

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ
ДЛЯ УЧАЩИХСЯ ТЕХНИКУМОВ

В.Г. ХРЖАНОВСКИЙ
С.Ф. ПОНОМАРЕНКО

Ботаника

ИЗДАНИЕ ВТОРОЕ,
ПЕРЕРАБОТАННОЕ
И ДОПОЛНЕННОЕ

Допущено Управлением высшего и среднего специального образования Государственного агропромышленного комитета СССР в качестве учебника для учащихся средних специальных заведений по агрономическим специальностям



МОСКВА ВО "АГРОПРОМИЗДАТ" 1988

ББК 28.5

X92

УДК 58(075.3)

Рецензенты: *Пельменев В. К.*, доктор биол. наук; *Харитонова Л. Ф.*, кандидат биол. наук; *Милютин А. М.*, преподаватель.

Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф.

X92 Ботаника.—2-е изд., перераб. и доп.— М.: Агропромиздат, 1988.— 383 с.: ил.— (Учебники и учеб. пособия для учащихся техникумов).

ISBN 5—10—000406—1

Учебник состоит из трех частей. Первая часть объединяет сведения о строении, функциях растительной клетки, тканей, вегетативных органов, способах размножения клеток и растительных организмов. Во второй рассмотрены основные систематические группы низших и высших растений. В третьей части даны элементы экологической географии. Второе издание (первое вышло в 1982 г.) переработано с учетом достижений науки в области морфологии и филогенетической систематики последних лет.

Для учащихся по агрономическим специальностям.

X $\frac{3803010300-213}{035(01)-88}$ 262—88

Св. пл. вып. лит. для
ср. спец. учеб. завед.

ББК 28.5

© Издательство «Колос», 1982

ISBN 5—10—000406—1

© ВО «Агропромиздат», 1988, с изменениями

Введение

Ботаника — наука о растениях.

Ботанические знания зародились и быстро накапливались с практической деятельностью человека. Первым этапом освоения растительных богатств был сбор плодов, семян, клубней, луковиц, корневищ. Для этого нужно было уметь распознавать растения, отличать съедобные от несъедобных, лекарственные от ядовитых, знать место их произрастания, время заготовки впрок и способы хранения.

Ботаника как наука сформировалась более 2000 лет назад. Основоположниками ее были выдающиеся деятели древнего мира Аристотель (384—322 гг. до н. э.) и Феофраст (371—286 гг. до н. э.). Они обобщили накопленные сведения о разнообразии растений и их свойствах, приемах возделывания, размножения и использовании, географическом распространении. Феофрасту было известно около 600 видов полезных растений, в число которых входили не только европейские виды, но и завезенные из восточных стран.

В наши дни ботаника представляет собой большую многоотраслевую науку. Общая задача ее состоит в изучении отдельно взятых растений и их совокупностей — растительных сообществ, из которых формируются луга, леса, степи. Структура и закономерности роста растений, их отношения с окружающей средой, закономерности распространения и распределения отдельных видов и всего растительного покрова на земном шаре; происхождение и эволюция царства растений, причины его разнообразия и классификация; запасы в природе хозяйственно ценных растений и пути их рационального использования, разработка научных основ введения в культуру (интродукции) новых кормовых, лекарственных, плодовых, овощных, технических и других растений — вот далеко не полный перечень вопросов, которые рассматриваются ботаническими науками. Одна из первоочередных задач ботаники — разработка научных основ охраны природных и растительных ресурсов. Особенно большое внимание отводят изучению и охране редких и исчезающих растений, занесенных в Красную книгу, так как потеря каждого вида не только уменьшает разнообразие растений, но и нарушает устойчивость растительного сообщества, сбалансированного в течение многих тысячелетий.

Ботаника тесно взаимодействует с агрономией и медициной, почвоведением и лесоводством, химией и геологией, зоологией и биоматематикой*.

Отрасли ботанической науки используют разнообразные методы экспериментальных исследований и технические средства. Все большее значение приобретают микроскопическая (световая и электронная) техника, счетные машины, современные приборы.

Значение растений в природе и жизни человека. Континенты нашей планеты, составляющие 150 млн. км², в основном покрыты растительностью. Даже в знойных пустынях не затухает жизнь растений. Только ледяные пространства полюсов и высочайшие вершины гор не имеют растительности. Площади, занятые морями и океанами (акватории), составляют около 360 млн. км². Здесь широко представлены водяные растения — преимущественно разнообразные виды водорослей. Одни из них, микроскопически мелкие, живут в поверхностных слоях водоемов и входят в состав *планктона* **, другие формируют подводные луга — *бентос* ***. Некоторые из них достигают колоссальных размеров — до 100 м и более в длину.

Подавляющее число растений имеет зеленый цвет, обусловленный зеленым пигментом хлорофиллом, сосредоточенным в особых органеллах растительных клеток — хлоропластах. Уникальное свойство хлорофилла — участие в сложнейшем процессе трансформации электромагнитной энергии солнечного луча в химическую энергию органических веществ (*фотосинтез*). К. А. Тимирязев в одной из своих публичных лекций сказал: «Когда-то, где-то на землю упал луч солнца, но он упал не на бесплодную почву, он упал на зеленую былинку пшеничного ростка, или, лучше сказать, на хлорофилловое зерно. Ударяясь о него, он потух, перестал быть светом, но не исчез. Он только затратился на внутреннюю работу, он... образовал крахмал. Этот крахмал, превратясь в растворимый сахар, после долгих странствий по растению отложился, наконец, в зерне в виде крахмала же или в виде клейковины. В той или другой форме он вошел в состав хлеба, который послужил нам пищей. Он преобразился в наши мускулы, в наши нервы. И вот теперь атомы углерода стремятся в наших организмах вновь соединиться с кислородом, который кровь разносит во все концы нашего тела. При этом луч солнца, таившийся в них в виде химического напряжения, вновь принимает форму явной силы. Этот луч солнца согревает нас. Он приводит нас в движение. Быть может, в эту минуту он играет в нашем мозгу». Или короче: «Пища служит источником силы

* Наука, использующая для решения конкретных биологических вопросов не только математические методы работы, но прежде всего логику математического анализа.

** Совокупность находящихся во взвешенном состоянии мельчайших растительных и животных организмов.

*** Совокупность прикрепленных ко дну водоемов растений и животных.

в нашем организме потому только, что она — не что иное, как *консерв солнечных лучей* *.

Важно отметить, что процесс фотосинтеза разворачивается в поистине колоссальных масштабах, поскольку общая площадь поверхности листьев одного растения в несколько раз превышает площадь, занимаемую этим растением. Площадь поверхности хлоропластов одного листа в десятки раз превышает площадь поверхности этого листа, а площадь поверхности мембран хлоропластов увеличивает общую фотосинтезирующую поверхность растений в сотни раз. Многослойный зеленый экран, созданный растениями, значительно превышает по площади поверхность нашей планеты. По определению К. А. Тимирязева, хлорофилловое зерно — тот фокус, та точка в мировом пространстве, где солнечный луч, превращаясь в химическую энергию, становится источником всей жизни на Земле.

Один из наиболее выдающихся прогрессивных физиков Ф. Жолио-Кюри высказал интересную мысль: «Хотя я и верю в будущее атомной энергии и убежден в важности этого изобретения, однако я считаю, что настоящий переворот в энергетике наступит только тогда, когда мы сможем осуществлять массовый синтез молекул, аналогичных хлорофиллу или даже более высокого качества. Для того, чтобы достигнуть этой цели, прежде всего необходимо подробно изучить этот тип молекул и действие фотосинтеза» **. Спустя несколько лет после этого выступления почти одновременно в двух лабораториях (в ФРГ и США) был искусственно синтезирован хлорофилл. Нельзя, однако, переоценивать значение этого бесспорно выдающегося достижения науки. Оказалось, что вне тела растения фотосинтез неосуществим. Тайна фотосинтеза все еще не разгадана.

Точно определить объем работы, выполняемой растениями, трудно и даже невозможно. По весьма приблизительным подсчетам, растения в процессе фотосинтеза ежегодно образуют около 400 млрд. т органических веществ, при этом они связывают около 175 млрд. т углерода, но, возможно, гораздо больше.

Итак, в ходе эволюции жизни на Земле, зародившейся миллиарды лет назад, растения обособились как носители хлорофилла, как единственные организмы, способные синтезировать органические вещества из неорганических.

В ходе фотосинтеза параллельно с образованием органического вещества происходит выделение в атмосферу кислорода. До появления зеленых растений газовая оболочка Земли имела очень мало свободного кислорода. Практически можно считать, что весь кислород атмосферы возник благодаря фотосинтезу. Накопление свободного кислорода привело к появлению кислород-

* Тимирязев К. А. Избр. соч.— Т. 1.— М., 1948. — С. 203.

** Жолио-Кюри Ф. Об организации науки во Франции // Вестник АН СССР.— 1950.— № 3.— С. 77.

ного дыхания растений и животных. Возросли энергия жизненных процессов и скорость накопления массы органических веществ. Наличие свободного кислорода усилило также процессы химического выветривания горных пород и накопление в верхних слоях земной коры минеральных соединений, необходимых для питания растений.

Велика роль в природе бесхлорофилльных низших растений — бактерий и грибов, которые разрушают и минерализуют трупы растений и животных. Деятельность их — важное звено в биологическом круговороте веществ. Постоянство содержания в атмосфере O_2 и CO_2 объясняется непрерывностью и взаимосвязью процессов создания органического вещества и его разрушения.

Растительный покров играет первостепенную регулирующую роль в общем газообмене и в водном балансе Земли, защищает от разрушения почву, обогащает ее элементами питания, создает пищевую и энергетическую базу для всего животного мира.

Жизнь человека немыслима без использования растений. Это — пища, строительный материал, сырье для различных отраслей промышленности. Основой энергетики служат продукты растительного происхождения — каменный уголь, торф, нефть и др. При помощи растений предохраняют почвы от эрозии, накапливают влагу на полях, закрепляют пески. Зеленые насаждения обладают санитарно-гигиеническим эффектом, они снижают запыленность и загрязненность воздуха, уровень шума и этим улучшают условия жизни городского населения.

Разделы ботаники. Ботанику как часть более общей науки — биологии, в свою очередь, подразделяют на ряд частных наук, в задачи которых входит изучение тех или иных закономерностей строения и жизни растений или растительного покрова.

Морфология — один из наиболее крупных и рано сформировавшихся разделов ботаники. Это наука о закономерностях возникновения и развития разнообразных жизненных форм * растений и отдельных их органов. Заложение и развитие органов растения рассматривают и в ходе индивидуального развития отдельной особи от прорастания семени до конца жизни (*онтогенез*), и в ходе исторического развития (эволюции) всего вида или любой другой систематической группы, к которой относят данную особь (*филогенез*).

В процессе развития морфологии в ее недрах обособились еще более специализированные науки: *цитология* (закономерности строения и развития основной структурной единицы растений — клетки); *гистология*, или *анатомия* (заложение, развитие и строение разнообразных тканей, формирующих органы); *эмбриология* (закономерности развития и строения зародыша); *органография* (заложение, развитие и структура органов растения — корня,

* Внешний облик растения, сложившийся под воздействием определенных экологических условий.

