *C. dioica*).

Пушица (*Eriophorum*) — род, состоящий из 20 видов, распространенных преимущественно в Северном полушарии и представленных многолетними травами. Цветки собраны в колосья, обоеполые. Околоцветник состоит из многочисленных волосков, которые сильно разрастаются ко времени образования плодов, превращаясь в своеобразную пуховку. Пушица играет большую роль в торфообразовательном процессе.

Камыш (*Scirpus*) — род, насчитывающий до 400 видов, широко распространенных на всех континентах. В основном многолетние корневишные растения, встречающиеся обычно по берегам водоемов, мелководьям, на болотах.

Наиболее распространен камыш лесной (*S. sylvaticus*), обитающий на низинных болотах, в заболоченных лесах и на лугах, по берегам водоемов и в канавах. Камышом в народе обычно называют другое растение — рогоз (*Thypha*).

Семейство Мятликовые (Poaceae), или Злаки (Gramineae). Мятликовые относятся к числу тех семейств, которые играют огромную роль в жизни человека. В семействе насчитывают до 800 родов и около 11,5 тыс. видов. В России мятликовые представлены примерно 1 тыс. видов, относящихся к 145 родам. Космополиты. Обычно доминируют на лугах, в степях, саваннах, прериях и пампасах. Многолетние или однолетние травы. Однако у побегов гигантских трав — бамбуков (*Bambusa* и др.), достигающих у растений некоторых видов высоты 30 м, стебли сильно одревесневают, но вторичного утолщения у них нет. У большинства злаков стебель полый — *соломина*, с утолщенными узлами. Выполненные (не полые) стебли имеют побеги кукурузы (*Zea*), проса (*Panicum*) и сахарного тростника (*Saccharum*). Листорасположение очередное, *двурядное*. Листья простые, сидячие, с хорошо выраженными трубчатыми влагалищами — обычно незамкнутыми, т.е. не сросшимися краями (рис. 162). Замкнутые влагалища характерны для ежи (*Dactylis*), костреца (*Bromopsis*), перловника (*Melica*) и некоторых

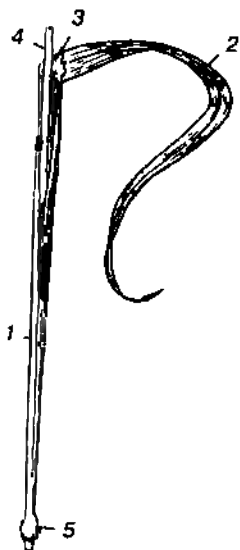


Рис. 162. Строение листа злаков (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999):
1 — листовое влагалище;
2 — пластинка; 3 — язычок;
4 — стебель; 5 — узел,
от которого отходит лист

других растений. Влагалища защищают интеркалярную меристему, находящуюся в основаниях междоузлий, придают дополнительную прочность стеблю. Листовая пластинка линейная, реже — ланцетная, с параллельным жилкованием. В основании пластинки могут образовываться пленчатые выросты, называемые язычком и ушками. Наличие и степень выраженности этих выростов — важный систематический признак. Полагают, что язычок и ушки защищают влагалище от проникновения в него воды, а вместе с ней и патогенных микроорганизмов. У бамбуков листья черешчатые.

Все многолетние мятликовые — корневишные травы с *базитонным* типом ветвления побегов. Нижняя часть побега с сильно укороченными междоузлиями стебля, на которой образуются боковые побеги, называется *зоной кушения* (рис. 163). У хлебных злаков (пшеница — *Triticum*, рожь — *Secale*, ячмень — *Hordeum*) в зоне кушения формируются

обычно от трех до пяти боковых побегов (побегов кушения), у дикорастущих луговых растений — до 30 (возрастающих порядков ветвления).

Злаки, у которых боковые побеги, образующиеся в зоне кушения побегов предыдущего порядка, растут сразу ортотропно (вертикально), называют *плотнокустовыми* (белоус торчащий — *Nardus stricta*, ковыль — *Stipa*). У *рыхлокустовых* злаков боковые побеги имеют небольшую, но хорошо выраженную нижнюю плагитропную (горизонтальную) часть. Зона кушения у этих растений находится обычно в почве (тимopheевка луговая — *Phleum pratensis*, ежа сборная — *Dactylis glomerata*, овсяница луговая — *Festuca pratensis*). У *корневишных* злаков боковые побеги, прежде чем выйти на поверхность почвы, развиваются сначала какое-то время в почве как корневища (пырей ползучий — *Elytrigia repens*, тростник южный — *Phragmites australis*).

У всех злаков цветки собраны в простые моноподиальные соцветия — колосья, которые принято называть колосками. Число цветков в колоске варьируется обычно от одного до 30.

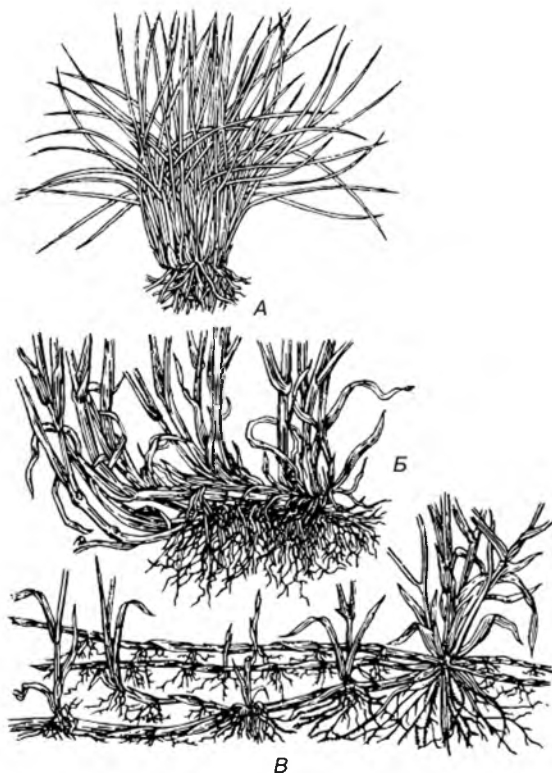


Рис. 163. Кушение злаков (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999):

- А — плотнокустовой злак (белоус торчащий — *Nardus stricta*);
 Б — рыхлокустовой злак (тимopheвка луговая — *Phleum pratense*);
 В — корневищный злак (пырей ползучий — *Elytrigia repens*)

Типичный многоцветковый колосок состоит из оси, в нижней части которой располагаются чешуи, не несущие в пазухах цветков (рис. 164). Эти чешуи называют *колосковыми*. Число их может варьироваться от одной (у плевела — *Lolium*) до нескольких (просо, рис — *Oryza* и др.). У подавляющего большинства злаков их две. Часто колосковые чешуи несут на верхушке длинные *ости*. Выше по оси колоска располагаются *нижние цветковые чешуи* — прицветники, в пазухах которых образуются цветки. Эти чешуи обычно тоже завершаются остью. Так как колосковые и нижние цветковые чешуи — видоизмененные листья, считают, что сама чешуя представляет собой листовое влагалище, а ее ость — сильно редуцированную (до срединной жилки) листовую пластинку.

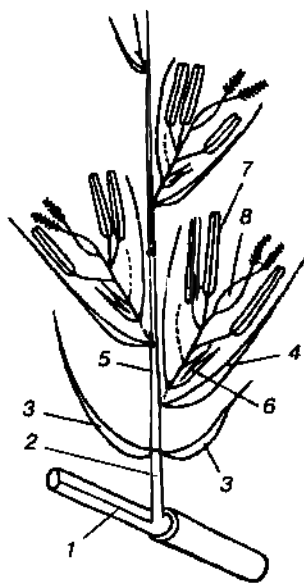


Рис. 164. Схема строения колоска злаков (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

- 1 — ось сложного колоса;
- 2 — ось колоска;
- 3 — колосковые чешуи;
- 4 — нижняя цветковая чешуя;
- 5 — верхняя цветковая чешуя;
- 6 — лодикулы; 7 — тычинки;
- 8 — пестик

сахарного тростника и бамбука сохраняются оба круга тычинок, т.е. их шесть. Пыльники прикреплены к длинной тычиночной нити своей серединой, что делает их подвижными — качающимися. У мятликовых наблюдается как самоопыление (просо, пшеница, ячмень и др.), так и перекрестное опыление (коострец, рожь, тимopheевка и др.). Гинецей паракарпный. Пестик образован обычно двумя, реже тремя плодolistиками. Двухлопастное рыльце перистое, что позволяет ему лучше улавливать пыльцу. Завязь верхняя, с одним семязачатком. Типичная формула цветка: $\uparrow P_{(2)+2} A_3 \underline{G}_{(2)}$.

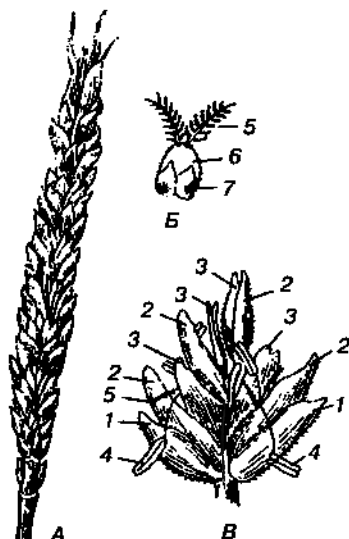
В свою очередь колоски собраны в сложные соцветия: сложный колос, метелку, султан (метелку с укороченными осями) и редко — в початок (рис. 165).

Цветки мятликовых обычно обоеполые, однополые встречаются редко (кукуруза). В строении цветка четко отражается его приспособленность к анемофилии. За исходную модель цветка злаков принимают трехмерный цветок лилейных, но он типичен только для немногих злаков тропиков. У большинства же злаков наружный круг простого околоцветника представлен двумя сросшимися листочками — *верхней цветковой чешуей*. Внутренний круг околоцветника состоит тоже из двух маленьких свободных листочков, называемых *лодикулами*. Лодикулы обеспечивают раскрытие цветка во время цветения: набухая, они раздвигают нижнюю и верхнюю цветковые чешуи, которые до этого момента плотно сомкнуты. У некоторых растений (кукуруза, лисохвост — *Alopecurus*) лодикул нет.

Андроцей братственный, у большинства растений представлен лишь тремя тычинками наружного круга (типичный для однодольных внутренний круг тычинок редуцирован). У риса,

Рис. 165. Строение сложного колоса пшеницы (*Triticum sp.*) (по И.И. Андреевой, Л.С. Родман, 1999, с изм.):

А — сложный колос; *Б* — колосок;
В — цветок с удаленной верхней цветковой чешуей; 1 — колосковые чешуи; 2 — нижняя цветковая чешуя; 3 — верхняя цветковая чешуя; 4 — пыльники; 5 — рыльце; 6 — завязь; 7 — лодикулы



Плод — зерновка. У некоторых бамбуков плод ореховидный — с одревесневающим околоплодником или даже ягодовидный — с мясистым и сочным околоплодником и тонкой кожурой у семени. Семя с хорошо развитым мучнистым эндоспермом, занимающим большую его часть и содержащим в основном крахмал. Относительно небольшой зародыш располагается сбоку от эндосперма.

В процессе приспособления к анемофилии у мятликовых сформировались признаки строения, делающие их похожими на осоковые. Особенно трудно их отличить в нецветущем состоянии. Представляется целесообразным подчеркнуть их различия (табл. 14.1).

Таблица 14.1

Мятликовые	Осоковые
Стебель цилиндрический, с утолщенными узлами и полыми междоузлиями (соломина)	Стебель трехгранный, с неутолщенными узлами, выполненный
Листорасположение двурядное	Листорасположение трехрядное
Влагалища листьев обычно не замкнутые, имеется язычок	Влагалища листьев замкнутые, язычка нет
Имеется околоцветник, состоящий из чешуй	Околоцветник обычно отсутствует

В семействе выделяют несколько подсемейств. Наибольшее значение имеют подсемейства Бамбуковые, Мятликовые и Просовые.

Подсемейство Бамбуковые (*Bambusoideae*). Представители этого подсемейства — обитатели субтропиков и тропиков. Особенно разнообразны они в тропической Азии. Дикорастущие бамбуки из рода Саса (*Sasa*) с побегами высотой до 3 м можно встретить на Сахалине и Курильских островах. Бамбуки — наиболее древняя группа мятликовых, представленная многолетними корневишными травами с сильно одревесневающими стеблями побегов, достигающих у некоторых видов высоты 30–40 м. Листья черешчатые, с относительно широкой ланцетовидной пластинкой. Соцветие — верхушечная или пазушная метелка, состоящая из одно-, двух-, трех- или четырехцветковых колосков. Самые примитивные среди злаков цветки отличаются меньшей степенью редукции. У них имеется две-три лодикулы и от шести до 30 тычинок, расположенных в два круга. Пестик состоит из двух-трех плодолистиков. Плод может быть ореховидным или ягодовидным. Семена съедобны.

Среди бамбуков встречается много монокарпиков, цветущих и плодоносящих лишь раз в жизни, а потом отмирающих.

Культивируют бамбук обыкновенный (*Bambusa vulgaris*) — монокарпик с побегами высотой до 20 м и очень прочными стеблями, а также один из самых больших бамбуков — монокарпический дендрокаламус гигантский (*Dendrocalamus giganteus*), побеги которого достигают высоты 40 м при диаметре стебля более 25 см. Одно растение состоит из 300–400 побегов и выглядит как маленькая роща.

Подсемейство Мятликовые (*Poaceae*). К этому подсемейству относится большинство видов внетропических злаков, представленных многолетними и однолетними травами. Соцветие — метелка, султан или сложный колос, редко — початок. Колоски с одним-двумя или большим числом цветков. Пестик образован двумя плодолистиками.

Пшеница (*Triticum*) — род, насчитывающий около 30 видов, из которых лишь четыре дикорастущих. Однолетние или двулетние растения. Центр видового разнообразия — Закавказье. Дикорастущие виды встречаются также на севере Ирака, юге Турции и на прилегающих территориях Сирии и Ирана. Культивируемые виды возникли в результате длительного одомашнивания и гибридизации дикорастущих видов с имевшимися сортами. На сегодняшний день в мире насчитывают более 4 тыс. сортов пшеницы. В России районировано более 100 сортов твердой и мягкой пшеницы.

Культивируют два вида пшеницы: мягкую (*T. aestivum*) и твердую (*T. durum*), известные только в культуре. У пшеницы мягкой зернов-

ка с хорошо выраженной летучкой (хохолком), на поперечном срезе округлая, мучнистая. Содержит до 14% белка, 80% крахмала и 2% жира.

У пшеницы твердой зерновка со слабо выраженным хохолком, на поперечном срезе гранистая, стекловидная. Содержит больше белка и меньше крахмала.

Ячмень (*Hordeum*) — род, включающий около 20 видов. Однолетние и многолетние растения. Родина — Передняя Азия. Одно из самых древних среди культивируемых растений (выращивают с VI в. до н.э.). У листьев хорошо выражены ушки, но нет язычка. Соцветие — сложный колос; на каждом уступе его оси располагается по три одноцветковых колоска. Колосковые чешуи щетинковидные. У нижних цветковых чешуй длинные ости. Самоопыляющееся растение. Зерновки могут быть голыми и пленчатыми (к ним могут прирастать цветковые чешуи). Культивируют два вида: ячмень обыкновенный (*H. vulgare*), у которого плоды образуются во всех трех колосках, располагающихся на уступе сложного колоса, и ячмень двурядный (*H. distichon*), у которого зерновка образуется лишь в одном — центральном колоске.

Рожь (*Secale*) — род, в состав которого входят около десяти видов, представленных однолетними или многолетними травами. Возделывают рожь посевную (*Secale cereale*), родина которой — Малая Азия. Колоски — двухцветковые. Перекрестноопыляемое растение. По содержанию и качеству питательных веществ в зерновках рожь уступает пшенице.

Рис (*Oryza*) — род, включающий около 25 видов однолетних и многолетних трав, центром его происхождения считается Африка. Соцветие — верхушечная метелка до 40 см длиной. Колоски одноцветковые. Андроей представлен шестью тычинками. Самоопыляющиеся растения. В основном выращивают рис посевной (*O. sativa*), который происходит из Юго-Восточной Индии и Юго-Западного Китая. В этих странах рис возделывают уже более 4 тыс. лет. В России выращивают на Дальнем Востоке и в Краснодарском крае.

Овес (*Avena*) — род, насчитывающий до 70 видов многолетних и однолетних трав. Широко культивируют овес посевной (*A. sativa*), который известен только в культуре. Предполагаемая его родина — Передняя Азия. Может расти на высоте до 4 тыс. м. Листья с хорошо выраженным язычком и ушками. Соцветие метелка, колоски двухцветковые. Самоопылитель. В зерновках содержится до 6% жира — в 2–4 раза больше, чем у хлебных злаков. Ценный корм для лошадей.

Подсемейство Просовые (*Panicoideae*). Подсемейство представлено одно- и многолетними травами. Особенность строения листа — воло-

сковидный язычок. Соцветия терминальные или пазушные: метелка, султан, початок. Колоски двух- или одноцветковые. В двухцветковых колосках один часто редуцируется. Колосковых чешуй обычно более двух.

Просо (*Panicum*) — наиболее крупный и полиморфный род, насчитывающий около 500 видов, обитающих в основном в тропиках и субтропиках Америки и Африки. Преимущественно степные и лесостепные виды. Отличаются повышенной засухоустойчивостью. Соцветие — метелка, состоящая из двухцветковых колосков, нижний из которых обычно стерильный. Культивируют обычно просо обыкновенное (*P. miliaceum*), зерновки которого отличаются наиболее высоким содержанием белка (до 14%) среди всех крупяных культур.

Сорго (*Sorghum*) — род, включающий более 30 видов однолетних и многолетних растений, обитающих во всех климатических зонах планеты. Родина — экваториальная Африка. У побегов выполненные стебли. Соцветие — верхушечная метелка, колоски двухцветковые, но развивается только один цветок. Наибольшую ценность имеют сорго хлебное, или дурра (*S. durra*), и сорго китайское, или гаолян (*S. chinense*). Из соцветий сорго веничного (*S. technicum*) делают веники.

Кукуруза (*Zea mays*) — единственный вид рода, аборигенное травянистое однолетнее растение Америки высотой до 5 м. Стебель выполненный. Листья линейно-ланцетные, длиной до 1,5 м, с хорошо выраженным язычком. Цветки однополые, без лодикул. Растение однодомное. Мужские цветки находятся в двухцветковых колосках, собранных в верхушечную метелку. Женские цветки собраны в двухцветковые колоски, которые размещаются на оси початка — пазушного соцветия. На одном растении образуется два или три початка. Початок окружен оберткой, образованной разросшимися основаниями листьев. У пестиков очень длинный столбик (до 45 см), выносящий рыльце за пределы обертки початка. Так как один из двух женских цветков редуцирован, в каждом колоске початка образуется лишь одна зерновка.

Сахарный тростник (*Saccharum*) — род, в котором выделяют 15 видов многолетних травянистых растений высотой до 6 м, родиной которых считают тропики Юго-Восточной Азии. Распространены в тропиках и субтропиках по всему земному шару. Стебель выполненный. Пластинки листьев широколинейные, длиной до 1,5–2 м. Соцветие — терминальная метелка длиной до 50 см. Колоски одноцветковые. В клеточном соке клеток паренхимы стебля накапливается в виде запасного вещества сахароза. Культивируют сахарный тростник благородный (*S. officinarum*), который в дикорастущем состоянии не встречается.

В последнее время в мире возрос интерес к еще одному представителю этого подсемейства — роду Мискантус, или Веерник (*Miscanthus*), насчитывающему до 40 видов многолетних трав, распространенных в тропиках и субтропиках Азии, Африки и Австралии. Побеги мискантуса гигантского (*M. giganteus*) — вида гибридного происхождения — достигают высоты 3 м. После посева это растение в течение 30 лет может давать ежегодно до 300 ц зеленой массы с 1 га. После ее переработки получают биоэнергетическое топливо. Сейчас его уже вырабатывают из семян рапса, сои, побегов кукурузы.

Контрольные вопросы

Каковы критерии примитивности и продвинутости вегетативных и генеративных органов покрытосеменных? Какими признаками, кроме строения зародыша, отличаются двудольные и однодольные растения? Какой из подклассов покрытосеменных считается наиболее примитивным, архаичным? Какие подклассы магнолиофитов считаются эволюционно наиболее продвинутыми и почему? Какие подсемейства выделяют в семействе Розовые? Какие плоды типичны для пасленовых? Какие типы цветков известны в семействе Астровые? Какие представители астровых являются наиболее распространенными пищевыми, лекарственными и декоративными растениями? По каким признакам осоковые отличаются от злаковых? Какие злаки имеют наибольшее хозяйственное значение? Какие лилейные считаются наиболее ценными декоративными растениями?

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Глава 15. ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ КАК НАУКА

Науку, занимающуюся изучением отношений организмов между собой и окружающей средой, называют *экологией*. Термин «экология» (от греч. «ойкос» — дом и «логос» — учение) предложил в 1866 г. немецкий зоолог Э. Геккель. Объектами экологии могут быть разные уровни организации живой материи — организмы, популяции, биоценозы и экосистемы разного уровня, вплоть до всей биосферы. *Биосфера* — оболочка планеты, в которой благодаря деятельности живых организмов солнечная энергия трансформируется в химическую, образуются органические вещества биогенного происхождения и происходят биогеохимические превращения веществ. *Экосистема* — устойчивая сложившаяся совокупность организмов и неживых компонентов, в которой происходят процессы круговорота веществ и энергии.

Экология растений изучает взаимоотношения между растительными организмами и между ними и средой их обитания. Она является научной основой для проведения исследований по ресурсоведению, интродукции и акклиматизации растений, разработке новых технологий их выращивания и, что особенно актуально сегодня, помогает решать вопросы охраны природы. Экология растений изучает отдельные растения, растительные популяции, фитоценозы.

Большую роль играет экология растений и в агропроизводстве. Повышение продуктивности культивируемых растений возможно только на основе выявленных ею закономерностей. Экологически грамотное применение всего ряда агротехнических приемов: вспашки, орошения, внесения удобрений и т.д. — позволит создать растениям условия, при которых они в данной конкретной местности могут дать максимальный урожай.

В зависимости от уровня организации объектов исследования выделяют три раздела экологии растений: аутоэкологию, демэкологию и синэкологию.

Аутэкология (от греч. «аутос» — сам) — экология организмов. Она изучает влияние среды на конкретные организмы, их приспособительные (адаптивные) способности, проявляющиеся в морфолого-физиологических изменениях, позволяющие им выживать в конкретных условиях окружающей среды.

Демэкология (от греч. «демос» — народ) — экология популяций — изучает закономерности изменения численности популяций, их возрастную и половую структуру, взаимоотношения с другими популяциями.

Синэкология (от греч. «син» — вместе) — экология сообществ — исследует состав, строение и многообразие растительных сообществ — фитоценозов. Изучает она и экологию сообществ культивируемых растений — агроценозов.

Под *средой обитания* понимают совокупность разнообразных абиотических и биотических условий, прямо или косвенно влияющих на организм или систему организмов. Элементы среды, влияющие на морфолого-функциональную организацию организма, называются *экологическими факторами*.

Выделяют факторы *абиотические*, включающие специфику климата на конкретной территории, особенности светового режима, физико-химические свойства субстрата, на котором обитают растения, и *биотические* факторы, возникающие в результате взаимодействия организмов друг с другом. Существуют еще и *антропогенные (антропические)* факторы, обусловленные деятельностью человека.

Пространственно ограниченную совокупность условий абиотической и биотической среды, обеспечивающую нормальное развитие особей, популяций или вида в целом, называют *местообитанием* вида.

Экологические факторы могут оказывать на растительный организм как *прямое*, так и *косвенное* влияние, изменяя степень воздействия иных факторов среды. Например, северный склон холма будет более холодным, чем южный (косвенное влияние рельефа), а песчаная почва окажется более сухой, чем глинистая, при равном количестве осадков (косвенное влияние состава почвы). Высокие лесные деревья, задерживая свет, оказывают тем самым негативное влияние на развитие травянистых растений (косвенное действие биотического фактора).

Степень воздействия какого-либо экологического фактора зависит от его интенсивности (рис. 166). Для нормального развития каждого растения необходимо лишь какое-то определенное значение фактора — оптимальное для него. При усилении или уменьшении его интенсивности уровень жизнедеятельности растения будет снижаться. Естественно, что для каждого вида растений оптимальное значение

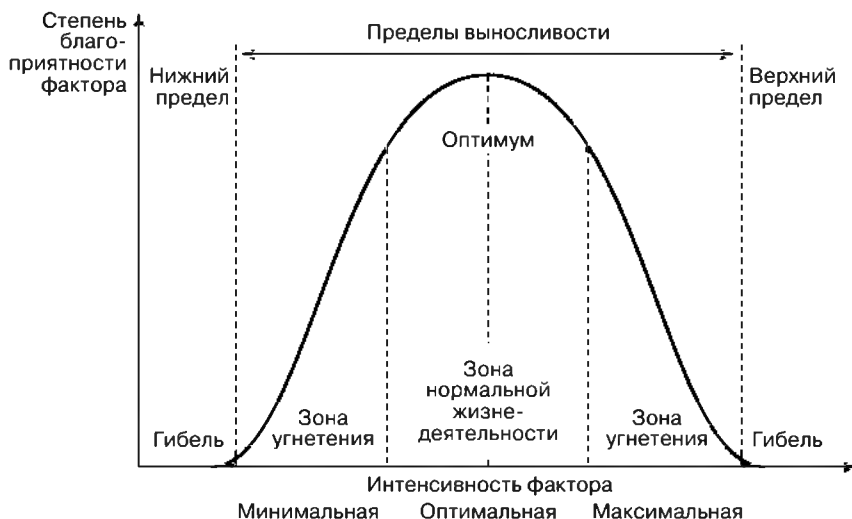


Рис. 166. Изменение жизнедеятельности организмов в зависимости от интенсивности фактора (по Л.С. Родман, 2006)

фактора будет разным. Растения одних видов могут быть теплолюбивыми (баобаб, пальма), других — холодостойкими (лиственница) и т.д.

Максимальное и минимальное значение фактора, при котором растение еще может существовать, называют *пределами выносливости*. Пределы выносливости между критическими точками называют *экологической валентностью* по отношению к конкретному фактору среды. Этот показатель говорит о способности вида выживать в разных условиях среды. Растения одних видов способны выдерживать существенные отклонения от оптимального значения фактора, т.е. отличаются широким *диапазоном экологической валентности*, других — нет. Растения с широкой экологической валентностью называют *эвритопными*, с узкой — *стенотопными*.

Чувствительность растений к экологическому фактору может меняться в их онтогенезе. Так, сеянцы многих древесных пород переносят зимние морозы значительно лучше, чем молодые растения, вступившие в репродуктивный период. Молодые елочки могут расти только под пологом леса, а взрослые ели хорошо переносят прямой солнечный свет.

На каждое растение постоянно действует весь комплекс экологических факторов, но их значение, естественно, неодинаково. Тот фактор, значение которого приближается к пределам выносливости или превосходит их, называют *лимитирующим фактором*. Обычно развитие

растений в первую очередь зависит от действия именно лимитирующих факторов. Понятно, что в пустынях лимитирующим фактором будет вода, а в тундре — температура. Действие лимитирующего фактора проявляется даже при оптимальных значениях всех остальных факторов.

Такое сочетание условий внешней среды, при котором наблюдается наиболее интенсивное развитие организмов, называют *биологическим оптимумом*. Большое практическое значение имеет установление биологических оптимумов для возделываемых растений. Культивирование их при таких условиях дает возможность добиться их наивысшей продуктивности.

В ходе длительной эволюции растения сумели приспособиться к жизни в разных условиях внешней среды. Этот процесс получил название *адаптации*. Благодаря адаптации у растений сформировались специфические жизненные формы — *экоморфы*, отражающие их приспособленность к конкретным условиям среды (водные растения, суккуленты и т.д.). При становлении какой-либо жизненной формы наблюдается явление *конвергенции* — внешнее сходство растений, относящихся к разным систематическим группам, возникающее как приспособление к сходным условиям обитания. Например, такие далеко не родственные растения, как кактусы и молочаи, бывают обычно представлены стеблевыми суккулентами.

Группы растений, сходные по строению, отражающему их приспособление к какому-то лимитирующему фактору, также называют *экологическими группами растений*, или *экологическими группами видов*.

Контрольные вопросы

Что изучает экология? Какие разделы экологии выделяют? Что такое среда обитания? Что такое экологический фактор? Какой фактор называют лимитирующим? Что такое экоморфы?

Глава 16. АБИОТИЧЕСКИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

16.1. Свет как экологический фактор

Свет относят к климатическим экологическим факторам. Это один из важнейших основополагающих факторов, обеспечивающий жизнь на планете. Благодаря световой энергии в фотосинтезирующих орга-

низмах происходит процесс синтеза органических веществ из неорганических — процесс фотосинтеза. На развитие растений свет оказывает разнообразное воздействие: от стимуляции прорастания семян до регуляции перехода в репродуктивное состояние. Продолжительность светового дня — важнейший фактор, влияющий на темп и ритм развития растений, на скорость прохождения ими стадий онтогенеза. Суточная и сезонная периодичность роста и развития растений тоже определяются в основном продолжительностью светового дня и интенсивностью светового потока. Важную роль играет и спектральный состав света.

Освещенность поверхности Земли варьируется в широких пределах и зависит от высоты стояния солнца, длины светового дня и прозрачности атмосферы. Интенсивность света изменяется в течение суток и определяется временем года. Неодинаково в разных регионах планеты и соотношение длинноволновых (красных) и коротковолновых (синих и ультрафиолетовых) лучей. Коротковолновые лучи больше, чем длинноволновые, поглощаются и рассеиваются атмосферой. Поэтому в горах всегда больше коротковолновой солнечной радиации. Область *фотосинтетически активной радиации* (ФАР) включает лучи длиной 380–710 нм.

В высотных широтах преобладает рассеянная радиация, а в зоне тропиков — прямая. Рассеянная радиация содержит в полдень примерно в 2 раза больше желто-красных лучей, чем прямая. Поскольку ФАР максимальна в области *оранжево-красных* лучей (длина волн 600–680 нм), коэффициент использования растениями рассеянной радиации выше, чем прямой. Растения Земли используют для фотосинтеза не более 1% солнечной радиации.

Инфракрасные лучи (длина волны более 700 нм) несут около 45% энергии, достигающей поверхности Земли. Это тепловые лучи, повышающие температуру окружающей среды и многих организмов. *Ультрафиолетовая* (короткая) радиация (длина волн менее 290 нм) для организмов губительна. Она задерживается *озоновым слоем атмосферы*, находящимся на высоте 20–22 км. Загрязнение атмосферы приводит к образованию озоновых дыр, через которые ультрафиолетовая радиация может достигать поверхности планеты и уничтожать все живое.

Растения разных видов предъявляют неодинаковые требования к свету. В связи с этим принято разделять их на три группы: световые, теневыносливые и теневые.

Световые растения, или *гелиофиты* (от греч. «гелиос» — солнце и «фитон» — растение), — светолюбивые растения, способные нормально развиваться только при полном освещении. Незначительное за-

тенение вызывает угнетение их жизнедеятельности. Обитают они преимущественно в степях, полупустынях и пустынях, где растения обычно не затеняют друг друга. В лесной и лесостепной зонах к гелиофитам относятся растения, обитающие на лугах, полянах, опушках и других открытых местах (иван-чай, колокольчик, очитки, мать-и-мачеха, подорожник и др.).

К светолюбивым растениям относится подавляющее большинство сельскохозяйственных культур. Все полевые культуры: пшеница, рожь, ячмень, овес, картофель, свекла, морковь, капуста и многие другие — дают высокие урожаи только при выращивании в условиях высокой освещенности. Особенно требователен к свету рис. От интенсивности света в течение вегетационного периода зависит содержание сахара в корнеплодах сахарной свеклы, содержание масла в семенах льна и конопли. Достаточная освещенность культивируемых растений достигается их оптимальным размещением — густотой стояния (площадью питания), которая обеспечивает получение максимального урожая с единицы площади.

Теневыносливые растения — сциогелиофиты, или гелиосциофиты, могут нормально развиваться в условиях затенения, но оптимальными для них являются условия полного освещения. В эту группу растений входят многие травянистые растения (ежа сборная, крапива, сныть и др.), а также основные лесообразующие породы. По мере увеличения теневыносливости они располагаются в такой последовательности: лиственница, береза, сосна, осина, ива, дуб, клен, липа, ель, пихта.

Теневые растения — сциофиты (от греч. «сцио» — тень) на прямом свете расти не могут, но хорошо развиваются в условиях затенения. К ним относятся травянистые растения лесов, глубоких оврагов (мхи, папоротники, копытень, кислица, грушанка, майник, вороний глаз и др.). Многие сциофиты поражают своей способностью выживать при минимальном доступе света. Для растений нашей флоры фотосинтез может идти при освещенности, достигающей лишь $1/90$ от полной освещенности (условия с меньшей освещенностью называют мертвой лесной тенью). Для растений тропиков этот показатель еще ниже — $1/120$.

Влияние света сказывается на разнообразных сторонах жизнедеятельности растений. Во многом от него зависит форма роста растений, так как интенсивный свет обычно подавляет ростовые процессы. На открытых, хорошо освещенных местах у древесных растений формируются относительно невысокие раскидистые кроны (сосна, дуб). Травы с розеточными побегами тоже обычно чаще встречаются на солнечных местах (одуванчик, подорожник). В затененных условиях леса сосны

преимущественно растут в высоту. Из-за недостатка света у них быстро отмирают и опадают боковые ветви, в результате чего относительно небольшая крона имеется лишь на самой верхушке ствола.

Тормозящее действие света на рост побегов можно наблюдать на примере побегов картофеля, развивающихся из почек клубня на свету и в темноте. На свету у этих побегов формируются метамеры с толстыми и очень короткими междоузлиями, а в темноте — с очень длинными и тонкими. Так как у таких побегов вместо хлоропластов образуются *этиопласты* — пластиды, не содержащие хлорофилла, такие побеги отличаются белой окраской и называются *этиолированными*.

При загущенных посевах недостаточное освещение вызывает удлинение нижних междоузлий стебля побегов, причем не за счет деления клеток, а в результате их удлинения. Такие стебли обычно очень непрочные — не выдерживая массы растения, они полегают. Это приводит к снижению продуктивности растений и осложнениям с уборкой урожая (например у зерновых культур).

Свет оказывает заметное влияние на расположение листьев растений в пространстве. У большинства растений пластинки листьев расположены таким образом, что они в минимальной степени затеняют друг друга. Это явление получило название *листовой мозаики*. Особенно хорошо она выражена у винограда, вяза, плюща. Такое эффективное использование света достигается различной длиной черешков листьев и разными размерами и формой их листовых пластинок (гетерофиллией). У некоторых растений, например эвкалиптов, листовые пластинки всегда повернуты к солнцу ребром, что делает эвкалиптовые леса очень светлыми.

У так называемых *компасных* растений все листья располагаются в одной плоскости — их пластинки обращены нижней и верхней сторонами на запад и восток, а боковыми узкими сторонами (краями) на север и юг. Это позволяет листьям избегать перегрева в самое жаркое время дня. Наиболее известное из таких растений — дикорастущий салат-латук.

Действие света сказывается не только на внешнем, но и на внутреннем строении растений. У светолюбивых растений в листьях хорошо развит столбчатый мезофилл, более выражена система проводящих пучков (жилок). Эпидерма их состоит из толстостенных клеток и имеет на поверхности толстую кутикулу (часто с восковым налетом), многочисленные трихомы и большое число погруженных устьиц. Все это защищает лист от перегрева.

У листьев сциофитов пластинка намного тоньше, чем у гелиофитов. В ней слабо развит столбчатый мезофилл, менее густая сеть жилок. У эпидермы мало устьиц и слабо выражена кутикула.

Различия между светолюбивыми и теневыми растениями проявляются и на клеточном уровне. В клетках мезофилла гелиофитов хлоропласты более многочисленные и мелкие. У них лучше развита система тилакоидов и больше гран. Все это обеспечивает значительное увеличение фотосинтезирующей поверхности.

К гелиофитам относятся растения с особым типом фотосинтеза (C_4 -растения), способные к использованию CO_2 , освободившегося в процессе дыхания. У этих растений фотосинтез может идти при высоких температурах и закрытых устьицах. Обычно это растения засушливых местообитаний, относящиеся к семействам Мятликовые, Маревые, Молочайные, Кактусовые, Амарантовые. Многие C_4 -растения отличаются высокой продуктивностью (кукуруза, сахарный тростник).

У сциофитов по сравнению с гелиофитами хлоропластов в клетках мезофилла меньше, но они намного крупнее и содержат больше хлорофилла, что обеспечивает фотосинтез при невысокой освещенности. У этих растений лучше выражена способность хлоропластов перемещаться по клетке и занимать в зависимости от степени освещенности наиболее оптимальное положение для осуществления фотосинтеза.

Следует учитывать, что в онтогенезе растения его отношение к свету может значительно изменяться: многие деревья и многолетние травы на ранних этапах онтогенеза более теневыносливы, чем во взрослом состоянии. В зависимости от условий обитания меняется и анатомия листьев (рис. 167). Например, у сныти весной, до образования листвы у деревьев, развиваются листья со световой структурой, а летом — с теневой. У кустарников и деревьев с густой кроной листья оказываются в условиях разной освещенности: располагающиеся на поверхности кроны имеют строение, типичное для листьев гелиофитов (*световые листья*), а находящиеся в глубине кроны — сциофитов (*теневые листья*).

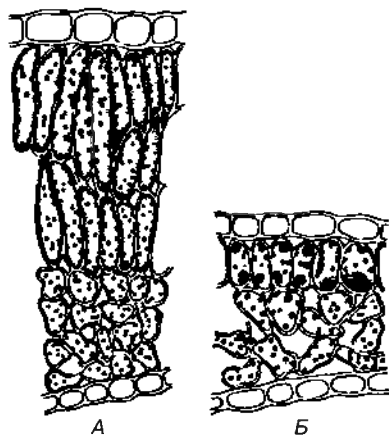


Рис. 167. Поперечные срезы листьев одуванчика (*Taraxacum sp.*), выросшего на солнечном месте (А) и в тени (Б) (по Л.С. Родман, 2006)

Важную роль в жизни растений играет длина светового дня. Реакцию растений на продолжительность светового дня, выражающуюся в изменении процессов роста и развития, называют *фотопериодизмом*. Изменение длины дня — стабильное явление, предопределяющее изменение температуры и других важных для растения экологических факторов. Фотопериодизм — важное приспособление, регулирующее сезонные изменения в развитии растений. Длиной дня определяются важнейшие этапы в развитии растений: начало цветения, формирование запасающих органов и органов вегетативного размножения, листопад и др.

По времени перехода к формированию генеративных органов растения принято делить на *длиннодневные* и *короткодневные*. Во флоре России преобладают длиннодневные растения, цветение которых начинается при длине светового дня 12 ч и более. К ним относятся многие культивируемые растения: картофель, лен, хлебные злаки, овес, плодовые и ягодные культуры. Другие растения могут зацветать только при коротком дне — менее 12 ч (как правило, это растения тропического происхождения). Среди возделываемых к короткодневным относятся рис, кукуруза, подсолнечник, соя, конопля, астра, георгина, хризантема.

У ряда растений могут наблюдаться специфические реакции на длину дня. Так, у растений конопли и льна при коротком дне значительно возрастает содержание масла в семенах, что следует учитывать при выращивании масличных сортов этих растений. С другой стороны, у этих же растений, но при длинном дне значительно повышается качество волокна. Картофель — типичное длиннодневное растение, зацветающее в конце июня. Но наиболее интенсивное образование клубней у него происходит при коротком дне — в сентябре. Редис формирует клубень гипокотильного происхождения только при относительно коротком дне, при длинном — он быстро переходит к цветению и плодоношению, вообще не образуя клубня. Поэтому и выращивают его обычно лишь весной и осенью. Однако селекционерам удалось создать сорта картофеля, редиса и ряда других растений, продуктивность которых не зависит от длины дня.

Фотопериодические реакции (распускание почек, цветение, листопад и др.) могут изменяться под действием других экологических факторов, чаще всего — температуры. Например, в теплую погоду многие деревья начинают цвести раньше, чем обычно. Установлено, что сроки наступления сезонных явлений (*фенодаты*) у растений Европы изменяются в среднем на три дня на каждый градус широты, 5 градусов долготы и на 120 м высоты над уровнем моря. Говоря другими словами, чем

севернее, восточнее или выше находится та или иная местность, тем позднее в ней наступает весна и раньше — осень. Например, граница цветущей черемухи распространяется с юга на север со скоростью 25–50 км в сутки. Наступление *фенофаз* зависит и от условий конкретной местности — ее рельефа, экспозиции.

Многие растения реагируют на изменение времени суток, т.е. у них проявляется *суточный ритм развития*. Наиболее ярко он проявляется в способности растений открывать и закрывать цветки (реже соцветия) в определенное время суток (душистый табак, ослинник, козлобородник, одуванчик).

16.2. Температура как экологический фактор

Тепло, как и свет, является важнейшим условием существования растений. Известно, что диапазон температур, при которых возможно существование организмов на нашей планете, весьма велик: ледниковые цианобактерии выживают при температурах ниже -30°C , а их родственники, обитающие в горячих источниках, прекрасно себя чувствуют при $+80^{\circ}\text{C}$. Для большинства же организмов (в том числе и для растений) оптимальная температура жизнедеятельности — $15\text{--}30^{\circ}\text{C}$. Относительно высокий температурный уровень необходим прежде всего для активизации и повышения интенсивности биохимических и физиологических процессов, протекающих в клетках организма. При повышении температуры (до известных пределов) увеличивается скорость обмена веществ, повышается интенсивность фотосинтеза, что в свою очередь ускоряет процессы роста и развития растений.

Высшие растения, ведущие неподвижный образ жизни, вынуждены были в процессе эволюции приспосабливаться к значительным суточным и сезонным колебаниям температуры. Обитающая в Якутии лиственница сибирская выживает при температурах ниже -70°C и выше $+40^{\circ}\text{C}$. Виды растений, выдерживающие значительные перепады температур, называют *эвритермными* (от греч. «эври» — широкий, «терма» — тепло), а выдерживающие лишь незначительные ее колебания — *стенотермными* (от греч. «стенос» — узкий).

Так как от экватора к полюсам Земли уменьшается высота солнцестояния и угол падения лучей, в этом же направлении уменьшается и количество поступающего тепла. Если на экваторе среднегодовая температура равна $+26,2^{\circ}\text{C}$, то на 60° с.ш. она составляет всего -1°C . Такое распределение тепла по поверхности планеты является основой *широтной зональности и высотной поясности* растительности и почв.

Растения относятся к организмам, которые не могут поддерживать постоянную температуру тела, — она зависит у них от температуры окружающей среды. Такие организмы называют *пойкилотермными*. Организмы с постоянной температурой тела (птицы и млекопитающие) — *гомойотермные* (от греч. «гомойос» — равный). Поэтому для растений температура является важнейшим экологическим фактором. Она влияет на прорастание семян, интенсивность фотосинтеза и дыхания, скорость роста клеток и т.д. У растений разных видов требования к теплу различны. Например, семена хлебных злаков, овса, клевера прорастают при температуре всего $+1-2\text{ }^{\circ}\text{C}$, а у огурца — только при $+20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Многие тропические растения погибают даже при низких положительных температурах. В то время как растения умеренного климата уходят под снег в цветущем состоянии, а весной после его схода как ни в чем не бывало продолжают цвести и плодоносить (звездчатка, маргаритка, фиалка).

По отношению к температурному фактору выделяют *мезотермные* виды — те, которые обитают в областях Земли с безморозным климатом. Для большинства из них предельно низкая температура составляет всего $5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Их низкая холодостойкость объясняется, вероятно, физико-химическими свойствами протопластов, главным образом, входящих в их состав мембран. К *мезотермным* видам относится большинство высших растений. Они растут при достаточно высоких температурах, но могут пережить во время вегетации значительное понижение температуры вплоть до заморозков. Однако даже при небольших отрицательных температурах они прекращают развиваться и переходят в состояние покоя. *Микротермные* виды — обитатели горных областей и тундр. Они способны развиваться при очень низких, даже слабых отрицательных температурах. Предполагают, что в их клетках образуются специфические незамерзающие вещества — *антифризы*.

Приспособление растений как к низким, так и к высоким температурам идет на клеточном, тканевом и организменном уровнях. Обычно при внезапном сильном снижении температуры растения погибают, так как они не успевают подготовиться к такому температурному скачку. В этом случае происходит замерзание воды в межклетниках. Кристаллы льда оттягивают воду из цитоплазмы, вызывая ее обезвоживание, и, разрастаясь, механически травмируют органеллы клетки. При постепенном понижении температуры растение успевает изменить характер обмена веществ в клетках. Под действием снижения концентрации ауксинов и ослабления дыхания происходит медленное обезвоживание цитоплазмы, в ней накапливаются сахара и глицерин, что значитель-

но повышает холодостойкость клеток растительного организма. После такой подготовки растение находится в состоянии глубокого покоя, который не прерывают кратковременные оттепели.

При излишне высоких температурах растение снижает свою температуру путем транспирации. Кроме этого избежать перегрева помогает расположение пластинок листьев вдоль солнечных лучей, а также формирование глянцевого кутикулы, хорошо отражающей свет. Стволы деревьев от высоких температур (как и от низких) надежно защищают слои пробки, входящие в состав перидермы или корки. Устойчивы к высоким температурам (как и к низким) сильно обезвоженные семена. На этом их свойстве основан, например, способ борьбы с грибом *Ustilago tritici* — возбудителем пыльной головки пшеницы. При термообработке зараженных зерновок грибок быстро погибает, а зародыш остается живым.

Многие растения приспосабливаются к экстремальным температурам, значительно изменяя свой габитус. При жизни в условиях низких температур у некоторых деревьев и кустарников могут формироваться стелющиеся формы — так называемые *стланики*. Хорошо известен кедровый стланник, в виде стланика в горах живет можжевельник туркменский, в тундре — карликовая береза. В тех местах, где перепады температур особенно велики (горы, пустыни, тундры), у растений образуются *подушковидные формы*. Суровые условия обитания сильно замедляют рост побегов и вызывают их интенсивное ветвление. В результате формируются кустарнички-подушки с многочисленными прижатыми к земле короткими побегами. Мелкие листья этих побегов плотным ковром покрывают поверхность растения. Внутри таких плотных подушковидных растений температура более постоянна.

Еще одно приспособление, позволяющее переживать период с неблагоприятными температурами, — *геофилия*. В результате деятельности контрактильных корней органы возобновления в виде луковиц (лилия, лук, тюльпан), клубнелуковиц (гладиолус, крокус, безвременник) или корневищ (ирис, купена) затягиваются в почву, под защитой которой они и переносят период с пониженными или повышенными температурами. Геофилия наблюдается в основном у цветковых растений. Полагают, что она сыграла важную роль в трансформации жизненных форм от деревьев к травам.