стебля, листа, цветка, плода и др.); *палинология* (строение пыльцы и спор).

Флорография. В задачу этой науки входит распознавание и описание видов, то есть составление их диагнозов. Виды, описанные (диагностированные) флорографами, систематики распределяют в группы по признакам сходства, отражающим родство. Нередко, однако, работа флорографа и систематика бывает совмещена в лице одного ученого.

Систематика — наука о разнообразии видов и причинах этого разнообразия. Задача систематики — приведение в легко обзримую научную систему всех наших знаний о видах, описанных флорографами.

На основании целой серии методов систематик объединяет родственные виды в систематические группы более высокого ранга — роды, семейства и т. д. Этот раздел называют *флористической систематикой (таксономией)*. Второй раздел систематики, получивший интенсивное развитие после работ Ч. Дарвина, называют *филогенетической систематикой*. На основании данных многих биологических наук (морфологии, биохимии, палеонтологии, физиологии, математики и др.) филогенетики располагают надвидовые группы растений в систему, которая отражает ход их эволюции (филогению). При этом необходимо отметить, что они изучают эволюцию и родственные отношения на всех уровнях — от родового и выше. Отсюда возникло подразделение на *мегафилогению* (родственные взаимоотношения и преемственность высших систематических групп — отделов, порядков) и *мезофилогению* (то же у семейств и родов). После основополагающих работ Н. И. Вавилова, преимущественно с возделываемыми растениями, большое внимание уделяют изучению внутривидовой изменчивости и формированию разновидностей, то есть процессу видообразования — *микрофилогении*. Этот раздел систематики Н. И. Вавилов называл *дифференциальной систематикой*, а сейчас за ним укрепилось название *биосистематики*. Перспективы развития ее связаны с разработкой проблемы формообразования. Экспериментальные методы, используемые биосистематикой (цитогенетический анализ, географические посевы, эколого-физиологический анализ и др.), позволяют получать вполне достоверные, легко воспроизводимые данные о направлении и темпах формообразовательного процесса.

География растений (фитогеография) — крупнейший раздел ботаники, основная задача которого состоит в изучении закономерностей распространения и распределения растений и их сообществ (ценозов) на суше и в воде.

В рамках фитогеографии обособилась целая серия частных наук, например *историческая география* — наука о закономерностях распространения растений в прошлые геологические периоды; *фитоценология* (геоботаника) — наука об исторически сложившихся растительных сообществах (фитоценозах), законо-

мерностях их строения, развития, распространения, использования и возможностях преобразования; имеет перспективное прикладное значение как научная основа использования и улучшения пастбищ, сенокосов, лугов; и др.

Экология. Жизнь растений зависит от окружающей среды (климата, почвы и др.), но и растения, в свою очередь, влияют на создание этой среды — принимают участие в почвообразовательном процессе, изменяют климат. Задача экологии — изучение строения и жизни растений в связи с окружающей средой. Эта наука имеет первостепенное значение для практического земледелия.

Физиология растений — наука о процессах жизнедеятельности растений, преимущественно об обмене веществ, движении, росте, ритмах развития, размножении и т. д.

Микробиология — наука об особенностях жизненных процессов, происходящих в микроскопических организмах, преобладающую часть которых составляют бактерии и некоторые грибы. Успехи почвенной микробиологии широко используют в сельскохозяйственной практике.

Палеоботаника — наука об ископаемых растениях прошлых геологических периодов.

Другие разделы ботаники настолько обособились в связи с решением специальных задач и применяемыми методами работы, что давно уже составляют особые науки, например *биофизика*, *биохимия*, *радиобиология*, *генетика* и др.

Взаимосвязь ботаники и агрономии. Эти науки связаны общим объектом изучения, методами работы и историей развития. Ботаники исследуют закономерности строения и развития, видовой состав природных (дикорастущих) растений и их группировок; агрономы имеют дело с возделываемыми растениями. Однако часто объектами изучения ботаников служат сельскохозяйственные растения, особенно те, которые впервые вводят в культуру, а объектами изучения агрономов — дикорастущие, например растения пастбищ и сенокосов с целью повышения их продуктивности. Таким образом, резкой границы между ботаникой и агрономией провести нельзя. И это не случайно, так как агрономия возникла как приложение ботаники к растениеводству. Перед агрономами и ботаниками стоит одна цель — возможно более полное использование растений для практических потребностей человека, то есть получение максимального урожая семян, плодов, зеленой массы.

Не менее тесные контакты и взаимное проникновение методов имеются у ботаников с почвоведом и агрохимиками. Так, *индикационная геоботаника* * дает почвоведом и агрохимикам один из методов для характеристики качества почв и грунтов, их физико-химического состава, гидрологических условий и т. д.

* Выявляет отдельные растения и природные группировки (фитоценозы), пригодные для характеристики условий среды.

Ботаники имеют дело с 500 тыс. видов растений, обитающих на суше, в воде и атмосфере; на долю агрономов приходится около 2 тыс. видов растений, возделываемых на территории, составляющей не более 10 % поверхности суши. Зато перед агрономами стоит ответственная задача — создать обилие продуктов питания и всевозможного растительного сырья для всего человечества. Нет задачи более ответственной, так как питание — не только необходимая основа высокой цивилизации и прогресса, но и основа самой жизни. Здесь уместно привести одно из высказываний Ф. Энгельса: «... люди должны иметь возможность жить, чтобы быть в состоянии «делать историю». Но для жизни нужны прежде всего пища и питье, жилище, одежда и еще кое-что» *.

Агроном должен иметь систематическую и точную информацию о прохождении этапов заложения и развития органов (органогенезе) растений с каждого экологически обособленного производственного участка. Для этого ему необходимо в совершенстве владеть методами контроля за процессами формирования урожая любой сельскохозяйственной культуры. Такой контроль охватывает все этапы органогенеза, начиная от прорастания семян, клубней или других органов вегетативного размножения до формирования побегов, цветения и плодоношения. В одних случаях эти этапы могут проходить очень замедленно, в других — излишне интенсивно. Первое свидетельствует о слабой жизнеспособности растений в данный момент, второе — о благоприятных условиях для слишком бурного роста. Если бурный рост имеет место на этапе побегообразования или кущения, то на последующих этапах — цветения, формирования семян и плодов — возможна депрессия. В каждом конкретном случае необходимо провести соответствующие агротехнические мероприятия. *Метод биологического контроля* за ростом и развитием растений почти всецело основывается на ботанической морфологии.

Темп увеличения численности людей на Земле ускоряется. Так, за 10 лет, с 1921 по 1930 г., население земного шара увеличилось на 11 %, а с 1951 по 1960 г. — на 19 %. В 1987 г. население нашей планеты составило 5 млрд. человек. Каждую неделю оно увеличивается на 1 млн. 200 тыс., и предполагается, что к 2000 г. возрастет до 6 млрд. Следовательно, в ближайшие 15 лет необходимо по меньшей мере удвоить производство продуктов питания. В решении этой проблемы необходимы творческий контакт и содружество агрономии с ботаникой и со всем комплексом биологических наук. Ассоциации ученых мира, в том числе и Советского Союза, вырабатывают общую программу по изучению биологической продуктивности растений и животных. Предварительные итоги позволяют утверждать, что потенциальные возможности Земли неисчерпаемы. Так, подсчитано, что площадь пахотных земель можно увеличить с 10 до 16—17 % общей тер-

* Маркс К., Энгельс Ф. Соч.— 2-е изд.— Т. 3.— С. 26.

ритории континентов. Важной становится проблема орошения и сельскохозяйственного освоения крупных пустынь, например Сахары. Это одна из общих международных проблем. Поучителен в этом отношении опыт Советского Союза по хозяйственному освоению среднеазиатских пустынь. Плантации бахчевых культур и винограда, риса и хлопчатника в настоящее время можно встретить в районах, ранее считавшихся непригодными для земледелия. Советские ученые доказали возможность земледелия и в условиях холодных долин высокогорного Памира. Опыт показывает, что при организации соответствующих агротехнических мероприятий можно значительно поднять производительность разнообразных природных растительных группировок, используемых в качестве пастбищ, сенокосов, лесных угодий. Зная общие закономерности строения и развития растительного покрова, например болот, можно с помощью агромелиоративных мероприятий сделать их пригодными для использования в одних случаях как сенокосов и пастбищ, в других — как плодородных полей.

Каждый год ботаники открывают, а агрономы вводят в культуру новые полезные растения: кормовые, эфирноосные, лекарственные, технические. Комплексное использование растительных ресурсов, как природных, так и возделываемых,— важный показатель общего уровня развития страны и ее земледелия. Так, во Франции на шестом тысячелетии возделывания винограда начали получать масло из его семян, оказавшееся весьма эффективным средством лечения заболеваний сердечно-сосудистой системы.

Внимание ученых привлекает биологическая продуктивность Мирового океана и пресноводных бассейнов. Ведь большая часть синтеза органического вещества приходится на долю морских водорослей. Можно более рационально использовать морские растения как пищу для человека или корм для сельскохозяйственных животных, как источник энергии, органические удобрения или промышленное сырье, в частности, для медицины.

Вопросы для самоконтроля

1. Когда и в связи с чем зародилась ботаника как наука?
2. Каковы задачи ботаники?
3. Какова роль растений в природе и жизни человека? Каким уникальным свойством они обладают?
4. Какие частные науки входят в состав ботаники?
5. Каковы задачи морфологии? Какие более специализированные науки она объединяет?
6. Каковы задачи систематики растений? Какие разделы выделяют в ней?
7. Каковы задачи экологии?
8. Каковы задачи физиологии растений?
9. На чем основана взаимосвязь ботаники и агрономии? Каковы их общие задачи?

Часть первая

МИКРО- И МАКРОМОРФОЛОГИЯ

Глава 1. ЦИТОЛОГИЯ (учение о клетке)

Цитология — наука о микроскопической и субмикроскопической * структуре клетки и ее жизнедеятельности.

Клетка — это элементарная структурная и функциональная единица тела растений и животных, способная к самовоспроизведению.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ИЗ ИСТОРИИ ЦИТОЛОГИИ

Первым увидел клетку английский естествоиспытатель Р. Гук при изучении покровной ткани бузины — пробки. Он усовершенствовал микроскоп, изобретенный Г. Галилеем в 1609 г., и использовал его для исследования тонких срезов органов растений. Свои наблюдения Р. Гук изложил в сочинении «Микрография», изданном в 1665 г., где он впервые применил термин «клетка». Поскольку пробка состоит из мертвых клеток, имеющих только стенки, возникло ошибочное представление о том, что со стенками связаны основные жизненные свойства клетки. Содержимому клеток придавали второстепенное значение «питательного сока» или «растительной слизи». Только в XIX в. содержимое клетки привлекло внимание исследователей. К этому времени были уже известны крахмальные зерна, кристаллы, хлоропласты и другие части клетки. Совершенствовалась микроскопическая техника, накапливался новый экспериментальный материал.