Многим растениям — выходцам из регионов с сезонным климатом для перехода на генеративный период онтогенеза требуется обязательное достаточно продолжительное (не менее двух месяцев) воздействие слабых отрицательных температур (ландыш, тюльпан, пролеска и др.).

Эту сложившуюся в филогенезе растений особенность учитывают при выгонке многих промышленных луковичных культур (тюльпанов, гиацинтов и др.).

Тепловой ресурс вегетационного периода в какой-либо местности принято характеризовать таким распространенным показателем, как *сумма активных температур*. Он представляет собой сумму среднесуточных положительных температур выше 10 °С за период вегетации. Этот показатель дает возможность определить пригодность того или иного района для возделывания определенной культуры. Например, в областях, где сумма активных температур составляет лишь 1000–1400 °С, можно культивировать корнеплоды, салат, укроп и скороспелые сорта картофеля. Сумма активных температур выше 4000 °С позволяет выращивать субтропические культуры: цитрусовые, чай и др.

16.3. Вода как экологический фактор

Вода играет важнейшую роль в жизнедеятельности растений, органы которых на 50–95% состоят из нее. Вода составляет до 90% протопласта растительной клетки. В виде водных растворов находится основная часть веществ растения. На уровне водных растворов проходит большинство клеточных реакций. Вода обеспечивает поддержание клеток организма в состоянии тургора. Вода — одно из исходных веществ процесса фотосинтеза. В виде водных растворов по телу растения перемещаются органические и минеральные вещества. Благодаря высокой теплоемкости вода защищает протопласт от резких скачков температуры. С количеством воды в клетках растения связаны его холодостойкость и жаростойкость. Максимальное обезвоживание (остается 8–12% воды) с сохранением жизнеспособности наблюдается у спор и семян. Исходя из вышесказанного, понятно, почему именно вода чаще других экологических факторов лимитирует развитие растений.

Уровень увлаженности какого-либо местообитания зависит от количества выпавших осадков, их распределения по временам года, влажности воздуха, запаса грунтовых вод. Области, в которых величина испарения превышает годовую сумму осадков, называют *аридными*, т.е. засушливыми. *Гумидными* (влажными) называют области, где количество атмосферных осадков превышает количество испаряемой воды.

По способности поддерживать устойчивую обводненность тела — гидратуру — растения разделяют на пойкилогидридные и гомойгидридные.

Пойкилогидридные растения не способны самостоятельно поддерживать обводненность своих тканей (*гидратуру*) — она зависит от уровня

увлажнения окружающей среды. Эти растения легко теряют и поглощают воду. В сухом состоянии они впадают в состояние глубокого покоя — *анабиоз*. К этой группе растений относятся наземные зеленые водоросли, лишайники, многие мхи, некоторые папоротники.

Гомойгидридные растения могут самостоятельно поддерживать необходимую им гидратуру. Для них типична хорошо развитая корневая система, способная поглощать необходимое количество почвенной влаги, количество испаряемой воды регулируется покровными тканями. Гомойгидридным является большинство высших растений.

На протяжении длительной эволюции растения сумели приспособиться к различным условиям существования, в том числе и резко различающимся условиям водного режима. От обеспеченности водой во многом зависит габитус и внутреннее строение растений. По отношению к условиям увлажнения выделяют несколько основных эколого-морфологических групп растений: гидрофиты, гелофиты, гигрофиты, мезофиты и ксерофиты.

Гидрофиты (от греч. «гидро» — вода, «фитон» — растение) — водные растения. Обычно это *вторичноводные* растения — ушедшие с суши и приспособившиеся жить в воде. Вода — специфическая среда. В ней меньше света — часть солнечных лучей отражается от воды, часть ею поглощается. Необходимые для фотосинтеза оранжево-красные лучи не проникают глубже 1–2 м — поэтому растения редко живут глубже. В воде более постоянный температурный режим. Будучи плотнее воздуха, она хорошо поддерживает тело растения. В воде мало углекислого газа и кислорода. Так как водоемы значительно различаются по содержанию питательных веществ, тепловому режиму и т.д., состав обитающих в них растений очень различен.

Среди гидрофитов выделяют несколько групп: 1) *укореняющиеся в дне водоема*, с подводными и плавающими листьями (кувшинка, кубышка); 2) *плавающие в толще воды* (элодея, рдест плавающий, роголистник); 3) *плавающие на поверхности воды* (ряска, сальвиния).

Для гидрофитов характерны длинные побеги с рассеченными листьями, что увеличивает общую поверхность растения, т.е. площадь соприкосновения с окружающей средой — водой. Это важно, так как поглощение необходимых растению веществ идет всей поверхностью тела. Корневая система развивается редко и служит в основном для закрепления растений в грунте водоема. У ряда растений (кубышка, рдест) формируются корневища, в которых запасаются питательные вещества. Из почек корневищ ежегодно развиваются побеги возобновления.

Питательные вещества поглощаются эпидермой, у которой обычно нет устьиц, кутикулы, воскового налета. Покрывающая органы гидрофитов слизь защищает органы растений от выщелачивания (вымывания солей) и уменьшает их сопротивляемость текущей воде. У растений с плавающими листьями (кувшинка, кубышка) эпидерма верхней стороны листовой пластинки имеет многочисленные всегда открытые устьица и покрыта несмачивающейся кутикулой. Через постоянно открытые устьица идет активная транспирация.

Одна из важных анатомических особенностей гидрофитов — развитая *аэренхима*. Она повышает плавучесть побегов, играет важную роль в газообмене: днем запасает выделяющийся в процессе фотосинтеза кислород, а ночью — выделяющийся в процессе дыхания диоксид углерода. Механические ткани не развиты — их функцию выполняет окружающая растение вода, а проводящие — сильно редуцированы, в большей степени — ксилема.

Семена и плоды гидрофитов обычно распространяются водой, ветром, водоплавающими животными. Для этого у них формируются воздухоносные полости, крючковидные выросты на поверхности и др. Часто семена покрыты липкой слизью, легко пристающей к телу животных (кувшинка). Многие водные растения успешно размножаются вегетативно — частями фотосинтезирующих побегов и корневищ (для элодеи это единственный способ размножения).

Ряд растений (водокрас, уруть, рдест) размножаются вегетативно при помощи специализированных почек — *турионов*, которые, отделяясь от растения, перезимовывают на дне водоема, а весной дают начало новым растениям.

Гелофиты (от греч. «гело» — болото) представляют собой промежуточную форму между водными и наземными растениями. Они растут на мелководьях и по переувлажненным берегам рек, на болотах и других водоемах. Встречаются и на удаленных от водоемов избыточно увлажненных и плохо дренированных местах. Растут только в условиях постоянного и обильного водоснабжения. Обычно их корневая система и нижние части побегов погружены в воду. Однако многие гелофиты могут долгое время жить как наземные или как водные растения (стрелолист). Для некоторых гелофитов типична гетерофиллия, связанная с развитием их побегов в разных средах — водной и воздушной. У гелофитов лучше, чем у гидрофитов, развиты покровные, механические и проводящие ткани. К гелофитам относят тростник обыкновенный, частуху, стрелолист, сусак и др.

Гигрофиты (от греч. «гигрос» — влажный) — наземные растения, произрастающие в условиях повышенной влажности почвы и воздуха. Для них характерно сильное насыщение всех тканей водой, а также наличие водяных устьиц — *гидатод*, выделяющих из тканей растения излишки воды (гуттация). Гигрофиты можно разделить на две экологические группы: теневые и световые. Теневые живут под пологом сырых лесов. К теневым гигрофитам относятся недотрога, кислица обыкновенная и др. Световые гигрофиты растут на открытых местообитаниях (папирус, росянка, подмаренник болотный). У гигрофитов низкая способность регулировать гидратуру.

Мезофиты (от греч. «мезос» — средний) — растения, приспособленные к жизни в условиях умеренного увлажнения. К ним относится большинство луговых и лесных растений всех континентов. Мезофиты представлены разными жизненными формами — от деревьев до однолетних трав. Все типичные морфологические и анатомические признаки органов высших растений — это, как правило, признаки органов мезофитов. Мезофиты могут переносить непродолжительную и не очень сильную засуху или затопление. Особая группа мезофитов — однолетние *эфмеры* и многолетние *эфмероиды*, которые проходят свой годичный цикл развития очень быстро — иногда всего за четыре — шесть недель. Длительный засушливый период они переживают либо в виде семян (эфмеры), либо в виде луковиц, клубнелуковиц, клубней и корневищ (эфмероиды).

К мезофитам принадлежит большинство культивируемых растений.

Ксерофиты (от греч. «ксерос» — сухой) — растения, живущие в условиях недостаточного увлажнения. Они способны переносить недостаток как почвенной, так и атмосферной влаги. Ксерофиты — типичные растения степей, полупустынь и пустынь. Реже они встречаются в лесной зоне умеренного климата (обычно на песчаных сильнопрогреваемых откосах). В процессе эволюции этой группы растений сформировались морфолого-анатомические приспособления, направленные на экономное расходование воды или добывание ее из глубоких почвенных горизонтов.

По габитусу ксерофиты очень разнообразны. Они представлены деревьями, кустарниками и травами. Среди них выделяют следующие экологические группы: эуксерофиты, суккуленты, фреатофиты.

Эуксерофиты (от греч. «эу» — настоящий) — настоящие ксерофиты, или склерофиты (от греч. «склерос» — сухой, жесткий). В эту группу входят растения разных жизненных форм. Преобладают многолетние

травы (ковыль, типчак и др.). Встречаются полукустарники (полынь), кустарники (эфедра) и небольшие деревья (саксаул).

В большинстве случаев для эуксерофитов характерны особенности строения, уменьшающие транспирацию: безлистность, мелколистность, летний листопад, толстая кутикула и опушение. Для них типичны твердые суховатые стебли и мелкие жесткие листья. Листья некоторых злаков (ковыль, кукуруза, типчак) способны при сильном обезвоживании сворачиваться в трубочку, тем самым предотвращая дальнейшие потери воды. Сворачивание и разворачивание листовой пластинки обеспечивают специальные тонкостенные *моторные клетки*, которые могут, теряя или поглощая воду, изменять свой объем (рис. 168).

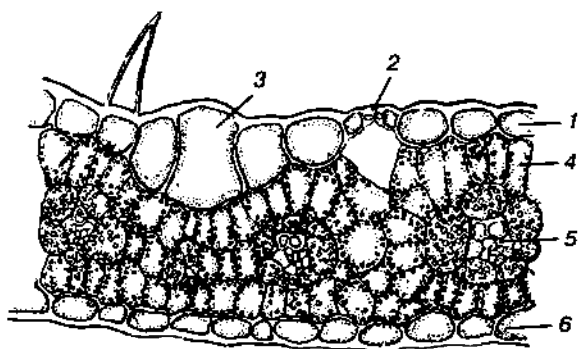


Рис. 168. Строение листа кукурузы (*Zea mays*) на поперечном срезе (по Л.С. Родман, 2006):

- 1 — верхняя эпидерма с кутикулой; 2 — устьице; 3 — моторные клетки; 4 — корончатый мезофилл; 5 — проводящий пучок (жилка); 6 — нижняя эпидерма с кутикулой

У эуксерофитов хорошо развита склеренхима, которая занимает в их теле относительно большой объем. Полагают, что именно в склеренхиме содержится основной запас воды. Водоносная склеренхима способна создавать очень высокую сосущую силу (до 100 атм), благодаря которой растения могут извлекать воду из почти сухой почвы и удерживать ее в своем теле. Корневая система эуксерофитов очень разветвленная, охватывает большой объем почвы. Поверхность ее в несколько раз превосходит поверхность надземных органов растения (рис. 169).

У многих ксерофитов особый, C_4 -тип фотосинтеза (см. 16.1, гелиофиты).

Фреатофиты (от греч. «фреат» — колодец) — растения с очень длинной корневой системой (10 м и более), достигающей уровня грунто-

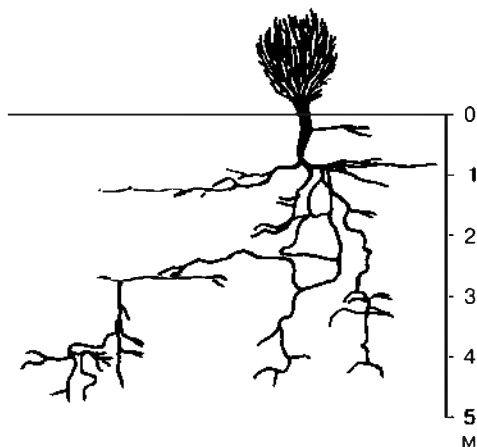


Рис. 169. Корневая система
саксаула (*Haloxylon* sp.)
(по Л.И. Лотовой, 2000)

вых вод. Только в этой влажной зоне главный корень активно ветвится. Нередко эти растения называют растениями-колодцами. Так как по остальным признакам фреатофиты сходны с эуксерофитами, их часто включают в эту экологическую группу.

Суккуленты (от лат. «суккулентус» — сочный) — растения, способные накапливать большое количество воды в теле и экономно ее расходовать. По месту расположения водозапасающей паренхимы выделяют *стеблевые* (кактусы, молочаи) и *листовые* (агава, алоэ, очиток) суккуленты. У стеблевых суккулентов листья, как правило, редуцированы — воду они запасают в стеблях метаморфизированных побегов. Суккуленты типичны для пустынь Африки, Америки и Австралии.

Суккуленты экономно расходуют запасенную воду в засушливый период благодаря наличию толстостенных клеток эпидермы, кутикулы на ее поверхности, а также редко раскрывающимся *устыцам*. У этих растений очень хорошо развита поверхностная корневая система, поглощающая воду из верхних слоев почвы, куда она обычно поступает в виде кратковременного дождя или росы. Корни располагаются не глубже 5–6 см, но могут быть длиной до 7 м.

Установлена закономерность: чем ярче выражена *суккулентность* растения, тем медленнее у него проходят процессы роста и развития. *Степень суккулентности* выражается в соотношении площади поверхности тела растения на единицу его объема. Минимально оно у стеблевых суккулентов.

Клетки водозапасающей паренхимы суккулентов содержат много слизи и сахаров, что повышает их водоудерживающую способность



Рис. 170. Схема строения листа очитка (*Sedum sp.*) (по Л. И. Лотовой, 2000):
1 — эпидерма; 2 — мезофилл;
3 — проводящие пучки;
4 — слизесодержащая ткань

(рис. 170). Содержание воды в клетках может достигать 95%. Огромные североамериканские кактусы (например карнегия гигантская) могут достигать высоты 10–15 м и запасать более 2 т воды.

Во флоре нашей страны встречаются листовые суккуленты — очиток и молодило. Растут они обычно на солнечных песчаных склонах, в сухих сосновых борах.

К ксерофитам часто относят эфемеры и эфемероиды. Так как у этих растений, находящихся в вегетирующем состоянии, все органы имеют признаки мезофитов, они рассмотрены в рамках этой экологической группы растений.

16.4. Воздух как экологический фактор

Состав воздуха примерно одинаков на всей планете. В нем преобладает свободный азот — около 78%; кислорода — около 21% и диоксида углерода — 0,03%. Поглощаемый растениями в процессе фотосинтеза диоксид углерода компенсируется за счет дыхания всех живых организмов и производственной деятельности человека. В результате разложения органических веществ бактериями и грибами содержание углекислого газа в припочвенном слое всегда повышено.

Необходимый для дыхания почти всех организмов кислород выделяется растениями в процессе фотосинтеза. Одно дерево за сутки может выделить до 180 л этого газа. В зависимости от характера деятельности взрослый человек потребляет в день от 360 до 900 л кислорода. Основные поставщики кислорода в атмосферу — водоросли морей и океанов, а также экваториальные леса.

Городской воздух обычно загрязнен разнообразными ядовитыми газами; в нем много копоти и сажи. Оседая на листьях, они снижают интенсивность фотосинтеза и дыхания. Особенно опасны сернистый газ, фтор, фтористый водород, хлориды, аммиак, оксид азота. Все они негативно влияют на рост и развитие растений.

Одним из главных загрязнителей воздуха является диоксид серы (SO_2). Он выделяется в больших количествах при сжигании ископаемого топлива. Самое незначительное содержание его в воздухе приводит к гибели многих растений. Особенно сильно страдают от промышленных газов хвойные растения с многолетними листьями — пихта, ель,

сосна. Лучше себя чувствует в условиях города лиственница, у которой ежегодно вместе с хвоинками опадают все накопившиеся в них за период вегетации вредные вещества. Способна расти в городских условиях сизая форма ели колючей (голубая ель), у которой хвоинки защищены очень толстым слоем воска, придающего им голубоватую окраску.

Лиственные породы в связи с листопадностью лучше переносят действие многих вредных веществ. Однако из-за загрязнения воздуха не могут нормально развиваться в крупных промышленных городах дуб, клен остролистный, липа, береза. Обычно у таких деревьев позже распускаются почки, раньше наступает листопад, засыхают верхние части многолетних ветвей. Травы переносят загрязнение воздуха лучше, чем деревья.

Своеобразными *индикаторами чистоты воздуха* служат лишайники. Они погибают при наличии в воздухе самого минимального количества диоксида серы. Поэтому в городах и промышленных районах они не встречаются.

Наименее чувствительны к загрязнению воздуха и поэтому обычно рекомендуются для озеленения городов такие растения, как тополь дельтовидный, клен ясенелистный, или американский, лиственница, туя, снежнаягодник, рябина обыкновенная.

Существенное влияние на развитие растений оказывает *ветер*, причиной которого является неравномерное распределение атмосферного давления на земной поверхности. Значение ветра в жизни растений неоднозначно, а действие его может быть прямым или косвенным. Ветер усиливает испарение почвенной влаги, иссушает растение, усиливая его транспирацию. Он может значительно изменять температуры воздуха и почвы. Слабый достаточно влажный ветер повышает интенсивность фотосинтеза, доставляя к растению воздух, богатый углекислым газом. При сильном продолжительном ветре продуктивность растений снижается.

Сильный сухой и горячий ветер усиливает транспирацию, вызывает увядание листьев и отмирание почек. Холодный зимний ветер, сдувая снег с пашни, ухудшает условия зимовки озимых культур — без снежного покрова они погибают даже от небольших морозов. Сильные ветры часто сопровождаются пыльными бурями, в результате которых весь черноземный слой с пашни сдувается, уносится и рассеивается ветром. Часто пыльные бури вызываются неумеренной и неграмотной распахкой легких почв и чрезмерным выпасом.

Ветер способен оказывать на растение и прямое механическое воздействие, ломая стволы деревьев (*бурелом*) или выворачивая деревья

с корнем (*ветровал*). Буреломам наиболее подвержены сосна, осина, береза. От ветровала чаще страдают деревья с поверхностной корневой системой (ель). Ветер часто вызывает полегание зерновых культур (особенно при загущенных посевах), что значительно усложняет их уборку.

Известна и *формообразовательная роль ветра*. Дующие в одном направлении ветры способствуют формированию *флагообразных* крон у деревьев. Молодые побеги и почки на наветренной стороне дерева в зимний период теряют много воды и засыхают. На подветренной стороне они остаются живыми и ежегодно обеспечивают нарастание побеговой системы. Часто такие кроны образуются у растущих на побережьях сосен.

Положительное значение ветра в жизни растений тоже весьма велико. Он обеспечивает опыление растений и способствует распространению их плодов и семян (см. 13.2.4 и 13.2.8.3).

16.5. Почвенные, или эдафические, факторы

Почвенные, или эдафические (от греч. «эдафос» — почва), факторы играют в жизни растений тоже очень важную роль и в экологическом аспекте представляют собой целый комплекс условий. На разных почвах при равных климатических условиях обычно развиваются неодинаковые растительные сообщества.

Развитие растений зависит как от химических (запас минеральных и органических веществ, кислотность, солевой режим), так и физических (механический состав, водно-воздушный режим, плотность) свойств почвы. Большое значение в жизни растений играет *перегной*, который является основным поставщиком элементов корневого питания растений. Велика его роль в формировании структуры почвы, создании оптимального для растений водно-воздушного режима.

В зависимости от содержания песчаных и глинистых фракций различают *песчаные, супесчаные, суглинистые и глинистые* почвы. При этом влияние отдельных почвенных факторов может быть как прямым, так и косвенным. Солевой режим, например, может влиять на развитие корневой системы растения непосредственно или косвенно — изменяя кислотность почвы.

С практической точки зрения почвы оценивают по уровню их плодородия, который определяется целым комплексом эдафических условий — физических и трофических (пищевых). Запас органических и минеральных веществ в сочетании с почвенной водой, воздухом и теплом составляет *пищевой режим*. Естественное плодородие почв

возрастает от подзолисто-таежной зоны к черноземам и понижается к полупустыням.

Искусственное плодородие почвы создается в процессе ее производственного использования. Плодородие почвы зависит не только от содержания элементов минерального питания растений, но и от ряда других факторов. Например, недостаточное или избыточное увлажнение может сделать потенциально плодородную почву малопродуктивной.

Судить о плодородии почв можно по набору произрастающих на них растений. На богатых питательными веществами плодородных почвах произрастают *эвтрофные* растения, к которым относятся многие виды черноземных степей и широколиственных лесов (сныть, пролеска, ясменник). Для бедных малоплодородных почв типичны *олиготрофные* растения — мхи, вереск, белоус, росянка. Они обычно растут на верховых или переходных болотах, торфяниках, по задернованным пескам.

На особо богатых азотом почвах растут *нитрофильные растения* (*нитрофилы*) — крапива, белена, дурман, которые обычны на скотных дворах, помойках и свалках. Эти растения могут поглощать азот только в легкодоступной для растений форме — в виде соединений аммония. Нитрофилы могут хорошо развиваться и при таких высоких концентрациях азотных соединений, которые угнетают развитие других растений.

По отношению к кислотности почвы выделяют следующие три группы растений.

Ацидофилы (от греч. «ацидис» — кислый и «филео» — люблю), или оксифилы, — растения, обитающие на кислых почвах (черника, щавель, хвощ и др.). На почвах с ph 3–4,5 растут так называемые крайние ацидофилы — шучка, луговик, марьянник.

Нейтрофилы (от лат. «неутер» — ни тот ни другой) — обитатели нейтральных или слабощелочных почв с ph 6–7,3 (клевер, люцерна, тимopheвка и др.).

Базифилы (от греч. «базис» — основание) — растения, предпочитающие щелочные почвы. В основном это растения степей и пустынь.

Большинство культивируемых растений относится к группе нейтрофилов или (реже) базифилов. Это следует учитывать при внесении в почву минеральных удобрений, которые могут повысить ее кислотность.

По отношению к почве выделяют еще несколько специфических групп растений.

Кальцефилы — растения, которые поселяются на щелочных или нейтральных почвах с повышенным содержанием в них карбоната кальция. Обычно они встречаются на известковых обнажениях и на выходах чистого мела. Для них характерны признаки ксерофитов и гелиофитов. К кальцефилам относят виноград, кунжут, хлопчатник.

Галофиты (от греч. «галос» — соль) — растения, живущие на почвах с повышенным содержанием хлоридов и (или) сульфатов щелочных и щелочноземельных металлов — засоленных почвах. Эти растения широко распространены в пустынях и полупустынях, часто встречаются по берегам морей и океанов. Их общий признак — высокое (до 100 атм) осмотическое давление (сосушая сила), которое обусловлено тем, что эти растения растут на почвах с высокой концентрацией почвенного раствора. Обычно такое осмотическое давление возникает в результате высокой концентрации солей или низкомолекулярных органических веществ в клеточном соке. По разнообразию адаптивных признаков галофиты разделяют на две группы.