В 1833 г. английский ботаник Р. Броун обнаружил ядро, а в 1839 г. чешский физиолог Я. Пуркинье — цитоплазму. Им же принадлежит приоритет в наименовании этих компонентов клетки.

Многочисленные факты клеточного строения растений и животных позволили немецким ученым — ботанику М. Шлейдену и зоологу Т. Шванну — в 1838—1839 гг. сформулировать *клеточную теорию*, суть которой заключается в том, что клетка — это основная элементарная структурная единица всех живых организмов. Клеточная теория доказала единство происхождения, строения и эволюции растений и животных. Ф. Энгельс отнес кле-

* Тонкое строение компонентов клетки, видимое при электронном микроскопировании, то есть при увеличении в десятки и сотни тысяч раз.

точную теорию к числу трех величайших открытий XIX столетия в области естествознания наряду с законом сохранения энергии и эволюционной теорией Ч. Дарвина.

Во второй половине XIX в. были сделаны новые открытия, обогатившие клеточную теорию. Точными экспериментальными исследованиями было установлено деление клеток (работы И. Д. Чистякова, Э. Страсбургера и др.) и опровергнуто представление о самозарождении клеток из неклеточного вещества. Обнаружение цитоплазматической связи между клетками (работы Э. Руссова, И. Н. Горожанкина и др.) доказало целостность организма. К концу XIX в. цитология окончательно сформировалась в самостоятельную науку. На базе светового микроскопа были изучены основные компоненты клетки, накапливались данные об их функциях.

Дальнейший прогресс цитологии связан с изобретением электронного микроскопа. В биологии его начали использовать в середине XX в. При помощи электронного микроскопа удалось не только рассмотреть важные детали структуры известных компонентов клетки, но и открыть новые.

В настоящее время цитология — одна из наиболее интенсивно развивающихся биологических наук, перед которой стоит задача исследования деталей структуры компонентов клетки, ее наследственности, защитных приспособлений (иммунитета), изменений под влиянием внешних факторов и др. Развитие новых отраслей цитологии — физиологии, биохимии, физико-химии компонентов клетки — позволит разгадать одну из тайн природы — сущность самой жизни.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ КЛЕТКИ

Применяемые для изучения клеток методы очень разнообразны. Основной из них — *микроскопический*. Большую роль продолжает играть световой (фотонный) микроскоп, современные модели которого дают увеличение до 2 тыс. раз. С помощью светового микроскопа наблюдают тонкие срезы в проходящем или отраженном свете. Используя фазово-контрастное устройство, изучают строение компонентов живой клетки, имеющих одинаковый показатель преломления, но различную плотность. Но возможности светового микроскопа ограничены, частицы менее 0,2 мкм * рассмотреть при помощи такого микроскопа невозможно.

Электронный микроскоп дает увеличение в 200—300 тыс. раз и более. Здесь вместо пучка света используют поток электронов, движущихся с высокой скоростью. Изучаемые срезы должны иметь толщину не более 0,05 мкм и специальную окраску. Пучок электронов проходит через срез, раздвигается электромагнитными линзами и проецируется на экран, светящийся от ударов

* 1 мкм (микромметр) = 0,001 мм.

электронов, или на фотопластинку. При помощи электронного микроскопа можно рассмотреть частицы размером 1,5 нм*.

Методом *культуры тканей* изучают структуру и жизнедеятельность живых клеток вне организма.

Цитохимический метод позволяет выявить наличие и определить количество различных веществ в клетке — белков, жиров, углеводов, нуклеиновых кислот, гормонов, витаминов и др.

Разделить компоненты клетки с различной плотностью для изолированного изучения их можно с помощью метода *центрифугирования*. Извлечь из клетки отдельные компоненты (ядро, митохондрии и др.) позволяет метод *микроскопической хирургии*.

РАЗНООБРАЗИЕ КЛЕТОК

Форма и размеры клеток очень разнообразны и зависят от местоположения и выполняемой функции. Чаще всего клетки имеют форму многогранников, определяемую их взаимным давлением. Форма свободно растущих клеток может быть шаровидной, звездчатой, цилиндрической и т. д. Все разнообразие форм клеток можно свести к двум группам: *паренхимные клетки* — длина равна ширине или превышает ее не более чем в 2—3 раза; *прозенхимные клетки* — длина превышает ширину во много раз (см. рис. 40, В; 75, В). Средняя длина клеток высших растений 10—100 мкм. Наиболее крупные паренхимные клетки достигают в длину несколько миллиметров и видны невооруженным глазом, например клетки плодов арбуза, лимона, клубней картофеля. Но особенно большую длину имеют прозенхимные клетки стеблей льна (40 мм), крапивы (80 мм), рами (200 мм). В то же время клетки бактерий настолько малы (0,5—5 мкм), что едва видны при самом большом увеличении светового микроскопа.

КОМПОНЕНТЫ КЛЕТКИ

Рассматривая взрослую растительную клетку при помощи светового микроскопа, можно увидеть следующие компоненты: плотную стенку, одну большую или 2—3 небольшие вакуоли, занимающие центральную часть клетки; цитоплазму, расположенную между стеной клетки и вакуолью; находящееся в цитоплазме ядро (рис. 1).

Ядро и цитоплазма — живые части клетки и в совокупности составляют *протопласт*. *Стенка и вакуоли* — неживые части клетки, *производные протопласта*, продукты его жизнедеятельности.

При изучении клеток с помощью метода фазового контраста и под электронным микроскопом было обнаружено, что цитоплазма и ядро — сложные структурные системы, состоящие из многих органелл (рис. 2). Органеллы чаще всего делят на две

* 1 нм (нанометр) = 0,001 мкм.

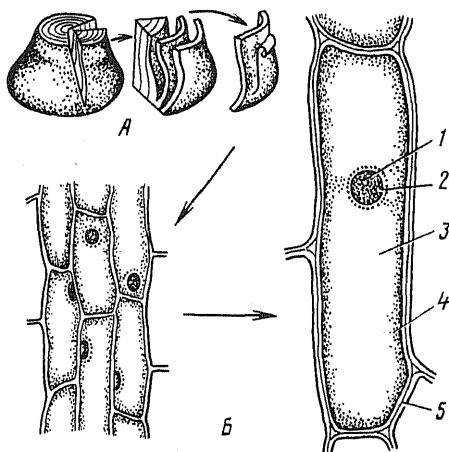
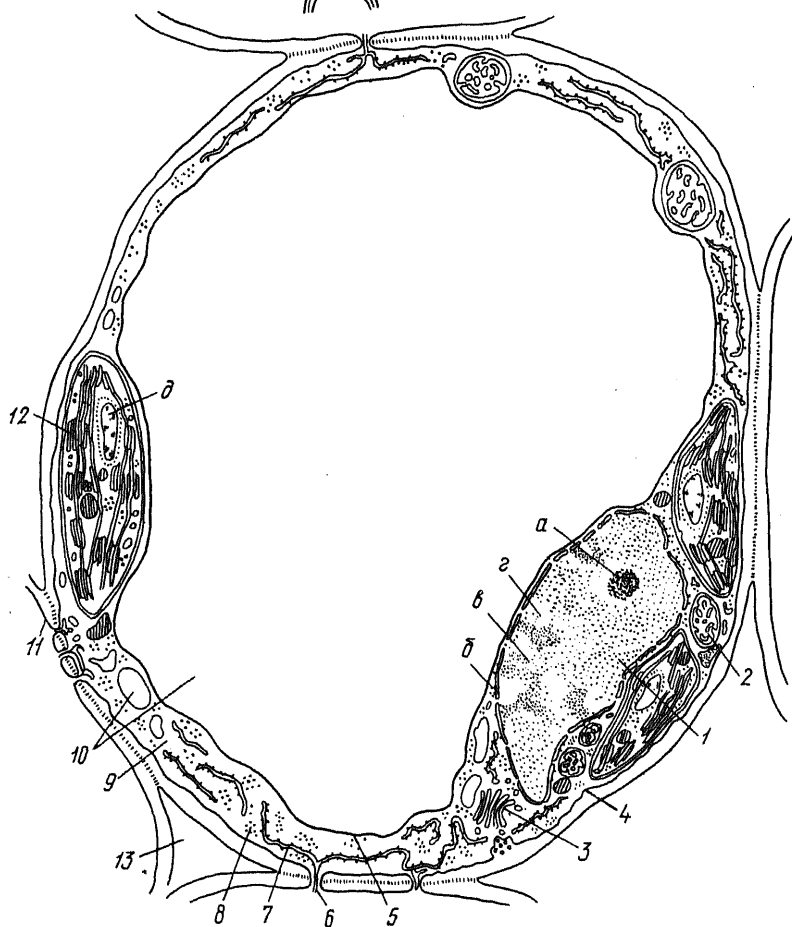


Рис. 1. Клетки эпидермы сочной чешуи лука:

А — луковица лука, Б — клетки эпидермы; 1 — ядрышко, 2 — ядро, 3 — вакуоль, 4 — цитоплазма, 5 — стенка,

Рис. 2. Клетка мезофилла листа при небольшом увеличении электронного микроскопа:

1 — ядро (а — ядрышко, б — оболочка, в — хромосомы, г — нуклеоплазма), 2 — митохондрия, 3 — аппарат Гольджи, 4 — плазмалемма, 5 — тонопласт, 6 — плазмодесма, 7 — эндоплазматический ретикулум, 8 — рибосомы, 9 — гиалоплазма, 10 — вакуоли, 11 — стенка, 12 — хлоропласт (д — крахмальное зерно), 13 — межклетник.



группы: видимые под световым микроскопом и видимые только под электронным микроскопом. В каждой группе различают органеллы, покрытые двумя мембранами, одной мембраной и безмембранные. Классификация органелл приведена в таблице 1. Все компоненты протопласта обычно бесцветны, кроме пластид, которые могут быть окрашены в зеленый или оранжевый цвет.

1. Классификация компонентов растительной клетки

	<i>микроструктуры</i>		<i>ультраструктура</i>
	<i>ядро</i>	<u><i>ядрышки</i></u> <u><i>нуклеоплазма</i></u>	<u><i>оболочка</i></u> <u><i>хромосомы</i></u>
	<i>цитоплазма</i>	<u><i>пластиды</i></u> (<i>хлоропласты, лейкопласты, хромопласты</i>) <u><i>митохондрии</i></u> <u><i>гиалоплазма</i></u>	<u><i>плазмалемма</i></u> <u><i>тонопласт</i></u> <u><i>эндоплазматический ретикулум</i></u> <u><i>аппарат Гольджи</i></u> <u><i>лизосомы</i></u> <u><i>сферосомы</i></u> <u><i>рибосомы</i></u>
<i>производные протопласта</i>	<i>стенка клетки</i> <i>вакуоли</i> <i>продукты запаса и обмена (крахмальные зерна, белковые зерна, липидные капли, кристаллы солей), физиологически активные вещества (ферменты, витамины, гормоны)</i>		

Органеллы

===== *двумембранные*
 ===== *одномембранные*
 ----- *безмембранные*

Вещества, из которых построена клетка, чрезвычайно разнообразны. Больше всего в клетке содержится воды (60—90 %), необходимой для нормального течения реакций обмена веществ. Оставшаяся часть химических соединений приходится в основном на органические вещества, но есть также и неорганические (2—6 % сухого вещества).