Эугалофиты, или соленакапливающие галофиты, способны накапливать поглощенные из почвы избыточные хлориды и сульфаты в вакуолях клеток специализированной паренхимы, состоящей из крупных сильновакуолизированных клеток (содержание солей в клетках может достигать 15%). Благодаря этому в клетках повышается осмотическое давление, сосушая сила корней возрастает и растения становятся способными поглощать воду из концентрированного почвенного раствора.

Образование такой паренхимы делает органы эугалофитов мясистыми и сочными и придает им сходство с суккулентами (безлистные побеги с сочными утолщенными стеблями, поверхностная корневая система). К этой группе галофитов относятся солерос, солянка, сарсазан и др. Их едят овцы, козы и верблюды.

Криптогалофиты (от греч. «криптос» — скрытый), или солевыделяющие галофиты, избавляются от избытка солей, выделяя их через специализированные солевые желёзки или трихомы с крупной сильновакуолизированной верхней клеткой. Желёзки выделяют на поверхность концентрированный рассол, который, высыхая, образует кристаллы соли, опадающие с поверхности растения (тамарикс, кермек).

По отношению к механическому составу почв и подстилающих пород различают две группы растений — литофиты и псаммофиты.

Литофиты (от греч. «литос» — камень), или *петрофиты* (от греч. «петра» — камень), — растения, поселяющиеся в трещинах скал и на каменистых осыпях. Так как каменистые почвы плохо удерживают воду и бедны элементами минерального питания, у литофитов развивается мощная корневая система. Корневые выделения этих растений содержат повышенное количество кислот и способны растворять породу, извлекая из нее необходимые вещества. Большие затраты ресурсов на формирование корневой системы сказываются на развитии побеговой системы растения — она значительно меньше корневой. Посто-

янный дефицит воды способствовал развитию у этих растений мелких кожистых, обычно густоопушенных листьев. Защитой от камнепадов служит многослойная феллема.

Псаммофиты (от греч. «псаммос» — песок) — обитатели подвижных или слабозакрепленных незадернованных песков. Песчаная почва не удерживает воду, поэтому для растений характерна мощно развитая корневая система, разрастающаяся по поверхности песка и уходящая на большую глубину, и побеговая система ксерофитного (редко — суккулентного) типа. К псаммофитам относятся саксаул, джужгун, полынь песчаная, волоснец песчаный и др. Их высаживают для закрепления песков.

16.6. Орографические факторы

Орография — описание разных *форм рельефа*, т.е. совокупности неровностей суши, разнообразных по происхождению и возрасту, размерам и очертаниям. Различают очень крупные формы рельефа — макрорельеф, мелкие его формы — микрорельеф и промежуточные формы — мезорельеф. Все формы рельефа играют существенную роль в формировании условий местообитания, но непосредственного влияния на растения не оказывают. Прежде всего от них зависит перераспределение тепла и влаги, что приводит к увеличению разнообразия местообитаний.

Наибольшее влияние на формирование растительности оказывает *макрорельеф*, представленный равнинами, плоскогорьями, горными хребтами, низменностями. В горах на сравнительно небольших территориях возникают большие амплитуды высот. Это приводит к формированию разных климатических комплексов, каждому из которых соответствует определенная растительность, т.е. происходит поясное распределение растительности от основания к вершине горы. Становление горной растительности связано с температурой и экспозицией склонов. Установлено, что при увеличении высоты на каждые 100 м происходит снижение среднегодовой температуры на 0,5—0,6 °С. При этом изменяется освещенность, состав света, режим увлажнения и содержание двуокиси углерода в воздухе. Для высокогорных растений типичны небольшие размеры побегов, обильное их опушение, крупные цветки. Для высокогорных многолетних травянистых растений из семейств Гвоздичные, Капустные и Камнеломковые типична подушковидная форма роста. В течение многих лет засыпанные почти полностью песком «подушки» достигают метра в диаметре и по форме и плотности

похожи на камни. Зеленые листья и цветки образуются лишь на их поверхности. Высокогорные растения часто выделяют в особую экологическую группу и называют криофитами (от греч. «криос» — холод).

Менее крупные формы рельефа — мезо- и микрорельеф влияют на развитие растений в меньшей степени. С ними обычно связано перераспределение влаги, тепла и питательных веществ. *Мезорельеф* представлен оврагами, балками, долинами рек, котловинами и горными ущельями. На северных и южных склонах, отличающихся уровнем инсоляции, создаются условия для произрастания разных растений — соответственно более холодостойких (северных) и теплолюбивых (южных). С более высоких участков рельефа вода может стекать в более низкие, в результате чего создаются условия для произрастания влаголюбивой растительности. В то же время в низинах благодаря застаиванию холодного воздуха могут случаться заморозки, которых не будет на возвышенных местах.

Микрорельеф включает карстовые воронки, степные блюдца, крупные кочки, сформированные осоками и злаками, небольшие барханы и т.д. Микрорельеф способствует накоплению снега и воды. Даже незначительные понижения в несколько десятков сантиметров способствуют повышению влажности почвы, что каким-то образом сказывается на развитии растений, причем не всегда положительным. Понижения на полях в дождливые годы могут приводить к вымоканию растений. В определенных условиях на жизнь растений может оказывать влияние и *нанорельеф* — мельчайшие западины, кротовины, термитники, небольшие кочки и приствольные возвышения.

При разработке проектов по закладке садов, виноградников и ландшафтных парков необходимо учитывать орографические особенности местности.

16.7. Биотические факторы

Совокупность живых компонентов среды представляет комплекс экологических факторов, которые называют *биотическими*, или *биогенными*. Действие биогенных факторов на растение может быть прямым (поедание травоядными животными, опыление насекомыми) или косвенным (изменение абиотических факторов). Нередко влияние биотических факторов оказывается более значимым, чем влияние факторов неживой природы. Биотические факторы принято делить на *фитогенные* — влияние растений, *зоогенные* — влияние животных и *антропогенные* — влияние человека.

Взаимоотношения растений между собой и другими организмами весьма многообразны. Их можно свести к следующим формам.

Нейтрализм — взаимоотношения между видами отсутствуют. Обитая на одной территории, они не оказывают друг на друга никакого влияния.

Мутуализм — взаимополезные отношения между видами, которые могут быть кратковременными, необязательными или жизненно необходимыми. Примерами мутуализма у растений являются лишайники (взаимовыгодное сожительство зеленых водорослей и грибов), микориза, взаимоотношения бобовых растений и азотфиксирующих бактерий. Ранее этот тип взаимоотношений называли симбиозом.

Комменсализм — взаимоотношения, при которых один из партнеров (комменсал) извлекает пользу из совместного проживания, а для второго — его существование роли не играет. Одна из форм комменсализма — квартиранство, примером которого могут быть растения-эпифиты, поселяющиеся на ветвях дерева и тем самым получающие возможность приблизиться к свету.

Аменсализм — для одного из взаимосуществующих видов последствия совместного проживания носят негативный характер, а на жизнедеятельность другого — они не оказывают никакого влияния. Пример: светолюбивые травы под пологом ели будут испытывать угнетение, не оказывая влияния на дерево.

Конкуренция — соперничество между особями одного вида или популяциями разных видов за жизненные ресурсы — свет, воду, пищу. Это единственная форма отношений между организмами, оказывающая негативное воздействие на обоих партнеров. Конкуренция — одна из форм борьбы за существование. Чем более близки потребности конкурентов, тем выше степень конкуренции между ними. Поэтому наиболее сильной считается внутривидовая конкуренция. Жесткие формы конкуренции приводят к гибели одного из сообитателей.

Одной из распространенных форм конкуренции является *аллелопатия* (от греч. «аллеон» — взаимный и «патос» — страдание) — влияние растений друг на друга путем выделения физиологически активных веществ. Многие высшие растения выделяют в воздух специфические вещества колины, оказывающие угнетающее действие на другие растения, и фитонциды, влияющие на бактерии. Особо высокими аллелопатическими свойствами отличается черемуха, цитрусовые.

У ряда растений корни выделяют в почву вещества (органические кислоты, гликозиды и т.д.), задерживающие прорастание семян растений других видов. Например, корневые выделения пырея задерживают

прорастание зерновок хлебных злаков. Некоторые растения накапливают физиологически активные вещества в листьях, которые, опадая, доставляют их в почву. Под такими деревьями обычно не растут многие травы (липа, яблоня).

С аллелопатией связано известное в садоводстве явление утомления почвы. Опытные садоводы знают, что на место, где росла старая яблоня, молодую яблоню сажать нельзя — ее развитие будет подавленным. Это относится и к другим плодовым культурам.

Паразитизм — форма межвидовых отношений, при которой один организм (паразит) использует другой (хозяина) в качестве источника питания. Наиболее известны такие растения-паразиты, как повилика, живущая за счет растений картофеля, клевера, лука, льна и многих других растений, и заразиха, особенно часто поселяющаяся на корнях подсолнечника и конопли.

Растения-полупаразиты способны сами производить органические вещества в процессе фотосинтеза, но получают добавочное питание от растения-хозяина через присоски, представляющие собой видоизмененные апексы корней. Наиболее известна вечнозеленая омела, растущая на яблонях, березах, ивах, тополях и других деревьях. Много полупаразитов среди норичниковых: марьянник, мытник, очанка и др.

Большую роль в жизни растений играют *зоогенные* факторы. Наиболее прямая и распространенная форма воздействия животных на растения — потребление их в пищу. Зеленое растение находится в основе любой трофической цепи. Поэтому травоядные животные оказывают значительное влияние на травостой. В процессе жизнедеятельности животные могут значительно изменять условия существования растений. Выпас изменяет флористический состав лугов, вызывая угнетение ценных в кормовом отношении растений и способствуя разрастанию малосъедобных. Нерегулируемая пастьба мелкого рогатого скота часто приводит к полному вытаптыванию и уничтожению растительного покрова. Животные могут уплотнять почву или делать ее более рыхлой и лучше аэрированной (кроты, слепыши, сурки, суслики, дождевые черви). Они способны повышать плодородие почв, удобряя их и превращая растительные остатки в гумус.

Животные опыляют большинство покрытосеменных растений. Опыление животными называют *зоофилией*. Различают несколько видов зоофилии (см. 13.2.4). Млекопитающие и птицы играют большую роль в распространении плодов и семян — *зоохории*, способствуя таким образом расселению растений. В ходе эволюции у растений выработалось много приспособлений к зоохории (см. 13.2.8.3).

Антропогенные, или антропические, факторы. К этой группе относятся факторы, связанные с деятельностью человека. Иногда их рассматривают в составе биотических факторов, иногда как отдельную специфическую группу факторов. Несмотря на то что антропогенные факторы самые молодые, сегодня именно они оказывают очень большое влияние на природу. Возрастающее влияние антропогенных факторов на биоценозы и ландшафтные комплексы может быть как сознательным, так и случайным.

В сознательной хозяйственной деятельности человека выделяются как положительные, так и отрицательные последствия для природных экосистем. Положительные: обогащение современной флоры и фауны новыми сельскохозяйственными и лесными культурами, создание рекреационных зон, лесонасаждение в целях борьбы с суховеями, возведение сооружений для предупреждения селевых потоков и эрозии почв и др.

Ряд непродуманных воздействий на природу привел к негативным последствиям: обмелению рек, развитию эрозии почв, вымиранию многих видов растений и животных, загрязнению воздушной среды, воды, почв и т.д. В последнее время все более сильное и часто необратимое воздействие на природные и сельскохозяйственные ценозы оказывает загрязнение атмосферы.

Человек оказывает на растительный покров нашей планеты как прямое, так и косвенное влияние. Непосредственное влияние проявляется в вырубке лесов, выжигании или затоплении растительного покрова. Косвенное воздействие состоит в изменении физических и химических свойств почв из-за использования ряда агротехнических мероприятий, нарушения условий водоснабжения и т.д.

Деятельность человека изменила флору и растительность на всех континентах. Создавая новые высокопродуктивные сорта сельскохозяйственных растений и вводя в культуру новые виды растений, он быстро распространяет их по всему миру. Одновременно с распространением культивируемых растений человек бессознательно расселяет по миру сорняки. Так, из Европы в Северную Америку попали несколько сотен дикорастущих видов растений, среди них подорожник, пырей ползучий, мокрица, куколь и др. Из Северной Америки в Европу занесли дурнишник, мелкопестник канадский, ослинник, ширицу, элодею.

Важнейшая задача современной экологии — своевременное прогнозирование возможных последствий антропогенного воздействия на природу.

Контрольные вопросы

Какие экологические группы растений по отношению к свету выделяют? Что такое фотопериодизм? Какие культивируемые растения относят к длиннодневным? Какие морфологические признаки типичны для ксерофитов? К какой экологической группе по отношению к воде относится большинство культивируемых растений? Какие растения являются индикаторами кислых почв? Какие группы суккулентов выделяют? Каковы отрицательные последствия воздействия человека на природу?

Глава 17. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ, ИЛИ БИОМОРФЫ

Ученые давно обратили внимание на то, что существует определенная связь между обликом растения и внешними факторами, на это растение воздействующими. Еще в начале XIX в. выдающийся немецкий естествоиспытатель А. Гумбольдт выделил около 20 растительных форм: пальмы, бананы, кактусовые, хвойные, злаки и др. Эти формы не были ни экологическими, ни биологическими, а носили физиогномический характер. Позже было создано немало систем подобного рода.

Выдающийся датский ботаник Е. Варминг уже на основе экологического значения факторов среды предложил разделение растений на гидрофиты, ксерофиты, галофиты, псаммофиты и т.д. Именно Е. Варминг стал основателем учения о жизненных формах растений (от нем. *Lebensformen*). *Жизненная форма, или биоморфа, — общий облик (габитус) растения, определяющийся своеобразием строения его надземных и подземных вегетативных органов, образующихся в онтогенезе в результате развития растений в определенных условиях внешней среды.* Один и тот же вид может быть представлен разными жизненными формами. В то же время несколько разных видов в результате конвергенции могут иметь одну жизненную форму. Например, грецкий орех в условиях Средней Азии растет как дерево, а в условиях умеренного климата — как кустарник. Растения картофеля, топинамбура и стрелолиста относятся не только к разным семействам, но и разным классам, но представлены одной жизненной формой — многолетними столонообразующими растениями с клубнями побегового происхождения. Конвергенция признаков обычно отмечается у тех органов растений, которые подвергаются непосредственному воздействию факторов внешней среды.

Чем экстремальнее условия обитания, тем меньше путей приспособления к ним, а поэтому тем чаще в этих условиях наблюдается сходство морфологических адаптаций у растений разных систематических групп.

Жизненную форму часто называют единицей экологической классификации растений. В отличие от экологических групп растений жизненная форма отражает приспособленность габитуально сходных растений ко всему комплексу факторов внешней среды. Так как габитус растения обычно значительно изменяется в онтогенезе, в классификации жизненных форм под биоморфой понимают габитус взрослых растений.

Одной из самых популярных классификаций жизненных форм остается до нашего времени классификация, разработанная в начале XX в. известным датским ботаником К. Раункиером. В отличие от эколого-морфологической классификации И.Г. Серебрякова (см. главу 6), основанной на продолжительности жизни побегов, она создана на экологической основе. К. Раункиер рассматривает жизненные формы как результат приспособления растений к климатическим условиям. В основе его классификации лежит лишь один весьма важный для растения приспособительный признак — положение почек возобновления по отношению к поверхности почвы и способ их защиты во время неблагоприятных для жизнедеятельности условий — зимних понижений температуры и летних засух. По этому признаку Раункиер выделил пять основных категорий жизненных форм: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты и терофиты (рис. 171).

У **фанерофитов** (от греч. «фанерос» — открытый, явный) почки возобновления располагаются достаточно высоко над уровнем почвы и в морозный или засушливый период защищены только почечными чешуями. К фанерофитам относятся деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты и полупаразиты (омела). Во влажных тропических лесах почки фанерофитов обычно лишены защитных чешуй.

У **хамефитов** (от греч. «хаме» — низкий) почки располагаются на высоте 20–30 см над уровнем почвы. В холодном и умеренном климате почки этих растений зимой защищены не только опробковевшими чешуями, но и снежным покровом. К этой категории относятся кустарнички, полукустарники, полукустарнички, растения со стелющимися побегами и растения-подушки.

Гемикриптофиты представлены многолетними травами, почки возобновления которых располагаются на уровне почвы или неглубоко погружены в подстилку, образованную растительным опадом. Среди

возделываемых растений типичные гемикриптофиты — земляника, клевер, шавель.

Среди **криптофитов** (от греч. «криптос» — скрытый) выделяют геофиты и гидрофиты. У **геофитов** (от греч. «гео» — земля) почки возобновления находятся в почве на глубине нескольких сантиметров (клубневые, корневишные и луковичные растения). У **гидрофитов** почки возобновления зимуют под водой (кубышка, кувшинка).

Терофиты (от греч. «терос» — лето) — однолетние растения, полностью отмирающие в конце периода вегетации и переживающие неблагоприятный период в виде семян.

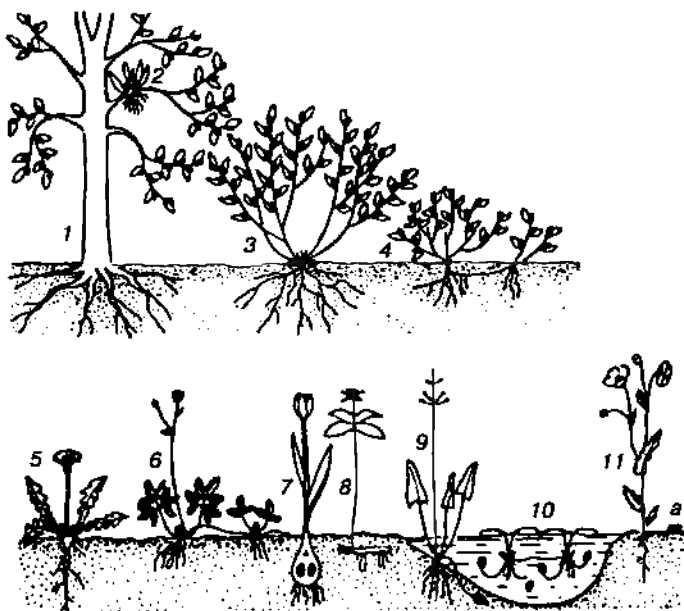


Рис. 171. Жизненные формы растений (по К. Раункиеру, 1937):

1, 2, 3 — фанерофиты; 4, 5, 6 — гемикриптофиты;
7, 8, 9, 10 — криптофиты; 11 — терофит; а — семя с зародышем

Названные крупные категории жизненных форм К. Раункиер, используя ряд разных признаков, подразделяет на более мелкие. Например, при классификации гемикриптофитов он учитывает строение их летних побегов и многолетних подземных органов. Подразделение фанерофитов основано на высоте растений, степени защищенности их почек, вечнозелености или листопадности.

Контрольные вопросы

Кто считается основателем учения о жизненных формах? На каких признаках основана классификация жизненных форм К. Раункиера? Какие категории жизненных форм выделил К. Раункиер? Какие из возделываемых растений относятся к гемикриптофитам, геофитам?

Глава 18. ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Популяция — совокупность особей одного вида, длительное время населяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся друг с другом и изолированных от других подобных групп особей. В генетическом отношении популяция — пространственно-временная группа особей одного вида, свободно скрещивающихся друг с другом. При половом размножении обмен генами делает популяцию относительно цельной генетической системой. Когда в популяции преобладают вегетативно размножающиеся особи, она представляет собой систему клонов, совместно использующих среду. *Ценопопуляцией* называют совокупность особей одного вида в пределах конкретного фитоценоза.

На уровне популяции происходит естественный отбор и закрепление признаков, полезных организмам для жизни в конкретных условиях внешней среды. Так как в границах видового ареала популяции относительно изолированы друг от друга, приспособление к условиям внешней среды в них идет разнонаправленно.

Популяция каждого вида занимает свою *экологическую нишу*, под которой понимают комплекс факторов, требующихся для существования вида, включая его связи с другими видами в сообществе. Экологическая ниша вида определяет его распространение и роль в сообществах. Благодаря тому что популяции разных видов занимают в сообществе разные экологические ниши, снижается уровень межвидовой конкуренции. Например, популяции сосны и черники располагаются в лесу в разных ярусах и занимают разные экологические ниши, что значительно снижает между ними конкуренцию за свет, влагу и т.д. Сильное воздействие оказывают друг на друга и особи популяции. Несмотря на жесткую внутривидовую конкуренцию за ограниченные ресурсы среды, они оказываются способными к воспроизводству и сохранению потомства.

Популяции различаются численностью особей, их плотностью (числом на единицу площади), особенностями пространственного распределения особей, определенной структурой (возрастной, половой и др.).

Численность популяции. Численность особей в популяции лимитируется факторами внешней среды. Реальная численность составляет разницу между рождаемостью и смертностью, а также разницу между вселением и выселением особей. В замкнутых растительных популяциях при превышении рождаемости над смертностью численность популяции возрастает. Численность растительных популяций часто оценивают не по числу особей, а по их биомассе. *Биомасса популяции* — общая масса особей на единицу поверхности места обитания. Биомассу растений называют *фитомассой*. Численность популяций зависит от абиотических (климатических, почвенных и др.) и биотических (межвидовая и внутривидовая конкуренция) факторов. Способность популяции противостоять действию различных экологических факторов и поддерживать динамическое постоянство своих характеристик называется *гомеостазом* (от греч. «хомоиос» — подобный и «статос» — неподвижный). Гомеостаз растительной популяции выражается обычно в относительной стабильности ее численности и структуры.

Возрастная структура популяции растений выражается соотношением особей разного возраста. Под возрастным состоянием особи понимают этап онтогенеза, на котором она находится. Особи одинакового календарного возраста могут находиться в разных возрастных состояниях.

Известный геоботаник Т.А. Работнов в середине прошлого века предложил выделять следующие периоды онтогенеза и соответствующие возрастные состояния растений.

Латентный период (период первичного покоя). Растения находятся в состоянии покоя в виде семян или других диаспор.

Виргинильный (девственный) период. Период от прорастания семени до образования генеративных органов. В его пределах выделяют несколько возрастных состояний: всходы, проростки, ювенильные растения (перешедшие на собственное питание), имматурные растения (переходные от ювенильных к виргинильным), виргинильные (имеющие признаки взрослого растения, но не цветущие).

Генеративный период. Период полового размножения. Формирование генеративных органов — цветков, плодов и семян. Выделяют несколько возрастных состояний: молодые генеративные растения, средневозрастные генеративные растения (достигшие наибольшей продуктивности), старые генеративные растения (ослабление цветения, побего- и корнеобразования, преобладание процессов отмирания над процессами роста).

Сенильный (старческий период). Растения теряют способность к половому размножению и постепенно отмирают.

Возрастной спектр популяции характеризуется численным соотношением особей разного возрастного состояния. Он сильно зависит от воздействия как абиотических (например климата), так и биотических (например, травоядных животных) факторов. Когда популяция представлена всеми возрастными состояниями, она считается устойчивой и способной к самоподдержанию. Отсутствие в популяции виргинильных и генеративных особей свидетельствует о старении популяции и ее неустойчивости.