Органические вещества условно делят на конституционные, входящие в состав органелл и участвующие в обмене веществ, и эргастические — продукты жизнедеятельности органелл.

К конституционным веществам относят белки* и липиды**, определяющие строение и свойства органелл; нуклеиновые кис-

* Высокомолекулярные азотистые соединения, состоящие из аминокислот.

** Вещества, нерастворимые в воде, но растворимые в органических растворителях — эфире, бензине и др.

лоты, в комплексе с белками играющие роль носителей и передатчиков наследственной информации, а также контролирующие обмен веществ; углеводы *, участвующие в организации органелл в соединении с биологически активными веществами и др.

Эргастические вещества могут быть физиологически активными, например ферменты (биологические катализаторы), гормоны (регуляторы роста), запасными (временно выключенными из обмена веществ), экскреторными (конечными продуктами обмена), а также могут служить материалом для построения стенки клетки.

ПРОТОПЛАСТ

ЦИТОПЛАЗМА

Цитоплазма имеет мембранную организацию. Ее структуру образуют тонкие (4—10 нм), довольно плотные пленки — *биологические мембраны*. Основу их составляют липиды. Молекулы липидов расположены упорядоченно — перпендикулярно к поверхности, в два слоя, так, что их части, интенсивно взаимодействующие с водой (*гидрофильные*), направлены наружу, а части, инертные по отношению к воде (*гидрофобные*), — внутрь (рис. 3). Молекулы белка расположены несплошным слоем на поверхности липидного каркаса с обеих его сторон. Часть их погружена в липидный слой, а некоторые проходят через него насквозь, образуя участки, проницаемые для воды.

Мембраны образуют пограничный слой цитоплазмы, а также внешнюю границу ее органелл и участвуют в создании их внутренней структуры. Они делят цитоплазму на изолированные отсеки, в которых одновременно и независимо друг от друга могут протекать биохимические процессы часто в противоположном направлении (например, синтез и распад).

Одно из основных свойств биологических мембран — избирательная проницаемость (*полупроницаемость*): одни вещества проходят через них с трудом, другие легко и даже в сторону большей концентрации. Мембраны во многом определяют химический состав цитоплазмы и клеточного сока.

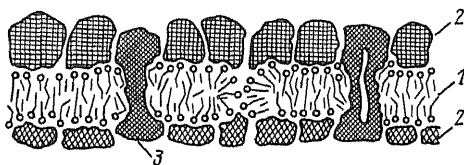
Плазмалемма и тонопласт. Плазмалемма — это мембрана, отграничивающая цитоплазму от стенки клетки и обычно плотно прилегающая к ней (см. рис. 2). Иногда плазмалемма бывает волнистой или образует глубокие складки. Она регулирует обмен веществ клетки с окружающей средой, а также участвует в синтезе веществ.

Тонопласт отграничивает цитоплазму от вакуоли. Функция его та же, что и плазмалеммы.

* Вещества, состоящие из углерода, водорода и кислорода; у большинства из них водород и кислород находятся в том же соотношении, что и в воде.

Рис. 3. Универсальная биологическая мембрана (схема поперечного разреза):

1 — двойной слой молекул фосфолипидов, 2 — белковый слой, 3 — тоннельный белок.



Гиалоплазма. Это жидкая непрерывная среда, в которую погружены органеллы (см. рис. 2). Гиалоплазма содержит ферменты и нуклеиновые кислоты. Считают, что белки, входящие в состав гиалоплазмы, образуют сеть из тонких фибрилл (диаметром 2—3 нм) — трабекулярную систему, которая связывает между собой органеллы. Эта система очень динамична, она может распадаться при изменении внешних условий. Гиалоплазма способна к активному движению, которое может быть *вращательным* — вдоль стенки клетки, если в центре находится одна большая вакуоль (рис. 4), и *струйчатым* — по тяжам, пересекающим центральную вакуоль, в разных направлениях. Скорость движения зависит от температуры, интенсивности света, снабжения кислородом и других факторов. При движении гиалоплазма увлекает за собой органеллы. Роль гиалоплазмы велика: она осуществляет взаимосвязь органелл, участвует в обмене, транспорте веществ, передаче раздражения и т. д.

Эндоплазматический ретикулум (эндоплазматическая сеть). Представляет собой ограниченную мембранами систему взаимосвязанных субмикроскопических каналов и цистерн, пронизывающих гиалоплазму (рис. 5). Имеются две формы ретикулума:

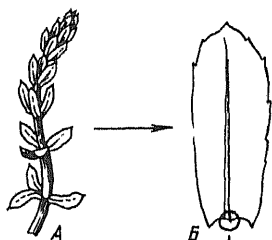


Рис. 4. Движение гиалоплазмы в клетках листа элоден:

А — побег элоден, Б — лист элоден, В — клетки листа (стрелками показано направление вращательного движения гиалоплазмы); 1 — стенка клетки, 2 — вакуоль, 3 — гиалоплазма, 4 — хлоропласты.

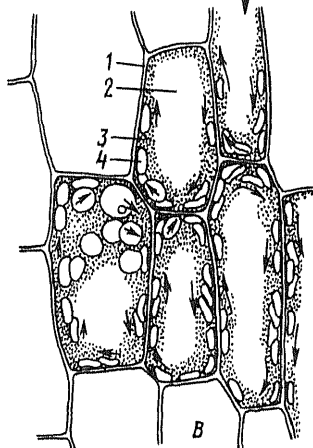
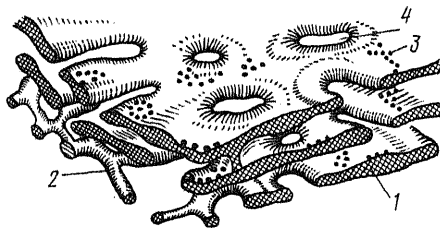


Рис. 5. Эндоплазматический ретикулум (схема):

1 — цистерна гранулярного ретикулума, 2 — трубка агранулярного ретикулума, 3 — рибосомы, 4 — окно в цистерне.



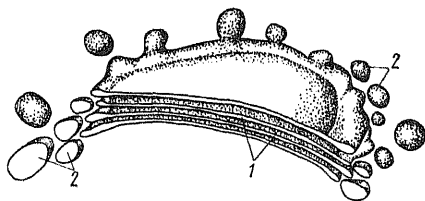


Рис. 6. Аппарат Гольджи (схема):
1 — цистерны диктиосомы, 2 — пузырьки Гольджи.

гранулярный (шероховатый) и агранулярный (гладкий).

Гранулярный эндоплазматический ретикулум несет на поверхности мелкие гранулы — рибосомы. Он выполняет важные функции — синтез ферментов, транспорт веществ, связь со смежными клетками (через плазмодесмы*), образование новых мембран, вакуолей и некоторых оргanelл.

Агранулярный эндоплазматический ретикулум состоит из ветвящихся трубочек, отходящих от цистерн гранулярного ретикулума, не имеет рибосом. Обычно он развит слабее, чем гранулярный. Участвует в синтезе и транспорте эфирных масел, смол, каучука.

Рибосомы. Это гранулы диаметром около 20 нм, расположенные в гиалоплазме или прикрепленные к поверхности мембран эндоплазматического ретикулума. Они обнаружены также в митохондриях и пластидах. Рибосомы состоят из белка и рибонуклеиновой кислоты (РНК) и не имеют мембранной структуры. Функция рибосом — синтез белка, самовоспроизводство живой материи. Этот процесс происходит в рибосомах, расположенных группой и связанных между собой нитевидной молекулой иРНК**. Такие группы называют *полисомами*. Считают, что рибосомы формируются в ядре. Поскольку в процессе жизнедеятельности происходит постоянное обновление белков цитоплазмы и ядра, то без рибосом клетка долго существовать не может.

Аппарат Гольджи. Состоит из диктиосомы и пузырьков Гольджи (рис. 6). *Диктиосома* представляет собой стопку из 5—7 плоских цистерн, ограниченных агранулярной мембраной. Диаметр цистерн около 1 мкм, толщина 20—40 нм. Цистерны не соприкасаются друг с другом. *Пузырьки Гольджи* отчлениваются от краев цистерн и распространяются по всей гиалоплазме.

В диктиосоме происходят синтез, накопление и выделение полисахаридов***. Пузырьки Гольджи транспортируют их, в том числе и к плазмалемме. Мембрана пузырьков встраивается в плазмалемму, а содержимое оказывается снаружи от плазмалеммы и может включаться в стенку. Пузырьки Гольджи могут включаться и в тонопласт.

* Тончайшие нити цитоплазмы, проходящие через стенку и соединяющие две соседние клетки.

** Информационная РНК переносит заложенную в ядре генетическую информацию, необходимую для синтеза различных белков, к рибосомам.

*** Углеводы с большой молекулярной массой, состоящие из остатков молекул моносахаридов (глюкозы и др.) $(C_6H_{10}O_6)_n$.

Происхождение диктиосом еще точно не установлено. Считают, что в их образовании принимает участие эндоплазматический ретикулум. В некоторых клетках аппарат Гольджи отсутствует.

Сферосомы. Округлые блестящие тельца диаметром 0,5 — 1 мкм. Это центры синтеза и накопления растительных масел. Они отшнуровываются от концов тяжей эндоплазматического ретикулума. Мембрана, расположенная на поверхности сферосомы, по мере накопления масла редуцируется, и от нее остается только наружный слой.

Лизосомы. Пузырьки размером 0,5—2 мкм, имеющие на поверхности мембрану. Содержат ферменты, которые могут расщеплять белки, липиды, полисахариды и другие органические соединения. Образуются так же, как и сферосомы, из тяжей эндоплазматического ретикулума. Их функция — разрушение отдельных органелл или участков цитоплазмы (локальный автолиз), необходимое для обновления клетки.

Митохондрии. Форма митохондрий чрезвычайно разнообразна — овальная, округлая, цилиндрическая, гантелевидная, ветвистая и т. д. Длина их равна 2—5 мкм (у цилиндрических форм — до 7 мкм), диаметр — 0,3—1 мкм. На поверхности мито-

Рис. 7. Митохондрия (схема):

- 1 — наружная мембрана,
- 2 — внутренняя мембрана,
- 3 — криста, 4 — АТФ-сомы.

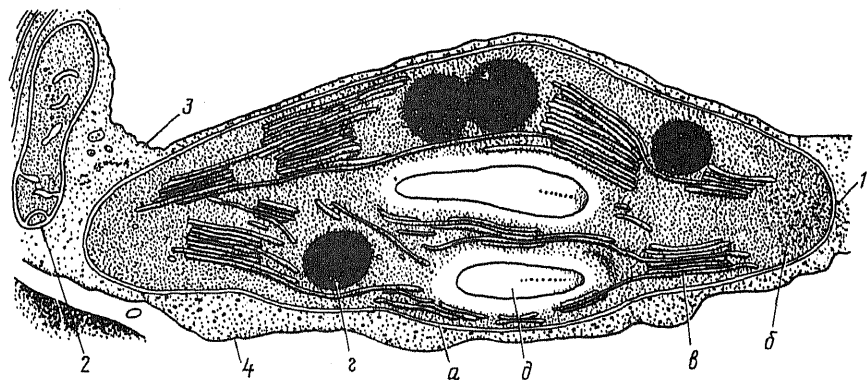
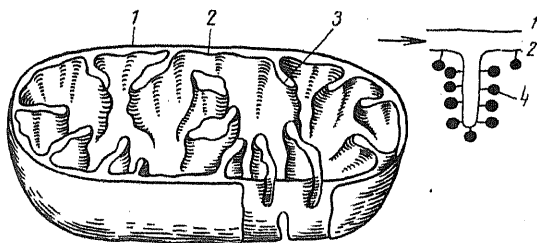


Рис. 8. Часть клетки мезофилла листа:

- 1 — хлоропласт (а — мембрана оболочки, б — строма, в — грана, г — пластоглобула, д — крахмальное зерно), 2 — митохондрия, 3 — плазмалемма, 4 — тонопласт.

хондрии находятся две мембраны (рис. 7, 8). Внутренняя мембрана образует выросты в полость митохондрии в виде гребней или трубочек, называемых *кристами*. Кристы значительно увеличивают мембранную поверхность митохондрии. Пространство между кристами заполнено жидким веществом — *матриксом*, в котором находятся рибосомы и содержится дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Поверхность внутренней мембраны покрыта мельчайшими тельцами, имеющими шаровидную головку и ножку (АТФ *-сомы).

Митохондрии — это энергетические лаборатории клетки. Здесь происходят расщепление углеводов, жиров и других органических веществ при участии кислорода (дыхание) и синтез АТФ. Выделяемая при дыхании энергия преобразуется в энергию макроэргических ** связей молекулы АТФ, которая затем используется для осуществления процессов жизнедеятельности клетки — деления, поглощения и выделения веществ, синтеза и т. д. Считают, что митохондрии могут образовываться двумя способами: делением и из инициальных частиц, отделяемых от ядра.

Митохондрии способны перемещаться. Они концентрируются вокруг ядра, хлоропластов и других органелл, где жизненные процессы идут наиболее энергично. Это обязательная органелла как растительной, так и животной клетки.

Пластиды. Бывают только у растений. Эти органеллы имеют на поверхности две мембраны. В зависимости от окраски различают три типа пластид: хлоропласты — зеленого цвета; хромопласты — желтого, оранжевого, красного цветов; лейкопласты — бесцветные.

Хлоропласты содержат зеленый пигмент *хлорофилл*, а также пигменты из группы каротиноидов — *каротин* (оранжевый) и *ксантофилл* (желтый). Именно с хлорофиллом связана основная функция хлоропластов — синтез органических веществ из неорганических при участии энергии света (*фотосинтез*). Поэтому хлоропласты присутствуют только в клетках наземных органов, на которые падает солнечный свет. Хлоропластам растения обязаны зеленой окраской.

У высших растений хлоропласты в большинстве случаев имеют линзовидную форму. Диаметр их 4—6 мкм, толщина 1—3 мкм. У водорослей хлоропласты, называемые также хроматофорами, очень разнообразны по форме и величине. Они могут иметь звездчатую форму, лентовидную, сетчатую и др. (рис. 9). Обычно в клетке имеются от 1 до 50 хлоропластов. Располагаются они в постенном слое цитоплазмы. При рассеянном свете хлоропласты сосредоточиваются у стенок, обращенных к поверхности органа, и поворачиваются к ним плоской стороной,

* Аденозинтрифосфорная кислота состоит из остатков азотистого основания, углевода рибозы и фосфорной кислоты; осуществляет перенос энергии.

** Связи, богатые энергией. При отщеплении от АТФ остатков фосфорной кислоты и разрыве этих связей выделяется энергия.

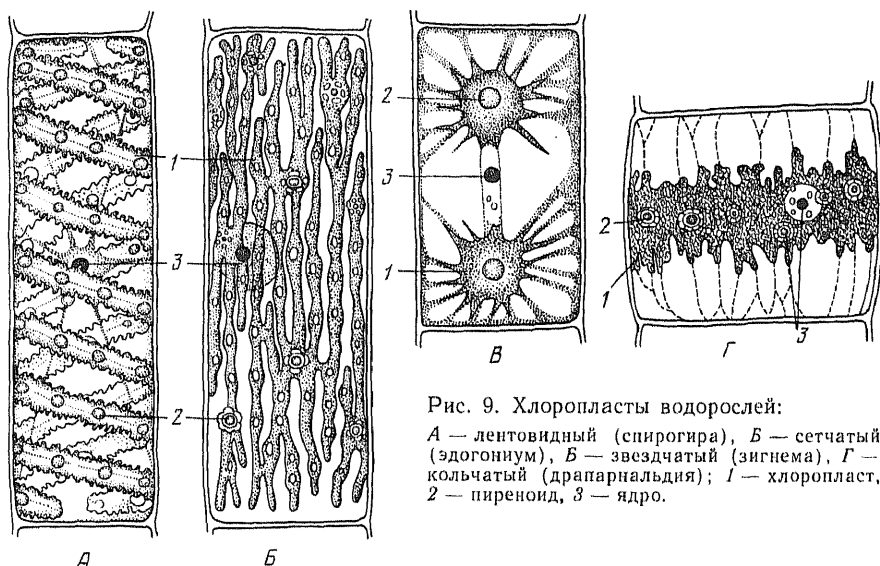


Рис. 9. Хлоропласты водорослей:

А — лентовидный (спирогира), Б — сетчатый (эдогоннум), В — звездчатый (зигмена), Г — кольчатый (драпарнальдия); 1 — хлоропласт, 2 — пиреноид, 3 — ядро.

при ярком солнечном свете они поворачиваются узкой стороной или перемещаются к боковым стенкам.

Внутри хлоропластов находится однородное вещество — *строма*, пронизанная системой параллельно расположенных мембран (рис. 10). Мембраны имеют вид плоских мешков, их называют *тилакоидами*, или *ламеллами*. У большинства высших растений часть тилакоидов имеет дисковидную форму. Эти тилакоиды собраны в стопки, называемые *гранами*. Хлорофилл и каротиноиды находятся в каждой из двух мембран тилакоида грани. Граны связаны между собой тилакоидами стромы. Внутренняя мембрана оболочки хлоропласта иногда образует складки и переходит в тилакоиды стромы. В строме находятся молекулы ДНК, рибосомы, капли липидов, называемые *пластоглобулами*, крахмальные зерна и другие включения.

Крахмал образуется в хлоропластах из продуктов фотосинтеза, его называют *фотосинтетическим*, или *первичным*. При помощи ферментов фотосинтетический крахмал осахаривается и в виде глюкозы транспортируется из листа на построение органов или в запас.

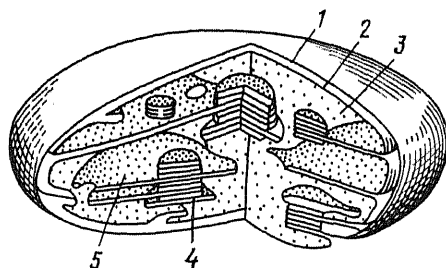


Рис. 10. Хлоропласт (схема):

1 — наружная мембрана, 2 — внутренняя мембрана, 3 — строма, 4 — тилакоид грани, 5 — тилакоид стромы.

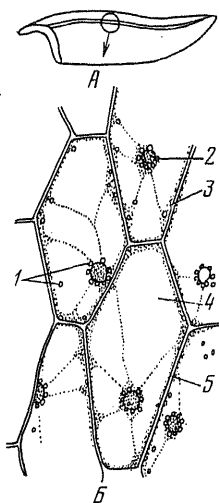


Рис. 11. Лейкопласты в клетках эпидермы листа традесканции:

А — лист традесканции, Б — клетки эпидермы; 1 — лейкопласты, 2 — ядро, 3 — цитоплазма, 4 — вакуоль, 5 — стенка клетки.

На основании имеющихся фактов можно проследить, как шла эволюция фотосинтезирующей системы растений. Так, у сине-зеленых водорослей хлоропластов еще нет, но в постенном слое цитоплазмы имеются двойные фотосинтезирующие мембраны. У зеленых водорослей, как правило, уже есть хлоропласты, отграниченные от гиалоплазмы двумя мембранами. Внутренняя мембранная система представлена тилакоидами строми, гран нет. Однако у некоторых зеленых водорослей имеются граноподобные образования — стопки укороченных тилакоидов. Хлоропласты высших растений имеют грани, их универсальная форма — линзовидная. Однако у некоторых видов моховидных, наиболее примитивных из существующих сейчас высших растений, хлоропласты имеют такую же структуру, как у водорослей.

Лейкопласты не содержат пигментов. По размеру они значи-

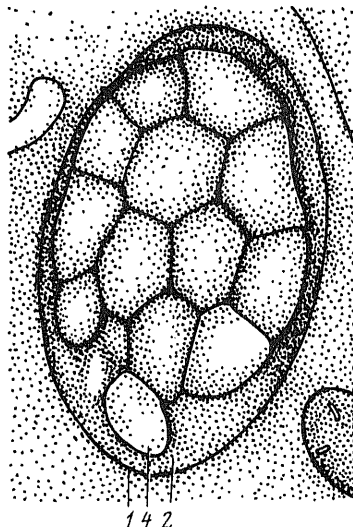


Рис. 12. Лейкопласты:

1 — оболочка мембраны, 2 — строма, 3 — мембрана, 4 — сложное крахмальное зерно.

тельно меньше хлоропластов и не имеют строго определенной формы (рис. 11). Лейкопласты присутствуют чаще всего в клетках тканей и органов, на которые не падает солнечный свет: в корнях, клубнях, семенах и др.

Внутренняя мембранная система у лейкопластов развита значительно слабее, чем у хлоропластов (рис. 12). В строме имеются молекулы ДНК, рибосомы, пластоглобулы.

Основная функция лейкопластов — синтез и накопление запасных питательных продуктов, в первую очередь крахмала, иногда белков, редко масла. Лейкопласты, накапливающие крахмал, называют *амилопластами*. В них из сахаров, поступающих из фотосинтезирующих органов, образуются крахмальные зерна различного размера и формы — *вторичный крахмал*. Запасной белок может откладываться в виде кристаллов или аморфных гранул, масло — в виде пластоглобул.

Хромопласты содержат красные, оранжевые, желтые пигменты из группы каротиноидов. По размеру они меньше хлоропластов, форма их очень разнообразна (рис. 13). Внутренняя мембранная система у них чаще всего отсутствует.

В зависимости от формы накопления каротиноидов различают хромопласты глобулярного, фибриллярного (трубчатого) и кристаллического типов (рис. 14). У хромопластов наиболее распространенного *глобулярного* типа пигменты растворены в пластоглобулах. У хромопластов *фибрилярного* типа каротиноиды не только присутствуют в пластоглобулах, но и образуют группы параллельных нитей или трубок, расположенных в строме. У хромопластов *кристаллического* типа каротиноиды присутствуют главным образом в виде кристаллов различной формы, определяющих форму самой пластиды (серповидную, ромбовидную, игловидную и т. д.).