Пространственная структура популяции характеризует особенности размещения особей в пределах популяции. Равномерное распределение особей в пределах популяции может наблюдаться при однородных условиях среды и характерно для одновозрастных растений. Обычно же распределение бывает неравномерным вследствие разнородности условий и биологических особенностей растений. Часто популяция представлена совокупностью нескольких более или менее изолированных групп особей — *локусов*, или *субпопуляций*, отличающихся друг от друга числом особей, их плотностью, возрастной структурой. Особенно быстро меняется пространственная структура популяций вегетативно размножающихся растений (например, пырея ползучего или сныти обыкновенной).

Динамика популяций проявляется в изменении во времени ее основных характеристик: численности, плотности, возрастного состава, пространственной структуры и занимаемой площади.

Одновременное необратимое изменение ценопопуляции от возникновения до старения и отмирания называется *сукцессией*. Обратимые, временные, разнонаправленные изменения численности, плотности и возрастного состава ценопопуляции под действием изменяющихся условий среды называют *флуктуацией*.

Типы жизненных стратегий видов. Под жизненной стратегией вида понимают его отношение к комплексу факторов среды, объясняющее специфику его популяций и его статус в растительном сообществе. У растений различают три типа жизненных стратегий: *C* (от англ. *competitor* — конкурент), *S* (от англ. *stress tolerant* — устойчивые к стрессу) и *R* (от англ. *ruderalis* — сорный). В зависимости от типа стратегии растения соответственно называют виолентами, пациентами и эксплентами.

Виоленты (C-стратегия) — мощные растения: деревья, кустарники или высокие травы (тростник, борщевик), всегда доминирующие в растительных сообществах. Обладают высокой конкурентоспособностью, но требуют много света, воды, высокого почвенного плодородия. Эти растения образно называют «львами» растительного мира.

Пациенты (S-стратегия) — очень выносливые растения, способные долго существовать в неблагоприятных условиях среды (при дефиците света, воды, питания). Переживают стресс с помощью ряда специфических адаптаций. Их образно называют «верблюдами» растительного мира.

Эксплеренты (R-стратегия) — растения, быстро захватывающие освободившиеся экологические ниши (часто замещают виоленты после их гибели), т.е. использующие ресурсы нарушенной среды. Обычно одно- или двулетники, образующие огромное число семян, которые сохраняют всхожесть много лет (марь, лебеда). К этой группе могут относиться и виды с интенсивным вегетативным размножением (осот, бодяк). Обычно эксплеренты захватывают освободившиеся площади ненадолго — они быстро и легко вытесняются виолентами («шакалы» мира растений).

Контрольные вопросы

Что такое популяция? Что такое ценопопуляция? Что понимают под экологической нишей? Как выражается возрастная структура популяции? Какие периоды онтогенеза выделил Т.А. Работнов? Что понимают под пространственной структурой популяции? Какие типы жизненных стратегий выделяют у растений?

РАЗДЕЛ IV

ОСНОВЫ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

Раздел ботаники, изучающий закономерности распространения на земной поверхности видов и других таксономических категорий растений, называют *географией растений*, или *фитогеографией*. Как научная отрасль география растений включает несколько направлений исследований. *Фитохорология* изучает ареалы растений, *флористическая фитогеография* исследует совокупности видов растений (флоры) различных территорий, *экологическая география растений* устанавливает закономерности распространения растений в зависимости от условий внешней среды, а *историческая* — изучает развитие флор в историческом аспекте.

Глава 19. УЧЕНИЕ ОБ АРЕАЛАХ

Условия внешней среды на нашей планете столь разнообразны, что трудно найти такой вид растений, который встречался бы повсеместно. Растения каждого вида могут существовать только в определенном диапазоне условий внешней среды, при котором возможно их нормальное развитие и воспроизводство. Поэтому каждый вид растения встречается лишь на определенной территории, где условия среды не превышают пределы его устойчивости, или толерантности, к ним. *Часть земной поверхности или акватории Мирового океана (если речь идет о водном растении), в пределах которой встречается тот или иной таксон, называют ареалом.* Территорию, заселенную особями конкретного вида, называют ареалом вида. Совокупность ареалов видов одного рода составляет ареал этого рода. Ареалы более высоких таксонов представлены совокупностью ареалов всех входящих в них таксонов более низких рангов до вида включительно.

Положение границ ареала определяется условиями внешней среды, выходящими за границы устойчивости вида. При этом их определяет,

как правило, один фактор — лимитирующий. Границы ареала могут определяться разными лимитирующими факторами. Например, для многих древесных растений зоны умеренного климата южная граница ареала будет определяться летними засухами, а северная — низкими зимними температурами.

Разнообразие лимитирующих факторов, определяющих границы ареалов растений, можно свести к трем группам абиотических факторов.

1. *Физико-географические барьеры.* К ним относятся береговые линии, горные системы и нагорья, равнины (для горных растений), глубина водоемов (для гидрофитов). Как правило, влияние этих факторов носит не прямой, а косвенный характер — с ними обычно связаны тепловой и водный режимы, а иногда и световой режим. Равнинные растения, например, не могут расти в горах не из-за высоты местности, а по причине недостатка тепла и воды.
2. *Климатические барьеры.* Прежде всего их действие связано с тепловым режимом. При этом для растений одних видов определяющей является сумма положительных температур, а для других — средняя температура самого холодного месяца. Важную роль играет и режим осадков, особенно их распределение по временам года и испарение. Именно эти показатели влияют на влажность воздуха, от которой в большой степени зависит водный баланс растений.
3. *Эдафические барьеры.* Их действие определяется физическими и химическими свойствами почв (субстратов). При этом химический состав почвы действует на растение часто как прямой лимитирующий фактор. Непреодолимым барьером для многих растений становятся засоленные почвы. Многие растения не могут расти на кислых или щелочных почвах. Механический состав почвы действует на растения косвенно — через влагоемкость. Низкая влагоемкость песков или скальных пород позволяет расти на них только растениям специфических экологических групп (псаммофитам или литофитам).

Кроме абиотических влияний на границы ареалов растений могут оказывать и *биотические барьеры*. Они могут возникать по разным причинам: отсутствию насекомых-опылителей, животных — распространителей семян, присутствию вредителей (фитофагов). Прямым лимитирующим фактором распространения вида является конкуренция. Граница ареала вида заканчивается обычно именно там, где конкурентоспособность его особей снижается настолько, что они не могут

противостоять растениям других видов. Снижение конкурентоспособности вызывается действием абиотических лимитирующих факторов. Например, конский каштан, растущий как декоративное растение по всей Европе и прекрасно размножающийся семенами, не может внедриться в леса — в качестве биотического барьера выступает конкуренция с растениями местных видов.

Так как в разных частях ареала условия существования неодинаковы, особи вида в пределах ареала располагаются неравномерно. Наиболее благоприятны они в так называемой *зоне оптимума*. Благодаря этому в зоне вид наиболее стабильно удерживает места обитания и быстро захватывает освобождающиеся территории. Зона оптимума обычно не совпадает с географическим центром ареала. От этой зоны к периферии ареала условия обитания становятся все менее пригодными для развития особей данного вида. Изменение биотопа (местообитания вида) на границе ареала может сопровождаться сменой жизненной формы. Например, липа сердцевидная на северо-восточной границе ареала растет в виде кустарника под пологом еловых лесов. Кроме этого обитающие по границам ареала особи часто не способны к размножению, и существование вида в этих областях зависит от заноса диаспор из других зон ареала.

Ареалы нескольких видов, входящих в один таксон более высокого ранга, могут находиться достаточно далеко друг от друга, граничить или в разной степени перекрываться. Число видов таксона высшего ранга, обитающих совместно на какой-то части его ареала, называют *видовой насыщенностью ареала*. Обычно в разных частях ареала она неодинакова. Зоны ареала высшего таксона, наиболее насыщенные видами, называют *центрами видового разнообразия*. Таких центров в пределах ареала может быть несколько.

Типы ареалов. Выделяют несколько типов ареалов, исходя из их динамических, структурных и размерных особенностей.

По динамике ареалы могут быть *ригидными* и *мобильными*. У ригидных ареалов границы относительно постоянны, изменение их происходит лишь периодически и в небольших пределах. У мобильных ареалов границы постоянно и направленно смещаются. При этом расширяющийся мобильный ареал свойственен развивающимся таксонам, захватывающим новые территории. Сокращающийся мобильный ареал типичен для вымирающих видов.

По структуре ареалы бывают *сплошными* или *разорванными* — *дизъюнктивными*. Ареал таксона считают сплошным, если его незаселенные участки могут оказаться заселенными в течение жизни одного-двух по-

колений растений таксонов, его составляющих. Участки дизъюнктивного ареала располагаются друг от друга настолько далеко, что разделяющее их пространство не может быть заселено в указанные сроки. Такой тип ареала свидетельствует о древности таксона и его локальном вымирании (участки ареала одного из древнейших родов сосновых — араукарии — находятся на разных континентах — в Австралии и Южной Америке). Разъединенные сегодня материки имеют много общих таксонов разного ранга — семейств, родов и даже видов. Полагают, что сходство флор территорий, находящихся на огромном расстоянии друг от друга, можно объяснить только единством их происхождения.

Размеры ареалов варьируются в очень широких пределах. Если ареал полностью или частично охватывает поверхность нескольких континентов, то его называют *космополитным*. Растения с таким ареалом называют *космополитами*. Очень много космополитов среди гидрофитов и гелофитов (ряска малая, тростник обыкновенный, виды рдеста и др.), а также среди сорных растений (звездчатка средняя, одуванчик лекарственный, марь белая и др.). Образование космополитных ареалов связано с однотипностью среды обитания растений определенных видов на всех континентах и эффективностью способов их расселения. Например, широкому распространению водных растений способствуют водоплавающие птицы, а сорняки развозит по миру человек.

Естественно, что ареалы родов обычно шире ареалов видов, а ареалы семейств обширнее ареалов родов. Космополитные роды более обычны, чем космополитные виды, а космополитные семейства встречаются чаще космополитных родов. Наиболее известны такие семейства-космополиты, как Астровые и Мятликовые.

Ареалы, занимающие относительно небольшие территории, называют *эндемичными*, а растения с такими ареалами — *эндемиками*. Эндемики типичны только для одного какого-либо региона. Размеры эндемичных ареалов могут быть разными — от целого континента до маленького острова или вершины горы. Эндемики — сосна пицундская, растущая на мысе Пицунда (Черноморское побережье Кавказа), и пихта камчатская, образующая небольшую рощу на восточном побережье Камчатки.

В основе эндемизма лежат разные причины. Ограниченность ареала может быть обусловлена молодостью таксона, вследствие которой он еще не успел распространиться более широко. Это явление называют *неоэндемизмом*. *Палеэндемизм* — результат сокращения ареала таксона по причине его вымирания. Такой таксон сохраняется лишь в *рефугиумах* — небольших участках прежнего ареала.

Таксоны растений, сохранившиеся от исчезнувших, ранее широко распространенных флор и занимающие теперь лишь небольшие территории, называют *реликтами*. Реликты различают по геологическому возрасту флор, к которым они принадлежали: юрские (гинкго), третичные (секвойя, метасеквойя), ледниковые (береза карликовая).

Число эндемиков находится в прямой зависимости от возраста территории и ее изолированности. Изолированность территории дает возможность древней флоре сохраниться, не смешиваясь с соседними флорами, и самостоятельно развиваться. Наиболее богаты эндемиками древние острова — в Новой Зеландии они составляют более 70%, а на Галапагосских островах — до 90% всех имеющихся там видов.

Виды, роды и семейства, в процессе эволюции возникшие на данной территории и живущие поныне, называют *автохтонами*, или *аборигенами*. Обычно именно они составляют ядро какой-либо флоры. Виды-пришельцы, попавшие на данную территорию относительно недавно в процессе расселения, называют *аллохтонами*.

Растения, вошедшие в местную флору благодаря действиям человека (преднамеренным или случайным), называют *антропофитами*. К ним относятся культивируемые, сорные и рудеральные растения, а также любые растения, постоянно растущие на местообитаниях, созданных человеком (агрофитоценозы, пар, выпасы, вырубки, мусорные места и др.).

Контрольные вопросы

Что такое ареал? Какими факторами определяются границы ареала? Какой ареал называют космополитным? О древности или молодости таксона свидетельствует дизъюнктивный ареал? Какие растения называют эндемиками? Что такое реликты? Какие растения называют аборигенами? Какие растения относятся к антропофитам?

Глава 20. УЧЕНИЕ О ФЛОРЕ

Флора — списочный состав видов, обитающих на какой-либо территории. Территория может быть представлена геоморфологическим образованием — материком, островом, водоемом или административной единицей — районом, областью, городом и т.д. Можно, например, изучать флору Земли и флору парка. Если территория относительно небольшая (до 200 км²), ее называют локальной. Если на территории

учитывают виды только какого-то определенного таксона (например голосеменных) или экологической группы, то получают представления о *парциальной флоре*.

О *богатстве флоры* можно судить по числу составляющих ее видов. Наиболее богаты видами флоры тропиков, что объясняется древностью их происхождения и благоприятными климатическими условиями. Горные флоры богаче равнинных, так как отличаются разнообразием экологических условий. Высокая степень их изоляции предоставляет возможность сохранения древних видов и появления новых. Если на просторах нашей страны встречается около 12 тыс. видов семенных растений, то в солнечной Бразилии — более 40 тыс.

Долевое распределение видов по семействам — *флористические спектры* — показывает, что в различных регионах планеты преобладают представители разных семейств. В тропических областях — орхидные, молочайные, мареновые, во внутротропических — астровые, бобовые и мятликовые.

Универсальная характеристика флоры складывается из ее элементов. Изучение элементов флоры дает возможность охарактеризовать флору не только количественно, но и качественно.

Универсальной характеристикой флоры являются перечень и состав слагающих ее *географических элементов* — групп видов со сходно расположенными ареалами. Географические элементы различают по зональности, «океаничности» и высотной поясности.

Зональность отражает приуроченность основной части ареала географического элемента к области с определенным термическим режимом климата. Поверхность нашей планеты разделяют на десять термических зон (с севера на юг): арктическую, бореальную, северную умеренную, меридиональную, северную субтропическую, тропическую, южную субтропическую, южную умеренную, нотальную и антарктическую.

«*Океаничность*» характеризует влажность климата на основной части ареала. Различают шесть типов климата: сильно-океанический, океанический, условно-океанический, условно-континентальный, континентальный и резко континентальный.

Выделяя географический элемент, учитывают *высотную поясность*, на которой располагается основная часть его ареала. Выделяют три высотных пояса — равнинный, горный и высокогорный, или альпийский.

Распространение географических элементов в основном совпадает с зональными типами растительности, в образовании которых они участвуют. Например, в России арктические элементы распространены

в арктических тундрах, а бореальные элементы являются компонентами зоны тайги.

Виды, близкие по месту происхождения и истории расселения, представляют собой *генетические элементы флор* (например, восточно-сибирский, среднеазиатский и др.).

Флора, как правило, состоит из элементов разного возраста. *Возрастной анализ флоры* основан на данных палеоботаники. При этом для автохтонов определяют примерное время их возникновения, а для аллохтонов — время проникновения на территорию. Важная сторона характеристики флоры — наличие в ней эндемиков и реликтов.

По числу и рангу эндемичных таксонов флоры выделяют *фитохории* — участки земной поверхности со своеобразными флорами. Выделяют фитохории разного ранга. Тем из них, в которых встречаются единичные эндемичные виды, присваивают низший ранг *флористического округа*. Фитохории, содержащие невысокий процент эндемичных видов и несколько эндемичных родов, имеют более высокий ранг *флористических провинций*. *Флористическими областями* называют фитохории, имеющие высокий процент эндемичных видов и родов. Высший ранг *флористического царства* имеют фитохории не только с многочисленными эндемичными видами и родами, но и семействами и подсемействами.

Сегодня на Земле выделяют шесть флористических царств, около 40 флористических областей и до 150 флористических провинций.

Голарктическое царство — самое большое, оно занимает более половины площади всей суши земного шара: Европу, внетропические Азию и Северную Африку, почти всю Северную Америку. На этой территории насчитывается более 30 эндемичных семейств (в основном монотипных — состоящих из одного рода). Наибольшим числом родов представлены семейства Сосновые, Буковые, Березовые, Гвоздичные, Ивовые, Лютиковые, Маревые, Мятликовые, Осоковые и другие со многими эндемичными родами и видами.

В этом царстве находится вся территория нашей страны. Флора России насчитывает около 20 тыс. видов: 11 440 — семенных растений, 1137 — моховидных, 159 — папоротников, около 9 тыс. — водорослей и 3 тыс. — лишайников. Среди цветковых растений преобладают семейства Астровые (около 2 тыс. видов), Бобовые (1,6 тыс. видов), Мятликовые (около 1 тыс. видов), Капустные, Розовые и Сельдерейные (примерно по 700 видов), Гвоздичные и Яснотковые (по 600 видов), Лютиковые и Осоковые (по 500 видов).

Голарктическое царство часто разделяют на три подцарства: Бореальное, Древнесредиземноморское и Сонорское (Америка).

Палеотропическое царство находится в тропической области Старого Света, за исключением Австралии оно охватывает все тропические острова Тихого океана. Отличается наибольшим числом эндемичных семейств — до 40. Среди них дегенериевые, имбирные, банановые, непентовые и др. Много эндемичных родов и видов из семейств Пальмы, Орхидные, Бобовые, Молочайные. Так как территории царства находятся на большом расстоянии друг от друга, флора его весьма неоднородна. Выделяют подцарства: Африканское, Мадагаскарское, Индо-Малазийское, Полинезийское и Новокаледонское.

Неотропическое царство занимает южную оконечность Флориды, Центральную Америку, острова Вест-Индии и большую часть Южной Америки. Насчитывает до 25 эндемичных семейств, среди которых Канновые, Настурциевые и др., и сотни эндемичных родов. В этом царстве наблюдается наибольшее видовое разнообразие семейств Бромелиевые и Кактусовые. Встречаются интересные эндемичные представители семейств Лавровые, Перцевые, Баобабовые, Орхидные, Бобовые и Пальмы. Здесь родина многих пасленовых, маниока, какао, кокосовой пальмы, хинного дерева, гевеи каучуконосной.

Австралийское царство охватывает территорию Австралии, Тасмании и ближайших к австралийскому побережью островов. Флора специфична и разнообразна. 15 эндемичных семейств. Три четверти из всех известных видов (а их около 12 тыс.) представлены эндемиками, что объясняется ранним обособлением континента. Наиболее богаты эндемичными родами и видами семейства Миртовые, Орхидные, Амарантовые, Астровые, Бобовые, Протеиные. Символы Австралии — эвкалипты представлены 600 видами. Ареал этого рода почти не выходит за пределы Австралии. Эвкалипты представлены разными жизненными формами — от самых высоких (до 155 м) в мире деревьев до низкорослых кустарников. На континенте встречается до 500 видов акаций.

Капское царство — самое маленькое по площади. Занимает южную оконечность Африки. В его составе семь небольших эндемичных семейств и много эндемичных родов и видов семейств Амариллисовые, Ирисовые, Астровые, Протеиные, Вересковые, Кисличные и некоторых других. Капская флора подарила миру много ценных декоративных растений — в основном луковичных и клубнелуковичных растений из семейств Амариллисовые и Ирисовые. Из этих мест родом пеларгония — комнатная герань.

Голантарктическое царство занимает южную часть Южной Америки, Новую Зеландию, антарктические острова и отдельные участки побережья Антарктиды. Несмотря на сильное фрагментирование тер-

ритории, флора удивительно бедна и единообразна. Около десяти эндемичных семейств (в основном монотипных). Встречаются эндемичные виды и роды из семейств Мятликовые, Осоковые, Колокольчиковые, Астровые и др.

Действие антропогенных факторов приводит к изменению флор на Земле — их унификации, утрате своеобразия. Причина этого — усиление роли видов, приспособленных к обитанию в условиях, создаваемых человеком, и вымирание аборигенных, неконкурентоспособных видов.

Контрольные вопросы

Что такое флора? Чем определяется богатство флоры? Что называют географическим элементом флоры? Чем флористическая область отличается от флористической провинции? Какие флористические царства выделяют? К какому флористическому царству относится территория России?

Глава 21. КУЛЬТУРНАЯ ФЛОРА

Под культурной флорой понимают совокупность всех выращиваемых человеком растений — пищевых, кормовых, лекарственных, декоративных и т.д. Считают, что сегодня в мире культивируют растения около 2,5 тыс. видов, относящихся к 50 семействам. Однако наиболее широко возделывают растения 150 видов, из которых пищевых — значительно меньше половины. При этом 80% всех продуктов питания растительного происхождения производят растения всего шести видов покрытосеменных. Среди пищевых растений явно преобладают злаки и бобовые.

Так выглядит перечень важнейших пищевых растений мира в порядке убывания их значения: 1) рис, 2) пшеница, 3) кукуруза, 4) картофель, 5) ячмень, 6) батат, 7) маниок, 8) соя, 9) овес, 10) сорго, 11) просо, 12) сахарный тростник, 13) сахарная свекла, 14) рожь, 15) арахис, 16) бобы, 17) горох, 18) вика, 19) банан, 20) кокос.

Окультуривание дикорастущих растений началось в каменном веке. Достаточно быстро собирательство сменилось примитивным земледелием — люди стали выращивать растения возле своих поселений. Проводя бессознательный искусственный отбор, человек смог развить те признаки растений, которые были полезны для человека, но снижавшие жизнеспособность и конкурентоспособность растений. Одними из первых были получены формы пшеницы и ячменя с неразламываю-

шимся колосом и неосыпающимися зерновками, горох с нескрывающимися бобами, морковь и свекла с сильно разрастающимися корнеплодами и т.д.

Древние земледельческие цивилизации находились в Месопотамии и Средиземноморье. Уже за 5 тыс. лет до н.э. здесь широко культивировали ячмень, пшеницу-полбу, нут, лен, виноград и др. В это же время формирование культурной флоры происходило в Китае, где выращивали просо, рис, сою. В Америке земледельческая культура развивалась у ацтеков на Мексиканском плоскогорье и у инков — в горах Южной Америки. В этих регионах возделывали кукурузу, марь квиноа, амарант, картофель, фасоль, арахис, хлопчатник. Таким образом, большинство современных возделываемых растений были, очевидно, окультурены за 5–6 тыс. лет до н.э.

Великий русский ботаник Н.И. Вавилов (1887–1943) назвал древние очаги возникновения возделываемых растений *центрами происхождения культурных растений*. Это были области, в которых происходило первичное видообразование большинства выращиваемых растений. За пределами этих центров в культуру были введены лишь растения немногих видов, причем значительно позже. Центры формообразования возникали и развивались изолированно в областях с богатой естественной флорой, дававшей ценный материал для селекции. Н.И. Вавиловым были выделены восемь центров происхождения культурных растений.

1. *Китайский*, или *Восточноазиатский* (включает горы Центрального и Западного Китая с прилегающими к ним низменными районами). В этом центре возникла пятая часть мирового ассортимента культурных растений. Родина сои, гречихи, голозерного ячменя, трех видов проса, некоторых видов лука, баклажана, видов груши, яблони, сливы, хурмы, опийного мака.
2. *Индийский*, или *Южноазиатский* (охватывает Индостан, Индокитай, Малайский архипелаг, Филиппинские острова). Отсюда произошла большая половина из числа всех культурных растений. В том числе рис, сахарный тростник, зерновые бобовые (нут, маш), цитрусовые (лимон, апельсин, мандарин), манго, банан и др.
3. *Среднеазиатский* (включает Северо-Западную Индию, Афганистан, Таджикистан, Узбекистан, Западный Тянь-Шань). Родина некоторых видов пшеницы и зернобобовых культур (горох, чечевица, конские бобы).
4. *Переднеазиатский*, или *Западноазиатский* (охватывает Западную Азию, включая внутреннюю Малую Азию, все Закавказье, Иран

и горную Туркмению). Здесь возникли несколько видов пшеницы, рожь, виноград, черешня, алыча, гранат, айва, инжир, миндаль, грецкий орех, дыня, кормовые травы — люцерна, эспарцет, вика и др.