Хромопласты встречаются в клетках лепестков некоторых растений, зрелых плодов, осенних листьев. Их функция в процессе обмена веществ не выяснена. Косвенное биологическое значение хромопластов состоит в привлечении насекомых для перекрестного опыления и животных для распространения семян.

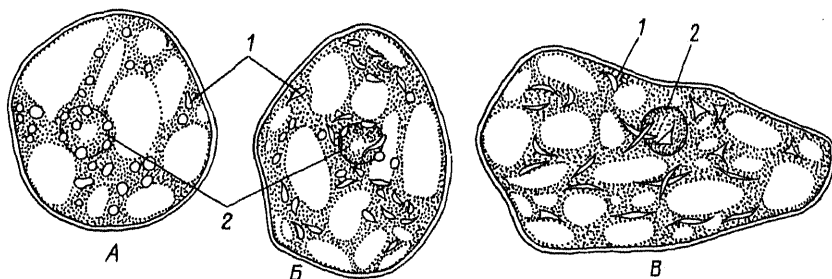


Рис. 13. Хромопласты в клетках мякоти зрелых плодов:

А — ландыш, Б — шиповник, В — рябина; 1 — хромопласты, 2 — ядро.

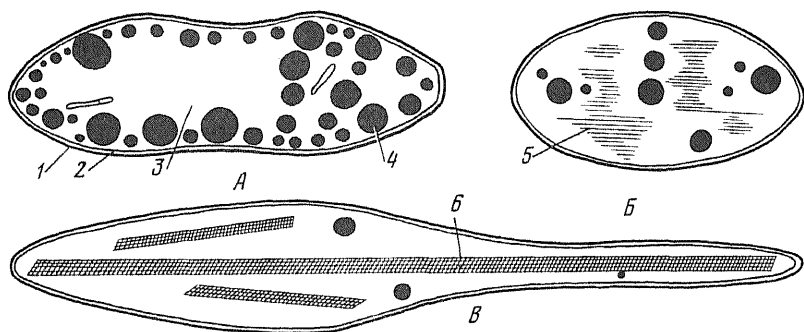


Рис. 14. Хромопласты (схема):

А — глобулярный тип, Б — фибриллярный тип, В — кристаллический тип; 1 — наружная мембрана, 2 — внутренняя мембрана, 3 — строма, 4 — пластоглобула, 5 — фибриллы, 6 — кристалл.

В процессе эволюции первыми из пластид появились хлоропласты, из которых при расчленении тела растения на органы образовались лейкопласты и хромопласты. В онтогенезе почти все виды пластид могут переходить друг в друга. Наиболее часто происходит превращение лейкопластов в хлоропласты (например, при образовании зародыша из оплодотворенной яйцеклетки) и хлоропластов в хромопласты (например, при осеннем пожелтении листьев). Лишь хромопласты в природных условиях, как правило, не превращаются в другие виды пластид. Число пластид в клетке увеличивается за счет деления их путем перетяжки.

ЯДРО

Ядро может функционировать только в цитоплазматической среде. Это — место хранения и воспроизводства наследственной информации, определяющей признаки данной клетки и всего организма в целом, а также центр управления синтезом белка. Если из клетки удалить ядро, то она вскоре погибнет. Обычно в клетке имеется одно ядро, но у некоторых видов водорослей и у грибов многоядерные клетки. Бактерии и сине-зеленые водоросли не имеют оформленного ядра, вещества, входящие в его состав, содержатся у них в цитоплазме, следовательно, ядро находится в распыленном (диффузном) состоянии.

Форма ядра разнообразна, но обычно соответствует форме клетки: в паренхимных клетках чаще всего шаровидная, в прозенхимных — линзовидная или веретеновидная. Диаметр ядра клеток вегетативных органов покрытосеменных растений 10—25 мкм. У плесневых грибов диаметр ядра всего 1—2 мкм, а у харовых водорослей может достигать 2,5 мм. В процессе онтогенеза форма, размер и местоположение ядра в клетке могут изменяться. Так, у молодых клеток соотношение между объемом ядра и всего

протопласта от 1:4 до 1:5, а у вполне сформированных и у старых — от 1:20 до 1:200. Нарушение этих соотношений вызывает или деление, или гибель клетки.

Под световым микроскопом ядро имеет вид пузырька с 1—3 темными пятнышками — ядрышками (см. рис. 1). Современное представление о структуре ядра основано на изучении его методом фазового контраста и под электронным микроскопом. Общий план строения ядра одинаков у всех клеток растений и животных. Оно состоит из следующих органелл: ядерной оболочки, нуклеоплазмы, хромосом, ядрышек.

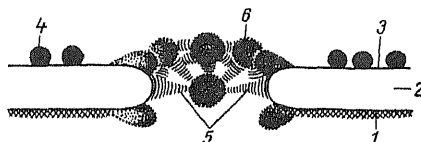
Ядерная оболочка ограничивает содержимое ядра от цитоплазмы. Состоит из двух мембран с промежутком между ними, называемым *перинуклеарным пространством* (рис. 15). Толщина мембран 10 нм, а толщина перинуклеарного пространства варьирует. Общая толщина оболочки 40—80 нм. Внутренняя мембрана оболочки агранулярная, к наружной мембране прикреплены рибосомы. По структуре и химическому составу ядерная оболочка близка к эндоплазматическому ретикулуму, тем более что ее наружная мембрана образует выросты, переходящие в ретикулум цитоплазмы. Ядерная оболочка имеет особые образования — *ядерные поры*. Это сложные структуры. По границе поры, образованной в результате слияния двух мембран, расположены гранулы, от которых отходят фибриллы. Часть фибрилл сходится в центре, формируя диафрагму (см. рис. 15). Диаметр поры 80—90 нм. Через поры макромолекулы проходят из нуклеоплазмы в гиалоплазму и в обратном направлении. Ядерная оболочка контролирует обмен веществ между ядром и цитоплазмой, способна к синтезу белков и липидов.

Нуклеоплазма представляет собой коллоидный раствор, в котором размещены хромосомы и ядрышки. В состав нуклеоплазмы входят различные ферменты, нуклеиновые кислоты. Она не только осуществляет связь между органеллами ядра, но и трансформирует вещества, проходящие через нее.

Хромосомы могут находиться в двух состояниях. В *рабочем состоянии* — это деконденсированные в различной степени, тонкие (10 нм) нитевидные структуры, активно участвующие в процессе обмена веществ. Они видны только под электронным микроскопом. *Во время деления* ядра хромосомы максимально конденсируются, становятся короткими и толстыми (видны под световым микроскопом). Выполняют функцию распределения и переноса генетической информации, в процессе обмена веществ не участвуют, поглощают многие красители и интенсивно окрашиваются.

Рис. 15. Ядерная оболочка (схема):

1 — внутренняя мембрана, 2 — перинуклеарное пространство, 3 — наружная мембрана, 4 — рибосома, 5 — диафрагма порового комплекса, 6 — гранула порового комплекса.



По химической природе хромосома представляет собой нуклеопротеид, состоящий из ДНК и белка. Составные части (мономеры) молекулы ДНК — нуклеотиды. *Нуклеотид* имеет три компонента — остаток фосфорной кислоты, сахар дезоксирибозу и одно из четырех азотистых оснований: аденин, гуанин, тимин, цитозин. Нуклеотиды соединяются в длинную цепь в любой последовательности (рис. 16). Молекула ДНК состоит из двух таких чрезвычайно длинных цепей, которые связаны между собой азотистыми основаниями, причем аденин всегда соединяется с тимином, а гуанин — с цитозином. Эта двойная цепь закручена вокруг оси. Одно из важнейших свойств молекулы ДНК — *репликация* (самоудвоение), при которой цепочки нуклеотидов расходятся и каждая из них достраивает утраченную (рис. 17). Участок молекулы ДНК, определяющий синтез одного из специфических для клетки белка, называют *геном*. Последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК, своеобразную для каждого организма, называют *генетическим кодом*. Выяснение структуры ДНК — величайшее открытие в области естествознания. Оно было сделано в результате применения специальных методов химического и рентгеноструктурного анализа английскими учеными Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953). Это открытие объяснило молекулярный механизм наследственности.

Белок в хромосоме располагается на поверхности молекулы ДНК в виде футляра.

Хромосома имеет *первичную перетяжку* (неконденсированный участок), где находится *центромера* (пластинчатая структура

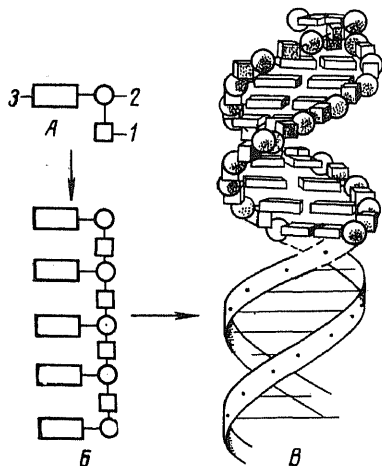


Рис. 16. Строение молекулы ДНК (схема):

А — нуклеотид, Б — цепь нуклеотидов, В — молекула ДНК; 1 — остаток фосфорной кислоты, 2 — дезоксирибоза, 3 — азотистое основание.

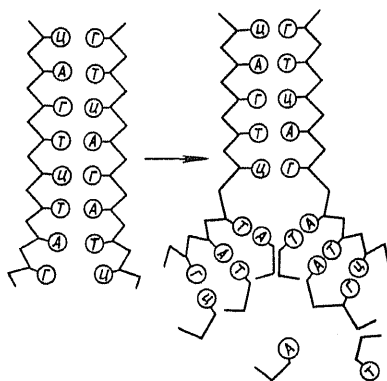
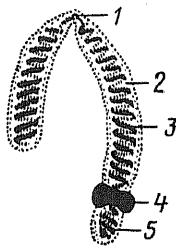


Рис. 17. Репликация молекулы ДНК (схема).

Рис. 18. Конденсированная хромосома (схема):

1 — центромера, 2 — белок, 3 — молекула ДНК, 4 — вторичная перетяжка с ядрышком, 5 — спутник.



дисковидной формы), а иногда и *вторичную*, которая отделяет от нее небольшой фрагмент — *спутник* (рис. 18).

Каждый вид растений содержит в клетке строго определенное число хромосом. В соматических клетках* это число обычно *диплоидное* ($2n$). Оно образуется в результате слияния двух половых клеток с *гаплоидным* (*моноплоидным*) числом хромосом (n).

Ядрышко. Обычно это сферическое тельце диаметром 1—3 мкм, состоящее в основном из белка и РНК. Молекула РНК, как и молекула ДНК, представляет цепочку нуклеотидов, но нуклеотид РНК содержит вместо дезоксирибозы рибозу, а вместо тимина урацил. В отличие от молекулы ДНК молекула РНК имеет лишь одну такую цепочку.