5. *Средиземноморский*. Родина маслины, свеклы, капусты, моркови, петрушки, лука репчатого, лука-порей.
6. *Абиссинский*. Пшеница твердая, кофе, ячмень.
7. *Центральноамериканский* (Центральная Америка и Антильские острова). Родина около 900 видов культивируемых растений: кукурузы, фасоли, тыквы, перца, какао, хлопчатника.
8. *Южноамериканский*. Здесь появились картофель, табак, арахис, ананас, маниок, подсолнечник.

К настоящему времени география культурных растений сильно изменилась. Сегодня их выращивают главным образом не там, где они когда-то возникли, а там, где они дают наибольшие урожаи. Основными производителями пшеницы в мире стали Аргентина, Китай и США. Оказалось, что уроженец жаркой Аравии — кофе гораздо лучше растет и плодоносит в далекой Бразилии, а выходцы из Южной Америки — какао и арахис стали основными культивируемыми растениями Африки.

Продолжается введение в культуру и новых видов растений. Иногда оно бывает столь непродуманным, что приводит к негативным последствиям. Например, некоторые новые культуры, «сбегая» с полей, становятся опасными сорняками (борщевик).

В последнее время все большее значение в создании растений с ценными признаками приобретает *генная инженерия*. Введение в клетку генов, определяющих те или иные полезные для человека свойства организма, и выращивание из нее целого *трансгенного* растения с новыми ценными признаками в значительной мере ускорило процесс создания новых высокопродуктивных форм культивируемых растений. Именно таким путем, например, получены трансгенные сорта картофеля, устойчивые к колорадскому жуку, сорта томата с длительно хранящимися плодами и др.

Контрольные вопросы

Какие пищевые растения имеют наибольшее значение? Как давно было окультурено большинство возделываемых растений? Какие центры происхождения культурных растений выделил Н.И. Вавилов? Какова роль генной инженерии в создании новых форм хозяйственно-ценных растений?

ОСНОВЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

Глава 22. РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО,
ИЛИ ФИТОЦЕНОЗ

Разнообразие населяющих нашу планету автотрофных и гетеротрофных организмов соответствует разнообразию условий обитания в разных ее местах. В результате в пределах биосферы сформировались экосистемы разного уровня, в которых происходит более или менее замкнутый круговорот биогенных веществ и энергии. Наиболее важным компонентом большинства экосистем являются *высшие растения*. Именно они обеспечивают экосистемы органическими веществами и энергией, определяют их пространственную структуру. Поэтому совокупность высших растений, входящих в состав разнообразных экосистем, часто рассматривают отдельно от остальных их компонентов — как *растительные сообщества*, или *фитоценозы* (от греч. «фитон» — растение и «кайнос» — общий). Совокупность растительных сообществ, населяющих Землю или отдельные ее регионы, называют *растительностью*, или *растительным покровом*. Наука, занимающаяся изучением фитоценозов, называется *фитоценологией*, или *геоботаникой*. Термин «фитоценология» предложил в 1918 г. австрийский ботаник Г. Гамс.

Растительным сообществом, или фитоценозом, называют более или менее устойчивую исторически сложившуюся совокупность растений на некотором однородном участке земной поверхности, характеризующуюся определенным постоянством флористического состава и определенными взаимоотношениями растений друг с другом и с окружающей средой.

Входящие в состав фитоценоза растения разных видов оказывают друг на друга как непосредственное (аллелопатия и др.), так и косвенное (конкуренция за свет, воду, элементы питания) влияние. Возможность их совместного обитания возникает на основе проявления их экологических особенностей в конкретных условиях среды. Подобная общность видов может повторяться в разных регионах при сходных

условиях окружающей среды. Например, в областях Евразии с умеренным климатом на тяжелых глинистых почвах обычно растут еловые леса, а на легких песчаных — сосновые. Таким образом, для каждого фитоценоза характерно определенное местообитание.

Один из важнейших признаков фитоценоза — его *флористический*, или *видовой*, состав, который в большой степени связан с флорой данного региона. Причем он зависит не столько от систематического положения растений, сколько от их экологических особенностей и конкурентоспособности. Число видов, входящих в тот или иной фитоценоз, очень сильно варьируется и может достигать в тропических лесных ценозах нескольких сотен. Благодаря экологической неоднородности видов каждый из них занимает в сообществе типичную для него экологическую нишу.

Совокупность особей одного вида в пределах фитоценоза называют *ценопопуляцией*. Ценопопуляция представляет собой основную *структурно-экологическую единицу* фитоценоза. Растительное сообщество представляет собой совокупность ценопопуляций, отличающихся разной численностью особей, неодинаковой фитомассой и разным значением в структурно-экологической организации этого сообщества. Число ценопопуляций в фитоценозе (его видовая насыщенность) зависит от местообитания, биологической специфики растений разных видов, уровня межвидовой конкуренции между ними. В результате такой конкуренции каждая ценопопуляция занимает свою *экологическую нишу*.

Фитоценозы называют *флористически полночленными*, когда в них представлены все виды, способные произрастать в данных условиях. В состав флористически неполночленных фитоценозов входят не все из этих видов. Установление неполночленности растительных сообществ может быть использовано в практических целях — они могут быть искусственно пополнены хозяйственно-ценными видами.

Роль отдельных видов в фитоценозе неодинакова. В зависимости от значимости разные виды объединяют в несколько различных групп (*ценофиты*), каждая из которых имеет определенное значение для сообщества. Как правило, главную роль в определении основных свойств фитоценоза играют всего один или два вида, редко — больше. Виды, представленные наибольшим числом особей, занимающие наибольшую площадь и господствующие в фитоценозе по биомассе, называют *доминантами*. Именно они играют в растительном сообществе ведущую роль. Кроме доминантов выделяют *субдоминанты* — виды, доминирующие во второстепенных ярусах фитоценоза. Среди доминантов

выделяют *эдификаторы* — виды, которые играют ведущую роль в создании фитосреды в растительном сообществе. Например, в снытевой дубраве эдификатором является дуб, а сныть — лишь доминантом. Таким образом, эдификатор — всегда доминант, но не каждый доминант — эдификатор. Обычно эдификатор доминирует в верхнем ярусе. Однако в некоторых фитоценозах доминанты и нижнего яруса могут быть явными эдификаторами — например, мох сфагнум на верховом болоте. Виды, играющие в растительном сообществе второстепенные роли и никогда не доминирующие, называют *ассектаторами* (от лат. «ассектатор» — постоянный спутник).

Под структурой растительного сообщества понимают особенности пространственного размещения его компонентов. Большую роль в ней играет набор биоморф фитоценоза. Специфика надземной структуры фитоценоза определяется в основном особенностями расположения побеговых систем семенных растений и степенью их олиственности. Взаимное расположение корневых систем растений определяет его подземную структуру. Различают вертикальную и горизонтальную структуру фитоценоза.

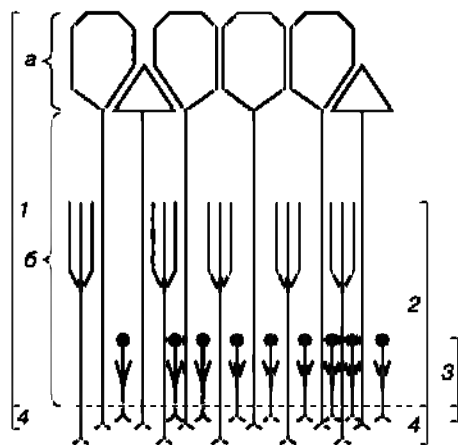


Рис. 172. Вертикальная структура лесного фитоценоза
(по Г.П. Яковлеву, В.А. Челомбитко, 1990, с изм.):

1 — ярус древостоя (а — зона крон, б — зона стволов); 2 — ярус кустарников;
3 — ярус кустарничков и трав; 4 — подземный ярус

Вертикальная структура фитоценоза выражена в форме *ярусности*, которая представляет собой один из вариантов разделения экологических ниш между растениями разных видов (рис. 172). Ярусность

обеспечивает совместное обитание растений в условиях сильной конкуренции за свет. Проявляется она в том, что основная часть листьев у растений разных видов располагается на различной высоте — в зависимости от их жизненной формы. Особенно четко ярусность проявляется в фитоценозах, представленных разными жизненными формами, например в лесу, где выделяют обычно не менее четырех ярусов. В северных лесах это древесный, кустарниковый, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. В сосняке-черничнике, например, можно выделить пять ярусов: сосна — в первом, орешник — во втором, черника — в третьем, кислица — в четвертом и мхи — в пятом. Ярусное строение обнаруживается и в луговых и болотных сообществах, но здесь оно проявляется обычно менее четко.

Не так заметно выражена ярусность в подземной структуре сообщества. Здесь она определяется конкуренцией за почвенную влагу и элементы минерального питания и способствует их более эффективному использованию.

Кроме вертикальной существует и *горизонтальная структура фитоценоза*. Несмотря на то что растительное сообщество считают достаточно однородным участком растительности, его однородность все же относительна. К пространственной неоднородности фитоценоза приводит разнообразие местообитаний (разное увлажнение и химический состав почв, различный тепловой режим, большее затенение под древесными кронами и др.). Эта неоднородность выражается в форме *мозаичности*. Мозаичность типична для большинства фитоценозов. Она проявляется в изменении количественного соотношения видов растений, отсутствии растений каких-то видов, сомкнутости растений и т.д. В результате одни виды могут встречаться по всей площади фитоценоза в виде отдельных особей, другие — только в нескольких местах, а третьи — отдельными куртинами.

Между растениями фитоценоза возникают определенные экологические взаимоотношения, которые чаще всего выражаются в форме межвидовой и внутривидовой конкуренции. Она может проявляться в разных формах — аллелопатическом воздействии, затенении, перехвате воды и питательных веществ и т.д. При этом менее конкурентные виды не могут реализовать свои потенциальные возможности и занять соответствующие экологические ниши, что успешно делают виды высококонкурентные. В результате обитатели фитоценоза представлены в нем в соотношении, отражающем их конкурентные способности. Таким образом, в сформировавшемся сообществе виды находятся

в *экологическом равновесии* по отношению друг к другу и к окружающей среде. Нарушение этого равновесия связано обычно с изменением факторов среды обитания.

Видовой состав, структура фитоценоза, экологические взаимоотношения между входящими в его состав растениями разных видов могут достаточно закономерно изменяться во времени. Наиболее заметны изменения, обусловленные временами года. Прежде всего они проявляются в смене окраски растительного сообщества — его *аспекта*. Это связано с неодинаковыми темпами и ритмами развития растений: в то время, когда одни из них только зацветают, другие уже давно образовали плоды. Смена аспекта отражает сезонную изменчивость фитоценоза.

В любом фитоценозе как динамичной системе происходят циклические, обратимые изменения, не затрагивающие, однако, его основных свойств и признаков. Могут изменяться численность и возрастной состав ценопопуляций, их соотношение, но все это не вызывает значительной перестройки растительного сообщества в целом. Такие изменения фитоценоза называют *флуктуациями*.

Сезонные флуктуации — один из способов дифференциации экологических ниш растений разных видов. Они дают возможность существовать в одном сообществе наибольшему числу видов, обеспечивая им более эффективное использование ресурсов среды обитания.

Кроме сезонных флуктуаций в растительном сообществе могут проходить и *годовые флуктуации*, проявляющиеся в смене доминирующих видов. Чаще всего такая смена происходит в результате деятельности травоядных животных, а также изменения погодных условий. В результате подобных флуктуаций облик фитоценоза может значительно изменяться, но его видовой состав и структура остаются неизменными. При ослаблении (прекращении) действия негативных факторов он возвращается к исходному состоянию.

Но в растительных сообществах могут происходить и необратимые изменения, приводящие к смене одного сообщества другим. В этом случае говорят о *динамике фитоценозов*. Необратимые во времени последовательные смены фитоценозов называют *сукцессиями* (от лат. «сукцессио» — преемственность, наследование). Сукцессии могут быть вызваны как внутренними, так и внешними причинами. Внешними (экзогенными) причинами сукцессий могут быть прежде всего изменения среды обитания (изменение климата и химизма почв, воздействие пожаров, вырубки, осушение, орошение, чрезмерный выпас животных

и т.д.). Внутренние причины сукцессий связаны с биологическими особенностями видов фитоценоза и формированием ими собственной среды обитания, отличной от первоначальной (заторфовывание водоемов, изменение кислотности почвы и т.д.). Например, при формировании растительного сообщества на обнажившейся песчаной отмели одни растения в результате своей жизнедеятельности готовят условия для других: одновидовые группировки ивы, иван-чая, хвоща со временем сменяются многовидовыми луговыми фитоценозами.

В динамике растительного сообщества явно прослеживается тенденция к формированию сбалансированного и устойчивого сообщества, наиболее приспособленного к климату данной местности. Такое состояние называется *климаксом* (от греч. «климакс» — высшая точка, кульминация). Сообщества, находящиеся в состоянии климакса, называют *климаксными сообществами*. Для каждой географической зоны характерны свои климаксы растительности.

Сукцессии ведут не только к формированию или восстановлению (*демутации*) устойчивого стабильного фитоценоза, но могут привести и к его неустойчивости и распаду (*дигрессии*).

Наряду с динамикой в природе наблюдается и *устойчивость растительных сообществ* — при нарушении они способны вернуться к исходному типу. Например, степь может восстановиться после распахивания, а на месте вырубленного ельника со временем снова восстановится ельник. Таким образом, важными свойствами природных фитоценозов являются устойчивость и способность к самовозобновлению.

Растительное сообщество вместе с его обитателями составляет *биоценоз*. Биоценозы отличаются определенным видовым составом и биомассой — общим количеством живого органического вещества. Они существуют в связи с неорганической средой. Биоценоз и среда его обитания (участок земной поверхности с его атмосферой, почвой и водными ресурсами) образуют *биогеоценоз*. Границы биогеоценоза определяются границами растительного сообщества.

Контрольные вопросы

Что такое фитоценоз? Что такое растительность? Чем растительность отличается от флоры? Какие растения называют доминантами? Какие растения называют эдификаторами? Что называют флуктуацией? Что такое сукцессия? Какое растительное сообщество называется климаксным?

Глава 23. АГРОФИТОЦЕНОЗ

Создаваемые человеком искусственные растительные сообщества называются *агрофитоценозами*. К ним относятся поля, искусственные пастбища и сенокосы, плантации винограда и чая, плодовые сады, огороды и парки. Агрофитоценозы представляют собой экосистемы, созданные и поддерживаемые человеком (табл. 23.1). Однако они являются частью современного растительного покрова планеты. Повышению продуктивности агрофитоценозов способствуют подбор высокоурожайных растений, применение интенсивных технологий их выращивания, внесение удобрений, правильная агротехника и т.д. Совокупность культивируемых растений одного вида называют *агропопуляцией*.

Видовой состав агрофитоценоза включает культивируемые растения и сорняки, которые обычно представлены видами-*аборигенами*. В России известно около 400 видов сорных растений, из которых большинство — двудольные однолетние растения. За время совместного сосуществования сорные растения приспособились к условиям среды, создаваемым доминирующими культивируемыми растениями, а кроме этого к экстремальным условиям пашни, агротехническим и химическим методам борьбы с ними.

Ярусность агрофитоценоза выражена только в том случае, если он засорен сорняками. *Мозаичность* обычно не выражена. *Аспективность* определяется только ритмом развития возделываемого растения. *Смена агрофитоценозов* происходит в связи с *севооборотом* — чередованием культур на определенном участке площади (поле).

Таблица 23.1

Сравнительная характеристика естественного фитоценоза и агрофитоценоза

Естественный фитоценоз	Агрофитоценоз
Источники энергии	
Солнечная радиация	Солнечная радиация + антропогенная энергия, затраченная на агротехнику
Форма и направление отбора	
Естественный отбор. Устранение слабых особей обеспечивает устойчивость фитоценоза	Искусственный отбор. Направлен на повышение продуктивности растений
Флористический состав	

Окончание

Естественный фитоценоз	Агрофитоценоз
Многокомпонентный состав, создающий сложную структуру, обеспечивающую высокую устойчивость при колебаниях факторов внешней среды	Монокомпонентный состав. Простая структура. Ограниченный спектр биоморф. В результате — неустойчивость к действию неблагоприятных факторов внешней среды
Период вегетации	
Растения с разным темпом и ритмом развития. Природные ресурсы (вода, питательные вещества и др.) используются равномерно в течение всего вегетационного периода	Растения с одинаковыми темпом и ритмом развития (монокультура). Период возделывания короче вегетационного периода. Частичное использование плодородия почв
Круговорот веществ	
Взятые из почвы химические вещества возвращаются в нее после отмирания растений, их органов, листопада. Основное количество органических веществ остается в почве	Основная часть органических веществ выносятся с урожаем. Нарушение круговорота компенсируется внесением удобрений
Саморегуляция системы	
Саморегуляция выражена. Способен к самовосстановлению	Саморегуляция отсутствует. Развитие под контролем человека. Не способен к самовосстановлению

Контрольные вопросы

Что называют агрофитоценозом? Почему совокупность культивируемых растений одного вида нельзя называть популяцией? Способен ли агрофитоценоз к самовосстановлению? Чем агрофитоценоз отличается от естественного растительного сообщества?

Глава 24. КЛАССИФИКАЦИЯ И ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

24.1. Классификация растительности

Растительность — совокупность растительных сообществ (фитоценозов) планеты или отдельных ее областей. Существуют разные типы

классификации растительности. Наиболее распространена так называемая физиономическая, или доминантная, классификация. Она основана на выделении доминантов в основных ярусах фитоценозов. Этот тип классификации удобен для изучения растительных сообществ с устойчивой структурой.

За основную единицу классификации принимают *ассоциацию* — устойчивое сочетание видов, встречающихся во всех единообразных местообитаниях. Ассоциации обычно называют перечислением доминантов ярусов, начиная с верхнего. *Ассоциации*, в которых доминанты верхнего яруса представлены одним и тем же видом, объединяют в *группы ассоциаций*. Группы ассоциаций, у которых доминанты верхних ярусов представлены видами одного рода, относят к одной *формации*. Например, леса, в верхнем ярусе которых доминируют разные виды елей, относят к формации ельников. *Группы формаций* выделяют по внешнему (габитуальному) сходству доминантов верхних ярусов. Так, все ельники и пихтарники, у которых в качестве эдификаторов выступают хвойные деревья, обычно сильно затеняющие нижние ярусы, объединяют в группу формаций под названием темнохвойный лес. Группы формаций, у которых доминанты верхних ярусов представлены одной жизненной формой, относят к одному *типу растительности*, или *биому*.

24.2. География растительности

Распределение растительности по поверхности Земли подчинено определенным закономерностям, на что указывал еще в начале XIX в. выдающийся немецкий естествоиспытатель А. Гумбольдт (1769—1859). В их основе лежат горизонтальная (широтная) зональность и вертикальная зональность, или поясность.

Широтная зональность прежде всего связана с климатом. Она проявляется при его изменении от полюсов в экватору и заключается в смене *зон растительности*. Широтная зональность наиболее четко проявляется на равнинах, где она обычно совпадает с границами климатических зон. *Вертикальная зональность* связана с изменением климата и почв в зависимости от высоты над уровнем моря. С увеличением этого показателя примерно на каждые 100 м среднегодовая температура воздуха снижается на 0,5—0,6 °C. В направлении от экватора к полюсу такое снижение температуры происходит лишь через каждые 100 км. Поэтому с увеличением высоты климатические условия изменяются гораздо быстрее. Вертикальные зоны называют *поясами растительности*.

Большинство типов растительности приурочены к определенной климатической зоне и в других зонах не встречаются. Они составляют *зональную растительность*. Однако особенности климата могут быть изменены макро- и мезорельефом. Это приводит к тому, что растительность в таких местах может отличаться от зональной — обычно она бывает представлена растительными формациями соседней климатической зоны. Такую растительность называют *экстразональной*. Растительные сообщества, встречающиеся в разных климатических зонах, называют *интразональными*, или *азональными*. Например, болота встречаются и в зоне тундры, и в зоне тайги. Как правило, аazonальная и растительность пресноводных водоемов.

В пределах земного шара обычно выделяют следующие *растительные зоны*: тундры, хвойных лесов, летне-зеленых широколиственных лесов, степей, пустынь, саванн, дождевых тропических лесов, листопадных тропических лесов и ряд других.

Вместе с климатом в вертикальном направлении изменяется и растительность. Зональной равнинной растительности в какой-то степени соответствуют *горные высотные пояса*. Число поясов в горной местности определяется, как правило, широтой местности. Обычно в горах областей умеренного и субтропического климата выражены пояса широколиственных лесов, хвойных лесов, субальпийского и альпийского поясов с травянистой растительностью.

На территории России выделяют следующие основные растительные зоны: полярных пустынь, тундры, лесотундры, тайги, широколиственных лесов, лесостепи, степи, полупустыни и пустыни.

Контрольные вопросы

На каких признаках основана классификация растительности? Какие ранги выделяют в классификации растительности? Каким закономерностям подчинено распределение растительности на Земле? Что такое интразональная растительность? Какие растительные зоны выделяют на территории России?