Ядрышко обычно контактирует со вторичной перетяжкой хромосомы, называемой *организатором ядрышка*, на которой происходит матричный синтез рРНК **. Затем рРНК объединяется с белком, в результате образуются гранулы рибонуклеопротеидов — предшественников рибосом, которые попадают в нуклеоплазму и через поры ядерной оболочки проникают в цитоплазму, где заканчивается их оформление.

В ядре может быть одно или несколько ядрышек.

ДЕЛЕНИЕ ЯДРА И КЛЕТКИ

В процессе эволюции ядро возникло, вероятно, путем образования хромосом из нуклеотидов, которые обособились от цитоплазмы мембраной. Однако в процессе онтогенеза ядро возникает только от ядра.

Деление ядра всегда предшествует делению клетки. Причины, вызывающие процесс деления, разнообразны: нарушение нормального соотношения между объемами ядра и цитоплазмы, если цитоплазма настолько увеличивается, что ядро не может регулировать происходящие в клетке жизненные процессы; нарушение соотношения объема клетки и общей поверхности клеточной стенки; действие разнообразных стимуляторов (гормонов, продуктов распада клетки и др.).

Существует три способа деления клетки: митоз, амитоз, мейоз.

Митоз — наиболее универсальный способ деления соматических клеток. Он свойствен организмам всех уровней эволюционного развития, имеющим оформленное ядро. Совокупность

* Клетки тела.

** Рибосомная РНК.

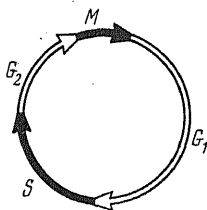


Рис. 19. Схема митотического цикла:

G_1 — пресинтетический период, S — синтетический период, G_2 — постсинтетический период, M — митоз.

саморегулирующихся процессов, происходящих в клетке от одного деления до другого, называют *митотическим циклом*. Митотический цикл состоит из интерфазы и митоза, тесно связанных между собой; продолжительность его примерно 15—30 ч.

Интерфаза — наиболее продолжительная часть митотического цикла. Ядро относительно крупное, с хорошо заметными 1—2 ядрышками и слабозернистой структурой. Хромосомы деконденсированы, и окраска не выявляет их. В этой фазе происходят важные биохимические процессы, подготавливающие клетку к делению. В интерфазе различают три периода: *пресинтетический* (G_1) — происходят рост вновь образовавшейся клетки, воссоздание цитоплазматических структур, синтез РНК и белка, накопление энергии; *синтетический* (S) — репликация молекул ДНК, образование двух *хроматид*; *постсинтетический* (G_2) — синтез белка, накопление энергии (рис. 19).

Митоз делят на четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 20). Продолжительность митоза 1—3 ч.

В начале *профазы* ядро увеличивается и в нем отчетливо видны спутанные в клубок хромосомы, начавшие конденсироваться. К концу профазы хромосомы укорачиваются. Иногда заметно, что они состоят из двух хроматид. Ядрышко к этому моменту обычно дезинтегрируется. Ядерная оболочка распадается на небольшие фрагменты, неотличимые от элементов эндоплазматического ретикулума. Нуклеоплазма смешивается с гиалоплазмой. На полюсах клетки появляются белковые нити, растущие к центру. Профаза — самая продолжительная фаза митоза.

В начале *метафазы* хромосомы достигают максимальной конденсации и передвигаются к экваториальной пластинке клетки. Они хорошо видны в оптический микроскоп. Число, форма, размер и расположение митотических хромосом характерны и постоянны для каждого вида растения (*кариотип*). Их графическое изображение составляет *идиограмму вида*. В диплоидном наборе имеются пары одинаковых по структуре хромосом, называемых *гомологичными*. Соответственно гаплоидный набор содержит по одной из гомологичных хромосом.

В метафазе хроматиды отделяются друг от друга, связь между ними сохраняется только в центромере. Из нитей формируется *веретено деления*. Оно состоит из опорных и тянущих нитей. *Опорные нити* идут от одного полюса клетки к другому через экваториальную пластинку, а *тянущие* связывают центромеры хромосом с полюсами. Нити веретена деления не всегда видны,

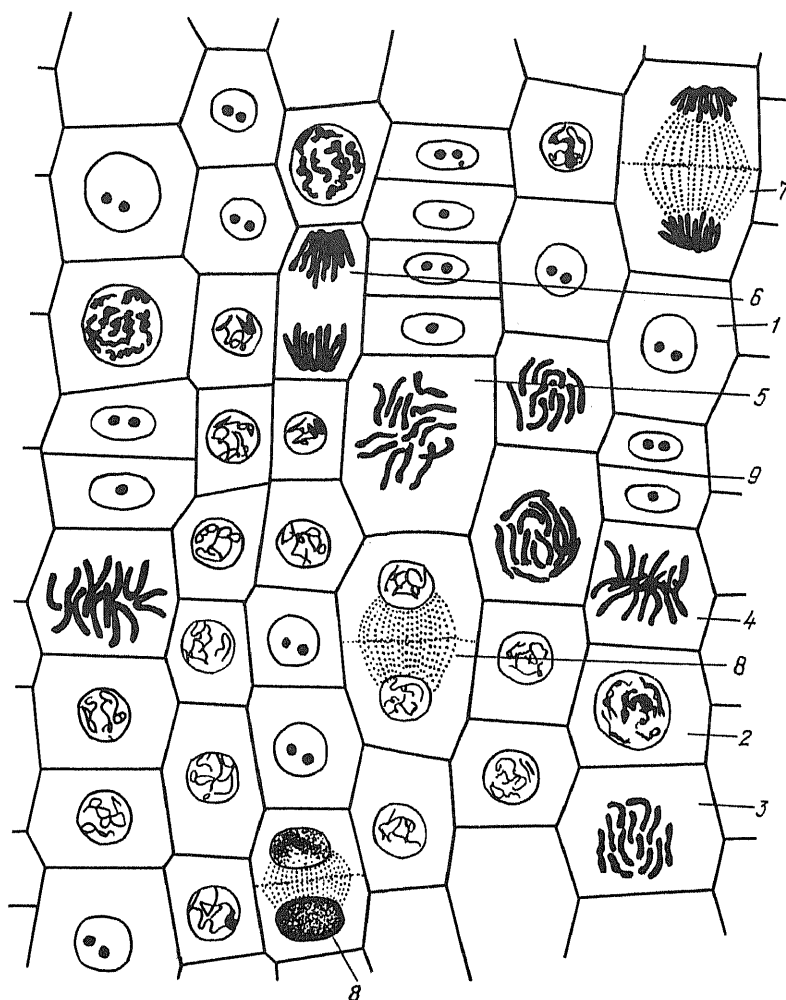


Рис. 20. Митотический цикл в клетках кончика корня лука:

1 — интерфаза, 2—9 — митоз (2—3 — профаза, 4—5 — метафаза, 6—7 — анафаза, 8 — телофаза, 9 — цитокinesis).

так как ядерный краситель не окрашивает их. Наиболее характерно для метафазы то, что центромеры хромосом, прикрепленные к нитям веретена, располагаются в плоскости экваториальной пластинки клетки.

В анафазе центромера разделяется и хроматиды расходятся к полюсам вследствие сокращения тянущих нитей. Каждая хроматида становится хромосомой. Следовательно, на каждом полюсе оказывается столько хромосом, сколько их было у исходной клетки. Анафаза — самая короткая фаза.

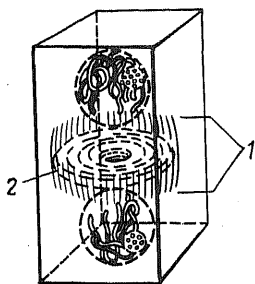


Рис. 21. Цитокинез (схема):

1 — фрагмопласт, 2 — клеточная пластинка.

В *телофазе* происходит процесс, противоположный происходящему в *профазе*: хромосомы деконденсируются, веретено деления разрушается, образуются ядерная оболочка и ядрышки. В начале телофазы хромосомы — в виде двух темных сгустков на полюсах клетки, к концу их контур исчезает. В это же время в экваториальной пластинке клетки появляются волокна, располагающиеся перпендикулярно к ней, — *фрагмопласт*. В центре фрагмопласта накапливаются пузырьки Гольджи, содержащие пектиновые вещества. Они дают начало *клеточной пластинке*, которая, разрастаясь центробежно и раздвигая фрагмопласт, достигает стенок материнской клетки (рис. 21). Про-

исходит *цитокинез*, завершающий митоз. Позднее на клеточной пластинке с обеих сторон формируются *первичные стенки*. В результате митотического цикла образуются две клетки, имеющие хромосомы, идентичные хромосомам материнской клетки по структуре ДНК, форме, размеру и числу, то есть обеспечивается наследственное сходство дочерних клеток с исходной материнской.

Амитоз — это другой способ деления соматических клеток. Сущность его состоит в том, что ядро делится на две или более частей без каких-либо предшествующих изменений структуры. Вслед за перешнуровкой ядра следует деление цитоплазмы. При амитозе хромосомы распределяются между дочерними клетками неравномерно, поэтому не обеспечивается их биологическая равноценность. Но образовавшиеся клетки не теряют своей структурной организации. Амитоз наблюдают в клетках высокодифференцированных и старых тканей.

Мейоз столь же универсален, как и митоз, но он свойствен небольшой группе клеток, возникающих в связи с размножением. Сущность мейоза состоит в сокращении числа хромосом в два раза. Биологический смысл этого процесса раскрыт уже давно. Дело в том, что гаплоидные половые клетки — гаметы (n) при половом процессе сливаются и образуют зиготу. При этом число хромосом увеличивается в два раза ($2n$), а зигота получает наследственную информацию от обеих гамет. Следовательно, благодаря мейозу сохраняется постоянство числа хромосом. Мейоз состоит из двух делений, неизменно следующих одно за другим. В каждом из них выделяют те же четыре фазы, что и в митозе, но они имеют принципиальные различия. *Первое деление* сложное и специфическое, сопровождается сокращением числа хромосом. В профазе этого деления между гомологичными хромосомами происходит обмен участками (*кроссинговер*). В анафазе

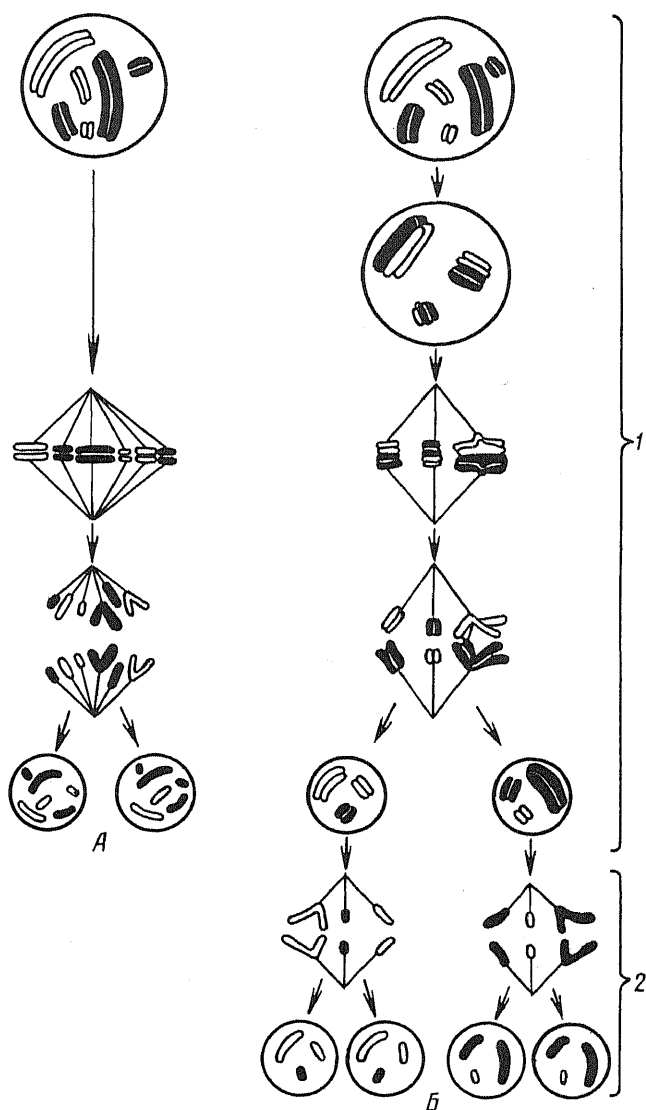


Рис. 22. Изменения, происходящие с ядром при митозе (А) и мейозе (Б) (схема):

1 — первое деление, 2 — второе деление.