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Автогамия 264, 266
Автотрофы 9, 10, 18, 65, 193, 280, 404
Автохтоны 397, 399
Агропопуляция 410
Агрофитоценоз 397, 410, 411
Адаптация 361, 387, 392
Адвентивная эмбриония 275
Акротония 46, 47, 328
Алейроновые зерна 94, 96, 125, 143
Аллелопатия 383, 384, 404
Аллохтоны 397, 399
Аменсализм 383
Амилопласт 89, 95, 154
Амфимиксис 274, 275
Анафаза 109, 110
Андроцей 252, 305, 306, 307, 310, 311, 312, 314, 319, 320, 324, 325, 328, 336, 337, 341, 346, 348, 352, 355
Анемофилия 266, 267, 300, 305, 329, 352, 353
Анемохория 297
Антеридий 187, 188, 189, 190, 205, 208, 213, 214, 216, 218, 219, 220, 227
Антропохория 298
Апекс
— корня 20
— побега 46
Апертура 254, 268
Апогамия 275
Апокарпий 281, 282, 283, 284, 285
Апомиксис 274, 275, 280, 299
Апопласт 105, 131, 146, 147, 180
Аппарат Гольджи 80, 83, 84, 101, 103, 104, 117
Ареал 236, 238, 303, 389, 393-398
Ариллус 237, 238, 273, 346,
Архегоний 187, 188, 189, 204, 205, 208, 209, 210, 212, 213, 214, 215, 216, 218, 219, 220, 225, 227, 231, 236, 240, 241, 243, 244, 261
Аспект 181, 378, 393, 408
Атрихобласт 124
Ауксисбласт 34, 226
Аэренхима 28, 126, 127, 143, 372
Базитония 46
Белки 30, 80, 81, 83, 87, 89, 90, 92, 93, 96, 135
Биогеоценоз 409
Биоморфа 74, 78, 243, 345, 386, 387, 406, 411
Биосфера 358
Биотоп 395
Биоценоз 10, 358, 385, 409
Боб 283, 286
Брактеи 40, 41, 52, 53, 296
Брахисбласт 34, 224, 233, 234, 236,
Бульбила 64, 182
Бульбочка 64, 310

- Вайя** 64, 218, 219, 220, 221
Вакуоль 79, 80, 83, 84, 85, 88, 94, 96, 98, 101, 102, 104, 112, 113, 114, 125, 126, 127, 134, 135, 139, 141, 142, 143, 380
Веламен 28, 122, 124
Венчик 52, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 263, 267, 305, 312, 313, 314, 317, 319, 325, 328, 329, 330, 332, 333, 336, 337, 339, 340, 341, 342
Ветвление
 — боковое 20, 45, 46, 47, 151, 223
 — верхушечное 20, 45, 46, 230
 — корня 18, 20, 45, 151, 152, 230
 — побега 18, 45, 46
Вивипария 276, 346,
Виды
 — стенотопные 360
 — эвриотопные 360
Вислоплодник 283, 295, 331
Влагалище
 — крахмалоносное 154, 159, 160, 161, 162, 163
 — листа 37, 70, 351
Волокно 79, 108, 123, 129, 130, 133, 136, 143, 146, 155, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 172, 317, 328, 366
Волоски 30, 42, 44, 65, 102, 105, 108, 119, 124, 138, 139, 144, 145, 209, 249, 251, 279, 288, 290, 294, 297, 314, 317, 318, 340, 341, 342, 348, 349
Габитус 74, 228, 369, 371, 373, 386, 387
Галофиты 380, 386
Гаметогенез 187
Гаметофит 187, 190, 200, 201, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 213, 214, 215, 216, 218, 219, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 236, 240, 241, 243, 245, 253, 260, 261, 268, 269, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 427, 428, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 451, 452, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 465, 466, 467, 468, 469, 470, 471, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 520, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 573, 574, 575, 576, 577, 578, 579, 580, 581, 582, 583, 584, 585, 586, 587, 588, 589, 590, 591, 592, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 600, 601, 602, 603, 604, 605, 606, 607, 608, 609, 610, 611, 612, 613, 614, 615, 616, 617, 618, 619, 620, 621, 622, 623, 624, 625, 626, 627, 628, 629, 630, 631, 632, 633, 634, 635, 636, 637, 638, 639, 640, 641, 642, 643, 644, 645, 646, 647, 648, 649, 650, 651, 652, 653, 654, 655, 656, 657, 658, 659, 660, 661, 662, 663, 664, 665, 666, 667, 668, 669, 670, 671, 672, 673, 674, 675, 676, 677, 678, 679, 680, 681, 682, 683, 684, 685, 686, 687, 688, 689, 690, 691, 692, 693, 694, 695, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 702, 703, 704, 705, 706, 707, 708, 709, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 731, 732, 733, 734, 735, 736, 737, 738, 739, 740, 741, 742, 743, 744, 745, 746, 747, 748, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 756, 757, 758, 759, 760, 761, 762, 763, 764, 765, 766, 767, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 780, 781, 782, 783, 784, 785, 786, 787, 788, 789, 790, 791, 792, 793, 794, 795, 796, 797, 798, 799, 800, 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 808, 809, 810, 811, 812, 813, 814, 815, 816, 817, 818, 819, 820, 821, 822, 823, 824, 825, 826, 827, 828, 829, 830, 831, 832, 833, 834, 835, 836, 837, 838, 839, 840, 841, 842, 843, 844, 845, 846, 847, 848, 849, 850, 851, 852, 853, 854, 855, 856, 857, 858, 859, 860, 861, 862, 863, 864, 865, 866, 867, 868, 869, 870, 871, 872, 873, 874, 875, 876, 877, 878, 879, 880, 881, 882, 883, 884, 885, 886, 887, 888, 889, 890, 891, 892, 893, 894, 895, 896, 897, 898, 899, 900, 901, 902, 903, 904, 905, 906, 907, 908, 909, 910, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 917, 918, 919, 920, 921, 922, 923, 924, 925, 926, 927, 928, 929, 930, 931, 932, 933, 934, 935, 936, 937, 938, 939, 940, 941, 942, 943, 944, 945, 946, 947, 948, 949, 950, 951, 952, 953, 954, 955, 956, 957, 958, 959, 960, 961, 962, 963, 964, 965, 966, 967, 968, 969, 970, 971, 972, 973, 974, 975, 976, 977, 978, 979, 980, 981, 982, 983, 984, 985, 986, 987, 988, 989, 990, 991, 992, 993, 994, 995, 996, 997, 998, 999, 1000
Гаметы 16, 92, 110, 11, 187, 188, 189, 190, 198, 200, 201, 204, 214, 222, 225, 226, 227, 242, 245, 254,
Гаплобионты 190, 200
Гейтоногамия 264, 266
Гелиофиты 362, 365, 379
Гелофиты 371, 372, 396
Гемикриптофиты 387, 388, 389
Гемичеселлюлоза 84, 103, 104, 109, 125, 128, 198, 272
Геофилия 26, 369
Гесперидий 141, 283, 293, 294
Гетеробатмия 301
Гетеростилия 265, 310
Гетеротрофы 9
Гетерофилия 41, 74, 364, 372
Гиалоплазма 80, 82, 83, 84, 91, 92, 94, 101, 105, 198
Гигрофиты 371, 373
Гидатода 139, 140, 373
Гидрофилия 266, 268
Гидрофиты 268, 371, 372, 388, 394
Гинцей
 — апокарпный 256, 257, 263, 281, 283, 300, 305, 319, 320, 322
 — лизикарпный 257, 258
 — монокарпный 257, 281, 283, 324, 325
 — паракарпный 256, 257, 258, 289, 306, 312, 314, 336, 341, 348, 352
 — синкарпный 256, 257, 258, 281, 293, 294, 305, 317, 323, 328, 329, 331, 336, 337, 346
 — ценокарпный 256, 257, 258, 263, 281, 283, 300, 307, 310, 311, 319, 320, 332, 339, 344
Гинофор 325, 326
Гипантий 246, 256, 286, 292, 293, 319, 321, 322
Гиподерма 120, 177, 178, 233
Гистогены 144, 153, 154, 180

- Грана 87, 88, 365
 Гранатина 283, 291
 Гуттация 140, 373
- Дедифференциация 115
 Диктиосомы 80, 83, 84, 101, 103,
 104, 132, 134, 135, 138
 Диплобионт 190, 200
 Дихазий 53, 54, 329
 Дихогамия 265
 Дихотомическое ветвление 20, 46,
 48, 203, 205, 206, 211, 212,
 230, 231
 Доминанты 405, 406, 409, 412
 Донце 70, 71
 Древесина
 — заболонная 170, 171, 180
 — ядровая 171, 172, 180
 Друзы 97, 123, 141
- Желудь 283, 289
 Живорождение 276
 Жизненная форма 74, 75, 76, 77, 78,
 243, 262, 300, 303, 310, 319,
 324, 329, 344, 361, 373, 383,
 386, 387, 388, 389, 395, 400,
 407, 412
 Жизненная стратегия 391, 392
 Жилкование 39, 40, 241, 244, 300,
 301, 302, 312, 344, 350
- Заболонь 170, 171, 180
 Завиток 53, 54, 184, 333, 334
 Завязь 242, 243, 246, 255, 256, 257,
 258, 260, 261, 263, 268, 270,
 275, 281, 287, 288, 289, 290,
 292, 293, 294, 295, 300, 306,
 307, 310, 311, 312, 314, 318,
 320, 323, 325, 326, 328, 329,
 331, 332, 333, 336, 337, 339,
 341, 342, 344, 346, 348, 352,
 353
 Зародыш 10, 14, 16, 17, 18, 21, 31,
 86, 94, 115, 124, 141, 195,
 196, 203, 204, 208, 212, 213,
 214, 216, 219, 220, 222, 225,
 227, 231, 242, 243, 245, 260,
 269, 270, 271, 272, 273, 274,
 275, 277, 298, 300, 301, 302,
 303, 306, 307, 328, 335, 341,
 344, 348, 353, 357, 369, 388
- Зародышевый мешок 240, 243, 259,
 260, 261, 269, 270, 272, 274,
 275
 Заросток 187, 212, 213, 216, 219,
 220, 224
 Зерновка 96, 126, 271, 279, 283, 288,
 353, 355, 356, 402
 Зигота 16, 110, 111, 114, 187, 189,
 190, 195, 200, 201, 203, 204,
 208, 209, 212, 213, 214, 216,
 219, 227, 269, 270, 275
- Зона корня 143
 Зональность растительности 367,
 398, 412
 Зооспора 186, 198, 200
 Зоохория 298, 384
- Идиобласт 113, 130, 140, 142, 177
 Изогамия 188, 200
 Инициали 114, 144, 153
 Интегумент 225, 226, 227, 231, 240,
 241, 242, 259, 269, 273, 275
 Интерфаза 91, 108, 109, 110, 112, 113
 Интина 224, 225, 254, 268
- Калиптра 143, 144
 Каллэза 134, 135, 179
 Камбий 19, 43, 115, 133, 136, 137,
 148, 149, 150, 151, 152, 155,
 156, 159, 160, 161, 162, 163,
 164, 165, 166, 167, 168, 170,
 171, 172, 176, 223, 233, 301,
 335, 344, 345
 Камедь 107, 141, 179
 Каротин 87, 317, 321, 331, 333, 334
 Карпелла(я) 255
 Катафиллы 40, 41, 42, 66, 71

- Каулифлория 262,
 Кисть 50, 51, 52, 53
 Кладодии 60, 61, 309
 Клейстогамные цветки 264, 325, 329
 Клетка
 — антеридиальная 224, 225, 227
 — брюшная канальцевая 188, 189, 240
 — генеративная 254, 268
 — каменистая 130
 — паренхимная 78, 79, 105, 116, 121, 129, 130, 138, 146, 148, 155, 161, 162, 166, 175, 176
 — половая 16, 92, 110, 187
 — прозенхимная 78, 79, 127, 131, 134, 138, 154, 161
 — проталиальная 224
 — ситовидная 133, 134, 168, 213, 224, 244
 — сифоногенная 224, 227, 254, 268
 — спермагенная 227, 254
 — спутница 134, 135, 136, 157, 166, 244
 — центральная 260, 269, 272
 — шейковая канальцевая 188, 189
 Клон 67, 73, 182, 184, 333
 Клубень 16, 61, 68
 — корневой 23, 24, 94, 125
 — побеговой 61, 62, 68, 69, 94, 126
 Клубеньки 29, 30, 230, 327
 Кожура семенная 223, 225, 227, 270, 272, 273, 275, 276, 278, 291
 Колеоптиль 271, 279
 Колеориза 271, 279
 Колленхима 127, 128, 154, 159, 164, 165, 167, 172, 174, 176
 Колос 51, 52, 53, 310
 Колючки
 — листовые листового происхождения 55
 — побеговые побегового происхождения 55
 Комменсализм 383
 Компартиментация 82
 Конвергенция 16, 69, 361, 386
 Конкуренция 383, 389, 390, 394, 395, 404, 407
 Кора
 — вторичная 123, 150, 164, 165, 166, 167, 169
 — первичная 123, 144, 145, 146, 149, 155, 156, 158, 159, 163, 164, 166, 169, 180
 Корень
 — боковой 18, 19, 20, 21, 23, 24, 26, 28, 46
 — воздушный 19, 28, 124
 — главный 17, 18, 19, 20, 21, 24, 25, 26, 28, 70, 76, 114, 230, 241, 277, 279, 301, 307, 331, 335, 344, 375
 — дыхательный 27, 28, 239
 — запасающий 23, 76
 — придаточный 12, 13, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 26, 27, 28, 32, 59, 66, 70, 72, 76, 77, 116, 151, 183, 185, 203, 212, 228, 279, 301, 335, 344
 — столбовидный 26
 — ходульный 27
 Коршок зародышевый 16, 17, 19, 21, 222, 227, 270, 271, 273, 277, 279
 Корзинка 51, 52, 53, 254, 339, 340, 341, 342, 343
 Корка 99, 100, 122, 123, 164, 169, 170, 171, 224, 239, 369
 Корневище 25, 26, 41, 42, 47, 66, 67, 68, 77, 89, 94, 98, 122, 137, 182, 215, 217, 221, 244, 341, 344, 345, 346, 347, 350, 369, 371, 372, 373

- Корневые отпрыски 43
- Коробочка 207, 209, 210, 290, 305, 306, 318, 319, 320, 333, 335, 336, 346
- Космополиты 309, 330, 337, 339, 345, 347, 349, 396
- Костянка 283, 285, 286, 287, 289, 294, 320, 322
- Кочан 62, 63, 125, 315, 316
- Крахмал 23, 24, 66, 79, 88, 89, 94, 95, 96, 125, 126, 154, 165, 166, 193, 199, 230, 272, 309, 341, 343, 348, 353, 355
- Крахмалоносное влагалище 154, 159, 163
- Крахмальные зерна 89, 92, 94, 95, 125, 142, 154
- Криптофиты 387, 388
- Кристаллы 88, 89, 92, 94, 97, 98, 141, 142, 179, 368, 380
- Кристы 85, 86
- Крона 19, 22, 26, 27, 28, 45, 61, 164, 169, 217, 226, 235, 236, 363, 364, 365, 378, 406, 407
- Ксеногамия 264
- Ксерофиты 61, 62, 371, 373, 374, 376, 379, 381, 386
- Ксилема 25, 133, 136, 137, 138, 147, 148, 149, 150, 151, 154, 155, 156, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 172, 174, 176, 177, 178, 207, 213, 224, 240, 372
- Кустарник 19, 43, 47, 66, 74, 75, 78, 180, 185, 211, 223, 232, 236, 237, 239, 240, 241, 243, 262, 300, 303, 304, 306, 307, 309, 311, 313, 314, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 329, 330, 332, 333, 336, 337, 338, 339, 345, 365, 369, 373, 374, 386, 387, 391, 395, 400, 406, 407
- Кутикула 42, 107, 116, 117, 139, 159, 163, 174, 177, 233, 241, 249, 253, 255, 364, 365, 369, 372, 374, 375
- Кутин 107, 116, 318
- Лейкопласт 86, 89, 90, 95, 96, 125, 126, 142, 199
- Лигнификация 106, 147
- Лизосомы 80, 83, 84, 85, 132
- Липиды 80, 81, 87, 96
- Лист
- бифациальный 38, 175,
 - дорсо-вентральный 174, 175
 - кроющий 41, 50, 240, 254, 264, 346, 348
 - простой 37, 38, 39
 - световой 365
 - сложный 38, 39
 - теневой 365
 - унифациальный 38, 175
 - черешчатый 37, 176
 - чешуевидный 40, 59, 66
- Листовая пластинка 36, 38
- Листовка 282, 283, 285, 286, 287, 305
- Листовой след 179
- Листопад 179, 366, 374, 377, 411
- Листорасположение 17, 35, 48, 54, 207, 214
- Луб 135, 136, 164, 165, 166
- Луч сердцевинный 19, 159, 161, 162, 163, 165, 166, 167, 172
- Материнские клетки спор 186, 226, 253, 260, 274
- Мацерация 102
- Мегаспора 186, 204, 213, 220, 222, 225, 226, 260, 274, 275
- Мегаспорогенез 260, 274
- Мегаспорофилл 229, 230, 242, 245, 255, 258
- Мегаспорангий 186, 220, 222, 224, 226, 227, 230, 259, 260, 272
- Междоузлие 31, 32, 33, 49, 153

- Мезокарпий 281, 284, 285, 286, 294, 297
Мезотония 46, 47
Мезофилл 88, 124, 125, 172, 174, 175, 176, 177, 178, 233, 248, 256, 364, 365, 374, 376
Мезофиты 371, 373
Мейоз 108, 110, 111, 186, 189, 190, 200, 209, 213, 225, 226, 253, 260, 274
Мембрана биологическая 80, 81, 82
Мерикарпий 294, 295, 318, 331
Меристемы
— апикальные 19, 32, 50, 114, 143, 145, 152, 158,
— интеркалярные 115, 152,
— вторичные 115, 137,
— латеральные 115, 120, 137, 147, 148, 152, 156, 159
— основная 144, 153, 154,
— первичные 20, 114, 115
— раневые 115, 116,
Местообитание 359
Метаболизм 138
Метамер 31, 32, 35, 41, 42, 153, 182
Метаморфозы
— корня 15, 16, 22, 26, 150
— побега 15, 16, 55, 66, 68, 70, 72, 344, 347
Метафаза 110
Метелка 51, 52, 53, 310, 320, 352
Микориза 29
— эктомикориза 29
— эндомикориза 29
Микропиле 225, 226, 231, 259, 260, 268, 270
Микроспора 186, 187, 204, 213, 224, 227, 253
Микроспорангий 186, 220, 224, 226, 253
Микроспорогенез 253
Микроспорофилл 224, 229, 245, 249, 252
Микротрубочки 82, 132
Мирмикохория 298
Митоз 104, 108, 109, 110, 111, 114, 143, 186, 199, 224, 227, 260, 268, 270, 274
Митохондрия 80, 82, 85, 86, 87, 90, 114, 124, 135, 198
Млечники 141, 142, 306, 339, 342
Многокостянка 283, 285, 320
Многолистовка 282, 283, 284, 285, 303, 305
Многоорешек 283, 284, 285, 303, 305, 310, 320, 321, 322
Мозаичность 407, 410
Монокарпики 262, 354
Монокарпий 281, 285, 286, 287
Монохазий 53, 54
Морфогенез 74, 182
— листа 172, 173
Моторные клетки 374
Мутуализм 383
Надсвязник 253
Надсемядольное колено 17
Наращение побеговой системы 42, 47, 48, 49
Нейтрализм 383
Нектарник 138, 139, 140, 250, 251, 267, 316
Нитрофил 379
Нуклеиновые кислоты 80, 82, 87
Нуклеоплазма 90, 91
Нуцеллус 225, 226, 227, 231, 259, 260, 272, 274, 275
Обертка 52, 53, 54, 289, 330, 339, 341, 342, 356
Однодомные растения 224, 247, 310, 312, 314, 356
Околоплодник 141, 271, 273, 275, 276, 281, 282, 291, 292, 293, 353
Околоцветник 229, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 261, 263, 265, 267, 281, 288, 289, 296, 299, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 310, 311, 314,

- 316, 317, 318, 319, 324, 325,
328, 337, 339, 340, 344, 346,
347, 347, 352, 353
- Олеопласты 89, 96
- Олиготрофные растения 379
- Онтогенез 10, 16, 19, 21, 48, 76, 89,
111, 112, 113, 114, 132, 134,
184, 191, 253, 258, 261, 360,
362, 365, 369, 386, 387, 390
- Оогамия 188, 189, 200, 204, 209
- Оплодотворение 187, 188, 212, 213,
214, 216, 219, 222, 228, 230,
231, 240, 241, 242, 243, 260,
261, 268, 269, 270, 272, 274,
275, 280, 325, 341
- Опыление 49, 89, 100, 222, 223,
226, 227, 231, 235, 236,
237, 241, 242, 243, 245,
250, 261, 264, 265, 266,
267, 268, 269, 275, 300,
318, 329, 333, 338, 340,
341, 352, 378, 382, 384
- Органеллы 82, 83, 84, 85, 86, 90, 93,
94, 96, 112, 113, 132, 135,
138, 198, 368
- Органы
- аналогичные 16
 - вегетативные 13, 15, 16, 18,
30, 31, 46, 74, 142, 182
 - генеративные 13
 - гомологичные 16
- Осмоз 101
- Отделительный слой 179
- Паразитизм 29, 384
- Паренхима 19, 23, 28, 43, 114, 120,
124, 125, 126, 132, 133,
136, 142, 150, 151, 154, 155,
156, 157, 158, 159, 160, 161,
162, 164, 165, 166, 167, 168,
169, 173, 174, 176, 178, 187,
203, 253, 255, 317, 356,
375, 380
- Переворачивание 48
- Перидерма 115, 120, 121, 122, 123,
149, 150, 164, 165, 167, 168,
169, 183, 224, 241, 369
- Перисперм 272, 273, 274, 307, 312,
315, 324, 326, 338
- Перицикл 20, 43, 115, 147, 148, 149,
151, 152, 154, 155, 163, 180
- Перфорация 106, 124, 131, 132, 134,
135, 136, 210, 304
- Плазмалемма 80, 81, 82, 84, 104,
105, 109, 147, 198, 199
- Плазмодесма 80, 83, 105, 135
- Плазмолиз 102
- Пластиды 79, 83, 85, 86, 87, 89, 90,
113, 117, 142, 199, 364
- Пластинка срединная 102, 104, 105,
109, 147
- Плацентация 257, 258
- Плейохазий 53, 54
- Плод 13, 25, 34, 89, 93, 94, 96, 97,
98, 99, 119, 122
- Плодик 281, 282, 284, 285, 310
- Плодолистик 242, 245, 255, 256,
257, 258, 261, 263, 281, 286,
288, 290, 293, 294, 295, 303,
306, 307, 310, 312, 314, 318,
320, 323, 328, 329, 331, 332,
334, 336, 337, 341, 346, 348,
352, 354
- Пневая поросль 43, 239
- Побег
- боковой 31, 46, 47, 48
 - выходящий 32
 - главный 16, 17, 18, 24, 25, 47,
61, 63, 70, 151
 - зародышевый 16
 - зачаточный 42
 - ортотропный 14, 18
 - ползучий 15, 32
 - полурозеточный 33
 - придаточный 12, 31, 43
 - прямостоячий 32
 - розеточный 26, 33, 34
 - стелющийся 15, 32

- цепляющийся 32
- Подвесок 227, 270,
- Подсемязольное колено 17
- Поликарпики 262
- Полиплоидия 92, 111
- Полиэмбриония 275
- Полярность 13
- Популяция 10, 200, 289, 358, 359,
383, 389, 390, 391
- Пора
 - клеточной стенки 105
 - ядра 80, 91
- Початок 51, 52, 352, 354, 356
- Почечка зародышевая 16, 17, 31, 114,
222, 227, 270, 271, 277, 278
- Почка
 - адвентивная 42, 43
 - боковая 15, 18, 42, 43, 46
 - вегетативная 44
 - вегетативно-генератив-
ная 44, 45
 - верхушечная 15, 32, 62, 69,
72, 73, 184, 278, 309, 315
 - возобновления 25, 42, 47, 76,
387, 388
 - выводковая 63, 244
 - генеративная 44, 45
 - голая 45
 - коллатеральная 43, 72
 - пазушная 13, 15, 24, 32, 37,
42, 43, 45, 46, 59, 67, 69,
71, 72, 73, 93, 115, 154,
157, 182, 183, 185, 212,
223
 - придаточная 24, 31, 42, 43,
44, 70, 152, 185
 - сериальная 42, 43
 - спящая 43, 45, 55, 262
- Поясок Каспари 146, 147
- Привой 116, 185
- Прилистники 37, 39, 56, 58, 140,
173, 182, 248, 303, 304, 306,
307, 309, 311, 312, 314, 317,
319, 320, 321, 322, 323, 324,
325, 326, 328, 329, 332, 333,
336, 337, 339, 344
- Примордии листовые 42, 63, 173, 271
- Прицветник 41, 50, 51, 54, 246, 263,
264, 266, 289, 296, 309, 330,
340, 342, 348, 351
- Пробка 42, 121, 122, 123, 149, 164,
179, 254, 369
- Прокамбий 115, 133, 136, 144,
147Ю 148, 153, 154, 155,
159, 160, 161, 162, 163, 173
- Пролификация 251
- Прорастание семян
 - надземное 277, 278
 - подземное 277, 278
- Проросток 17, 94, 96, 222, 271, 276,
277, 278, 279, 282, 337, 390
- Протеины 96, 98
- Протсрандия 265, 325, 331, 341
- Протерогиния 265, 315
- Протодерма 144, 153, 154
- Протопласт 80, 81, 82, 85, 92, 93,
98, 101, 102, 105, 106, 107,
108, 112, 114, 117, 118, 120,
121, 124, 125, 127, 129, 131,
132, 134, 135, 138, 141, 142,
146, 147, 163, 210, 368, 370
- Профаза 108, 109, 110
- Пузырек Гольджи 84, 101, 104, 109,
110
- Пучки проводящие 14, 19, 39, 136,
137, 140, 147, 151, 154, 155,
156, 157, 158, 159, 162, 172,
173, 175, 176, 178, 179, 248,
252, 253, 256, 259, 295, 314,
333, 344, 364, 374, 376
- Пылинка 222, 225, 226, 227, 243, 252,
253, 254, 265, 267, 268, 341
- Пыльник 246, 249, 252, 253, 254,
262, 263, 264, 265, 267, 312,
341, 342, 344, 352, 353
- Пыльцевая трубка 222, 225, 227,
254, 268, 269
- Пыльцевое гнездо 253

Размножение

- бесполое 181, 182, 186, 199
- вегетативное 18, 19, 24, 31, 43, 44, 59, 60, 61, 63, 66, 67, 68, 70, 71, 72, 73, 113
- половое 110, 181, 199

Разноспоровость 187, 204, 213**Растительное сообщество** 11, 243, 359, 378, 391, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413**Растительность** 211, 217, 367, 381, 382, 385, 398, 404, 407, 409, 411, 412, 413**Раструб** 37, 309**Рахис** 38, 39, 56, 58**Реликты** 397, 399**Рибосомы** 80, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 114, 134, 135**Ризодерма** 112, 123, 124, 144, 145, 146**Ризоиды** 12, 203, 205, 206, 207, 213, 216, 218, 219**Ритидом** 122, 123, 170**Рубец листовой** 59, 179**Рубчик** 270, 273, 278**Рыльце** 243, 246, 254, 255, 256, 257, 258, 261, 262, 264, 265, 266, 267, 268, 303, 321, 341, 342, 353**Самостерильность** 266**Связник** 252**Семя** 13, 222, 225, 227, 241, 243, 270, 271, 280, 300, 301, 318**Семявход** 273, 277**Семядоли** 16, 17, 124, 222, 227, 270, 271, 274, 277, 278, 279**Семязачаток** 222, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 237, 240, 241, 242, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 268, 269, 272, 273, 275, 280**Семяшов** 270, 273**Симметрия** 13, 14, 19, 247, 250**Симпласт** 105, 131, 146**Симподий, симподиальное нарастание побеговых систем** 46, 47, 48, 49, 59, 244**Синэкология** 358, 359**Система**

- корневая 18, 19, 20, 21, 22, 27, 28, 32, 76, 77, 203, 228, 230, 233, 234, 235, 301, 327, 344, 371, 372, 374, 375, 378, 380, 381, 405
- побеговая 18, 19, 42, 45, 46, 47, 48, 49, 59, 74, 130, 145, 203, 223, 228, 233, 244, 297, 307, 309, 378, 380, 381, 405

Ситовидная

- клетка 133, 134, 136, 168, 213, 224, 244
- трубка 133, 134, 135, 136, 157, 166, 176, 179, 244

Скарификация 275**Склерсиды** 129, 130, 146, 177**Склеренхима** 115, 127, 129, 155, 156, 157, 159, 161, 163, 164, 165, 172, 174, 176, 177, 178, 273, 374**Склерофиты** 373**Смоляные ходы** 141, 168, 178, 233, 235**Сорус** 219, 220**Соцветие**

- ботрическое 50, 304
- брактеозное 51
- голое 51
- моноподиальное 50, 51
- простое 50, 51
- симподиальное 50, 53
- сложное 50, 51, 53, 54
- фрондозное 51
- цимозное 51, 53, 310

Сперматозоид 187, 188, 189, 204, 208, 209, 212, 214, 215, 219, 228, 230, 231

- Спермий 16, 189, 204, 227, 240, 241, 254, 268, 269, 272
 Спорангий 186, 187, 190, 196, 200, 204, 205, 207, 208, 209, 211, 213, 216, 218, 219, 222
 Спорогенная ткань 224, 252, 253
 Спорополленины 254
 Спорофилл 213, 230
 Спорофит 190, 200, 201, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 226, 227, 239, 269
 Стаминодии 249, 328
 Ствол 74
 Стволик 75
 Стебель
 — морфология 32–33
 — анатомия 152
 Стилодий 256, 257, 258, 261, 284, 321
 Стланики 236, 369
 Стланцы 74
 Столбик 255, 256, 258, 265, 268, 284, 321, 341, 356
 Столон 59, 60, 68, 72, 73, 77, 182, 343, 348
 Стратификация 276
 Стробил 213, 215, 216, 224, 229, 230, 239, 240, 241, 242, 244, 245
 Строма 87, 88, 89
 Стручок 283, 290, 291, 315
 Стручочек 283, 290, 291, 315
 Суберин 106, 107, 121, 147
 Суккуленты 62, 125, 345, 361, 373, 375, 376, 380
 Сукцессия 391, 408, 409
 Сциофит 363, 365
 Таллом 12, 46, 99, 196, 197, 199, 200, 201, 202, 203, 207, 214, 216, 219, 220, 224, 226, 227, 260, 261
 Тапетум 252, 253
 Тека 252, 253
 Телофаза 104, 108, 109, 110
 Терофит 387, 388
 Тилакоид 87, 88, 89, 198, 199, 365
 Тилы 132, 170, 179
 Тирс 54
 Ткани
 — ассимиляционные 114, 124, 164, 174
 — воздухоносные 84, 114, 126
 — выделительные 84, 114, 119, 138, 140, 250,
 — запасающие 79, 85, 86, 89, 94, 95, 96, 100, 111, 112, 114, 125, 126, 227, 243, 269, 270, 272, 277
 — механические 108, 112, 114, 115, 127, 156, 158, 164, 172, 173, 176, 177, 216, 218, 241, 372
 — образовательные 13, 86, 90, 93, 105, 112, 114
 — поглощающие 112, 114, 116, 123, 124, 144, 145
 — покровные 57, 107, 114, 116, 120, 139, 154, 156, 158, 164, 371
 — проводящие 28, 35, 89, 106, 114, 115, 130, 131, 133, 135, 136, 149, 152, 183, 203, 210, 372
 Тонoplast 80, 82, 84, 101
 Торус 106
 Тотипотентность 111, 114, 185
 Транспирация 35, 36, 117, 118, 121, 126, 138, 172, 175, 369, 372, 374, 377
 Трахеи 131, 132, 133, 164, 176
 Трахеиды 105, 108, 131, 132, 133, 136, 140, 157, 164, 166, 168, 170, 176, 213, 224, 233, 240, 244
 Трихобласты 124

- Трихомы 116, 118, 119, 139, 249, 364, 380
- Тургор 101, 102
- Тыквина 282, 291, 292, 293, 312, 313, 314
- Тычиночная нить 249, 252, 253, 261, 265, 312, 317, 324, 341, 352
- Углеводы 80, 84, 87, 89, 96, 98, 99, 100, 142, 179, 201, 254, 329
- Узел 17, 18, 32, 33, 35, 47, 66, 153, 157, 183, 214, 220, 226, 349, 353,
- Ус 59, 60
- Усик 16, 36, 57, 58, 59, 64, 75, 312, 313, 314, 326, 329
- Устье 116, 117, 118, 121, 122, 140, 159, 163, 174, 175, 177, 178, 233, 241, 248, 255, 364, 365, 372, 373, 374, 375
- Фанерофит 387, 388
- Фасциация 333
- Феллема 116, 120, 121, 149, 381
- Феллоген 115, 120, 121, 122, 149, 152, 156, 164, 169
- Феллодерма 120, 149
- Филлодий 65, 66
- Филлокладий 60, 61
- Филлотаксис 35
- Фитоценоз 11, 358, 359, 389, 404, 405, 406, 407, 408, 409
- Флора 45, 214, 217, 240, 254, 282, 285, 318, 325, 263, 366, 376, 385, 393, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 405
- Флористические царства 399, 401
- Флоэма 135, 136, 137, 138, 142, 143, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 170, 172, 174, 176, 177, 178, 207, 213, 224,
- Флуктуация 391, 408, 409
- Формации листьев 40, 41, 50, 74
- Фотопериодизм 366, 386
- Фотосинтез 12, 18, 19, 28, 31, 35, 36, 55, 58, 60, 62, 65, 79, 87, 88, 89, 95, 118, 124, 125, 130, 172, 175, 193, 196, 201, 202, 214, 240, 362, 363, 365, 367, 368, 370, 371, 374, 376, 377, 384
- Фрагмопласт 109, 110
- Фуникулус 258, 259
- Халаза 259, 269
- Хамефит 387
- Хиropтepoфилия 266
- Хлоренхима 124, 127, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 163, 164
- Хлоропласт 28, 79, 80, 82, 86, 87, 88, 89, 90, 94, 118, 125, 127, 143, 157, 175, 198, 364, 365
- Хроматин 80, 90, 91, 92, 111
- Хроматофоры 87, 198, 199
- Хромопласт 86, 89, 90
- Хромосомы 90, 91, 92, 109, 110, 111, 187, 189, 190, 200, 227
- Цветок**
- актиноморфный 14, 247, 263, 300, 303, 304, 306, 307, 310, 312, 314, 317, 319, 324, 325, 328, 329, 330, 332, 333, 336, 339, 340, 346, 347
 - зигоморфный 14, 247, 263, 300, 304, 324, 325, 330, 332, 336, 337, 339
 - клейстогамный 264, 325, 329
 - махровый 249, 251
 - надпестичный 255, 256
 - околопестичный 255, 256
 - подпестичный 255, 256
 - правильный 247,
 - сидячий 50, 51, 52, 246
 - хазмогамный 265

- Цветоложе 245, 246, 247, 255, 256,
 261, 281, 284, 285, 292, 295,
 300, 303, 312, 316, 321
 Цветоножка 34, 50, 51, 126, 127,
 140, 246
 Ценобий 283, 295, 337
 Ценокарпий 281, 287, 290, 291, 292,
 294
 Ценопопуляция 389, 391, 392, 405,
 408
 Центры происхождения культурных
 растений 402
 Цинародий 285
 Цитоплазма 79, 80, 82, 83, 84, 85,
 87, 90, 91, 92, 94, 96, 97,
 110, 112, 114, 125, 126, 127,
 129, 134, 135, 139, 142, 178,
 188, 260, 368
 Чашелистик 52, 246, 247, 248, 261,
 263, 264, 285, 286, 292, 306,
 312, 314, 317, 319, 320, 324,
 340
 Чашечка 247, 248, 249, 250, 251,
 261, 263, 288, 289, 290, 295,
 305, 306, 317, 319, 325, 329,
 330, 332, 333, 337, 338, 340,
 342, 344
 Чехлик корневой 19, 107, 143, 144,
 271, 335
 Чечевичка 44, 121, 122
 Чешуя
 — кроющая 44, 226
 — почечная 40, 41, 42, 44, 45,
 122, 387
 — семенная 225, 226, 228
 Членик сосуда 85, 105, 106, 108,
 131, 133, 134
 Шпорец 251, 267, 305
 Шель устьичная 117, 118, 140
 Шиток 51, 52, 124, 271, 279
 — простой 53
 — сложный 51, 52, 53
 Эдификатор 406, 409, 412
 Экзина 224, 225, 254, 268
 Экзодерма 146
 Экзокарпий 141, 281, 287, 292, 293,
 294
 Экологическая валентность 360
 Экологическая группа 286, 361,
 373, 375, 376, 382, 386, 387,
 394, 398
 Экологическая ниша 389, 392, 405,
 407
 Экологические факторы
 — абиотические 359, 361, 382,
 391, 394, 395
 — антропогенные (антропиче-
 ские) 359, 382, 385, 401
 — биотические 359, 382, 385,
 390, 394
 Экология растений 11, 358
 Экоморфа 361
 Экосистема 10, 358, 385, 404, 410
 Эмергенцы 119, 139
 Эндемики 396, 397, 399
 Эндодерма 126, 144, 146, 147, 154,
 155, 156, 159, 160, 163, 164,
 178, 180
 Эндокарпий 281, 285, 287, 289, 293,
 294, 297, 323
 Эндосперм 225, 227, 231, 243, 269,
 271, 272, 273, 274, 278,
 279, 300, 306, 307, 312,
 315, 318, 319, 320, 324,
 326, 328, 329, 331, 332,
 333, 335, 336, 338, 339,
 341, 344, 346, 348, 353
 Эндотесий 252, 253
 Энтомофилия 245, 266, 300, 329, 332
 Эпибласт 271
 Эпидерма 57, 107, 112, 116, 117,
 118, 119, 120, 121, 122, 124,
 126, 128, 139, 140, 142,
 143, 154, 155, 156, 157,

- 158, 159, 160, 161, 162, 163,
164, 165, 172, 173, 174,
175, 176, 177, 178, 183, 188,
206, 207, 212, 216, 218,
233, 241, 248, 249, 250,
252, 253, 255, 364, 365,
372, 374, 375, 376
- Эпикотиль 17, 278
- Эпифит 19, 28, 61, 124, 211, 217,
219, 383, 387
- Эремы 295, 337
- Эукариоты 108, 192
- Эуксерофиты 373, 374, 375
- Эфемероиды 22, 78, 373, 376
- Эфемеры 22, 36, 76, 78, 178, 373
- Ювенильные растения 390
- Ядро 79, 80, 82, 83, 86, 90, 91, 92,
108, 109, 110, 111, 112, 114,
124, 134, 135, 143, 170, 171,
172, 187, 188, 189, 198, 225,
241, 253, 260, 268, 397,
- Ядрышко 79, 80, 90, 92, 135, 143
- Яйцеклетка 16, 86, 187, 188, 189,
208, 209, 216, 222, 227,
240, 259, 260, 261, 269, 275
- Ярусность 406, 407, 410

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РОДОВ И СЕМЕЙСТВ РАСТЕНИЙ

Абака
Абрикос
Авокадо
Агава
Азолла
Айва
Акация
Аконит — см. Борец
Актинидия
Алоэ
Алтей
Алыча
Амарантовые
Амариллисовые
Аморфа
Ананас
Анис
Апельсин
Арахис
Арбуз
Арония
Артишок
Асплениум
Астра
Астрагал
Астровые

Бадан
Базилик
Баклажан
Бальса
Бамбук
Банан

Банановые
Баньян
Баобаб
Баобабовые
Барбарис
Батат
Бегония
Безвременник
Белая акация — см. Робиния
Белена
Белладонна
Белокрыльник
Белоус
Береза
Березовые
Бересклет
Бобовые
Бобы
Бодяк
Болиголов
Болотный кипарис
Борец
Борщевик
Боярышник
Бриофиллум
Бромелиевые
Брусника
Брюква
Бузина
Бук
Буковица
Буковые
Бурачок

Валериана	Горицвет
Ваниль	Горох
Василек	Горошек — см. Вика
Василистник	Граб
Вельвичия	Гранат
Верблюжья колючка	Грейпфрут
Вереск	Грецкий орех
Вересковые	Гречиха
Вероника	Гречишные
Ветреница	Груша
Всх	Грушанка
Всчерница	Грыжник
Вика	Гулявник
Виноград	
Виноградные	Девичий виноград
Вишня	Дельфиниум — см. Живокость
Водосбор	Дереза
Волжанка	Джекфрут
Волоснец	Джугун
Волчье лыко	Драцена (драконово дерево)
Вольфия	Дрок
Воронец	Дуб
Вороний глаз	Дудник
Вьюнковые	Дурман
Вьюнок	Дурнишник
Вяз	Душица
	Дыня
Гаолян	
Гвоздичные	Ежа
Гевся	Ежевика
Георгина	Ель
Гераниевые	
Герань	Женьшень
Гиацинт	Живокость
Гибиск	Живучка
Гинкго	Жимолость
Гладиолус	
Гледичия	Замия
Глициния	Заразиха
Глоксиния	Заразиховые
Гнетум	Звездчатка
Голубика	Звербой
Горец	Земляника

Злаки — см. Мятликовые	Кипарис
Золотарник	Кислица
Зонтичные — см. Сельдерейные	Кисличные
Зостера	Клевер
	Клен
Ива	Клещевина
Иван-да-марья	Клубника — см. Земляника
Иван-чай	Клюква
Ивовые	Ковыль
Иглица	Козлобородник
Имбирные	Кока
Инжир	Кокосовая пальма
Ирга	Коллеция
Ирис	Колокольчиковые
Ирисовые	Кольраби
Иссоп	Коноплевые
	Конопля
Кабачки	Конский каштан
Какао	Кориандр
Кактусовые	Коровяк
Каламиты	Костер
Каланхоэ	Кострец
Календула	Костяника
Калина	Кофе
Калужница	Кохия
Кальцеолярия	Крапива
Камелия	Крапивные
Камнеломка	Крестовник
Камыш	Крестоцветные — см. Капустные
Канатник	Кровохлебка
Канна	Крокус
Капуста	Крупка
Капустные	Крушина
Карагана	Крыжовник
Карнегия	Кубышка
Картофель	Кувшинка
Каулерпа	Куколь
Каштан	Куксония
Кедр	Кукуруза
Кснаф (бомбейская пенька)	Кукушкин лен
Кендырь	Кунжут
Кермек	Купальница
Киви — см. Актинидия	Купена

Лабазник	Мамонтово дерево
Лаванда	Манго
Лагенария	Мандарин
Ламинария	Маниок
Ландыш	Маревые
Лапчатка	Мареновые
Латук	Марсилия
Лебеда	Марь
Левкой	Марьянник
Лен	Маслина
Лепидодендрон	Мать-и-мачеха
Лешина	Махорка
Лжелиственница	Маш
Лилейник	Мелисса
Лилейные	Мелколепестник
Лилия	Мимоза
Лимон	Мимозовые
Лимонник	Миндаль
Липа	Миртовые
Лисохвост	Можжевельник
Лиственница	Молодило
Ломонос	Молочай
Лопух	Молочайные
Лотос	Момордика
Лох	Мордовник
Лук	Морковь
Лунник	Морозник
Львиный зев	Морошка
Льновые	Мухоловка
Люпин	Мушмула
Лютик	Мхи
Лютиковые	Мытник
Люффа	Мюленбексия
Люцерна	Мята
	Мятлик
Магнолия	Мятликовые
Магнолиевые	
Майник	Наперстянка
Майоран	Нарцисс
Мак	Настурция
Маковые	Наяда
Малина	Недотрога
Мальва	Незабудка
Мальвовые	Непентес

Новозеландский лен	Пиннулярия
Норичник	Пион
Норичниковые	Пихта
Нут	Платан
	Плаун
Облепиха	Плаунок
Овес	Плевел
Овсяница	Плющ
Огурец	Повилика
Одуванчик	Повиликовые
Ольха	Повой
Омела	Погремок
Опунция	Подорожник
Орешник	Подснежник
Орляк	Подсолнечник
Орхидеи	Полба
Орхидные	Полынь
Осина	Помидор — см. Томат
Осока	Понцирус
Осоковые	Порфира
Осот	Примула
Очанка	Пролеска
Очиток	Просо
	Протейные
Пальмы	Прутьяк — см. Кохия
Папайя	Псилот
Папирус	Псилофитон
Папоротник	Пузыреплодник
Партеноциссус	Пузырчатка
Паслен	Пустырник
Пасленовые	Пушица
Пастернак	Пшеница
Пастушья сумка	Пырей
Патиссон	
Пейреския	Рами
Пеларгония	Рапс
Первоцвет	Раффлезия
Перец	Рдест
Персик	Ревень
Петров крест	Редис
Петрушка	Редька
Петуния	Репка
Пижма	Риния
Пикульник	Рис

Робиния	Сокирки
Рогоз	Солерос
Роголистник	Солодка
Родимения	Солянка
Родиола	Сон-трава
Рожь	Сорго
Роза	Сосна
Розмарин	Сосновые
Розовые	Соя
Ромашка	Спаржа
Росянка	Спирея
Ротанг	Спирогира
Рудбеския	Стахис
Рутовые	Стеркулевы
Рябина	Столетник — см. Алоэ
Рябинник	Страусник
Ряска	Стрелолист
	Сусак
Саговник	Сфагнум
Саксаул	Сцилла
Салат	Сыть
Сальвиния	
Самшит	Табак
Саргассум	Термопсис
Саррацения	Терн
Сарсазан	Тимофеевка
Сахарный тростник	Тимьян
Свекла	Типчак
Свербига	Тисс
Свиной	Тмезиптерис
Секвойя	Тмин
Селагинелла	Толстянковые
Селеницереус	Томат
Сельдерей	Топинамбур
Сельдерейные	Тополь
Семела	Триллиум
Сизаль	Тростник
Сирень	Турнепс
Скерда	Тутовые
Слива	Туя
Сложноцветные — см. Астровые	Тыква
Смородина	Тыквенные
Снежнаягодник	Тысячелистник
Сныть	Тюльпан
Собачья петрушка	

Укроп	Чеснок
Уруть	Чечевица
	Чина
Фасоль	Чистец — см. Стахис
Ферула	Чистотел
Фиалка	Чистяк
Физалис	Чубушник
Фигус	Чумиза
Финиковая пальма	
Фисташка	Шалфей
	Шафран
Хара	Шведка
Хатьма	Шелковица
Хвойные	Шиповник
Хвош	Шпажник — см. Гладиолус
Хламидомонада	Шпинат
Хлебное дерево	Шток-роза
Хлопчатник	
Хлорелла	Шавель
Хлорококк	Ширица
Хлорофитум	Щитовник
Хмель	Щучка
Хохлатка	
Хрен	Эвкалипт
Хризантема	Эдельвейс
Хурма	Элодея
	Эндивий
Цезальпиниевые	Эриоботрия
Цикламен	Эспарцет
Цикорий	Эфедра
Циния	Эшшольция
Цитрусовые	
Чай	Яблоня
Чайные	Язвенник
Чайот	Ямс
Частуха	Ярутка
Черда	Ясень
Черемуха	Ясменник
Черемша	Яснотка
Черешня	Яснотковые
Черника	Ястребинка
Чернушка	Ятрышник
Чертополох	Ячмень

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. *Андреева И.И., Родман Л.С.* Ботаника. М. : Колос, 2010. 524 с.
2. *Андреева И.И., Родман Л.С., Чичев А.В.* Практикум по анатомии и морфологии растений. М. : Колос, 2005. 149 с.
3. *Игнатьева И.П., Андреева И.И.* Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных. М. : Колос, 2008. 348 с.
4. *Коровкин О.А.* Анатомия и морфология растений : словарь терминов. М. : Дрофа, 2007. 268 с.
5. *Коровкин О.А.* Плоды хозяйственно значимых растений. М. : РГАУ-МСХА, 2013. 182 с.
6. *Лотова Л.И.* Ботаника. Морфология и анатомия высших растений. М. : URSS, 2010. 510 с.
7. *Родман Л.С.* География и экология растений. М. : РГАУ-МСХА, 2011. 112 с.
8. *Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г.* и др. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений. М. : Академкнига, 2006. 543 с.
9. *Тимонин А.К.* Ботаника. Т. 3 : Высшие растения. М. : Академия, 2007. 344 с.