к полюсам клетки расходятся не хроматиды, как при митозе, а гомологичные хромосомы. *Второе деление* осуществляется по типу митоза. В результате из одной диплоидной клетки получаются четыре (тетрада) дочерних клетки с гаплоидным числом хромосом (рис. 22, Б). Разнообразие их хромосомных наборов обуславливает разнообразие признаков у последующих поколений. Это — основа для эволюции вида

В некоторых случаях образованию половых клеток не предшествует сокращение числа их хромосом и они остаются диплоидными. В результате образующееся из зиготы растение будет содержать 3—4 набора хромосом, а иногда и более. Такие клетки и состоящие из них растения называют *полиплоидными*. Полиплоидные растения обычно имеют более крупные размеры. Многие высокопродуктивные сорта томата, кукурузы, пшеницы и других возделываемых растений — полиплоиды. Полиплоидию можно вызвать искусственно — воздействием рентгеновских лучей, различных химических веществ и др.

ПРОИЗВОДНЫЕ ПРОТОПЛАСТА

Большинство продуктов жизнедеятельности протопласта включено в вакуоли и цитоплазму. Некоторые, например клеточная стенка, откладываются вне протопласта, образуя скелетную основу клетки. Эргастические вещества, как было сказано выше, подразделяют на физиологически активные, запасные, экскреторные, входящие в состав стенки клетки.

ВАКУОЛЬ

Это полость, заполненная жидким содержимым — *клеточным соком* (см. рис. 1), ограниченная тонопластом. Образуются вакуоли из локальных расширений эндоплазматического ретикулума, в которых накапливается клеточный сок. Эти расширения отчленяются от ретикулума и округляются, а мембрана ретикулума становится тонопластом. В образовании вакуолей могут, по-видимому, участвовать и элементы аппарата Гольджи. Небольшие вакуоли имеются даже в очень молодых клетках. По мере роста последних объем вакуолей увеличивается. У большинства зрелых клеток имеется одна большая вакуоль, занимающая центральную часть клетки, и много мелких — рассеянных в постенном слое цитоплазмы. Если же ядро располагается в центре клетки, то цитоплазма, окружающая его, связана с постенным слоем тяжами, разделяющими центральную вакуоль на несколько более мелких.

Клеточный сок представляет собой водный раствор разнообразных органических и неорганических соединений, выделяемых протопластом. У разных видов растений и даже в разных органах одного растения химический состав клеточного сока неодинаков. Реакция клеточного сока обычно слабокислая или нейтральная.

Химический состав клеточного сока. Органические вещества: *азотистые*: белки (протеины, протеиды), аминокислоты (аспарагин, тирозин, лейцин и др.), алкалоиды (хинин, морфин, никотин, колхицин, кофеин и др.); *безазотистые*: углеводы (моносахариды — глюкоза, фруктоза; дисахариды — сахароза, мальтоза; полисахариды — инулин), гликозиды (амигдалин, сапонин, соланин, пигменты — антоциан, антохлор и др.), дубильные вещества (таниды), органические кислоты (щавелевая, яблочная, винная, лимонная и др.), кристаллы (соли щавелевой и других кислот), эфирное масло и др.

Неорганические вещества: нитраты, фосфаты, хлориды.

Часть этих веществ, например углеводы, — запасные, другие — экскреторные, конечные продукты обмена веществ.

Оформленные компоненты клеточного сока представлены *кристаллами оксалата кальция* (CaC_2O_4). Щавелевая кислота — один из вредных продуктов обмена клеток. Растение освобождается от нее при помощи ионов кальция. Оксалат кальция откладывается в растениях главным образом в отмирающих клетках в виде *одиночных кристаллов* разнообразной формы: сросшихся — *друз*, собранных в пачку — *рафид* и др. (рис. 23). Особенно много кристаллов оксалата кальция образуется в органах, которые время от времени сбрасываются: в коре деревьев, листьях, сухих чешуях луковиц и др. Как правило, друзы бывают у двудольных растений, а рафиды — у однодольных.

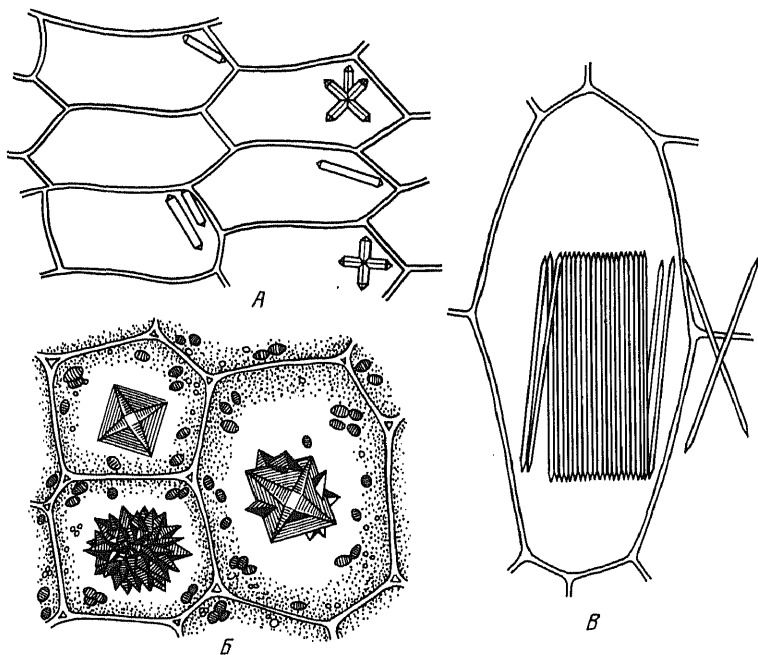


Рис. 23. Кристаллы оксалата кальция:

А — одиночные и крестообразные в клетках сухой чешуи луковицы лука, Б — последовательные фазы формирования друзы в клетках черешка бегонии, В — рафиды в клетке корневища купены.

ЗАПАСНЫЕ ПРОДУКТЫ

Запасные продукты — это вещества, временно выключенные из обмена веществ. Они расходуются на построение тела растения или на различные жизненные процессы как энергетический материал. Местом отложения их служат вакуоли и цитоплазма. В вакуолях запасные продукты накапливаются в виде растворов, в цитоплазме — в виде оформленных включений: алейроновых, крахмальных зерен, капель жирного масла и др.

Алейроновые зерна — это гранулы запасного белка. Они обычно образуются в клетках запасающей ткани зрелых семян. При формировании семян в мелких вакуолях накапливается белок. В созревающих семенах вакуоли теряют воду и превращаются в алейроновые зерна (рис. 24). При прорастании семян, когда они обогащаются водой, алейроновые зерна вновь преобразуются в вакуоли.

Алейроновые зерна имеют округлую форму, диаметр их колеблется от 0,2 до 20 мкм. Снаружи они покрыты мембраной. У *простых* алейроновых зерен белок находится в виде аморфной массы (бобовые, кукуруза, рис), у *сложных* — в аморфную массу включен один, реже 2—3 белковых кристалла и небольшое округлое тельце — *глобонд*, содержащее запасной фосфор (рис. 25).

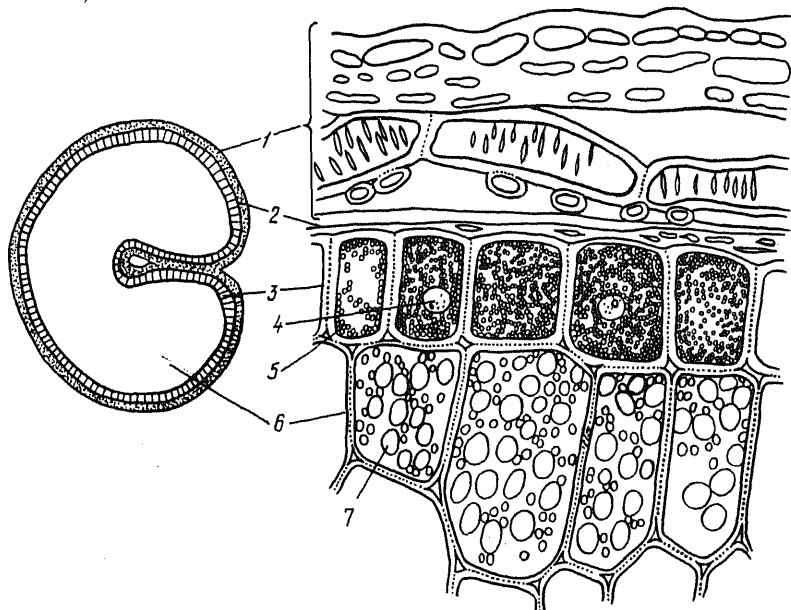


Рис. 24. Алейроновые зерна в клетках эндосперма зерновки пшеницы:

1 — околоплодник, 2 — спермодерма, 3 — алейроновый слой, 4 — ядро, 5 — алейроновые зерна, 6 — клетки эндосперма с крахмальными зёрнами, 7 — крахмальные зёрна.

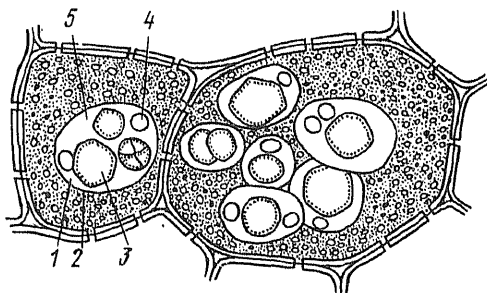


Рис. 25. Сложные алейроновые зерна в клетках эндосперма семени клещевины:
1 — алейроновое зерно, 2 — оболочка алейронового зерна, 3 — белковый кристалл,
4 — глобулин, 5 — аморфная белковая масса.

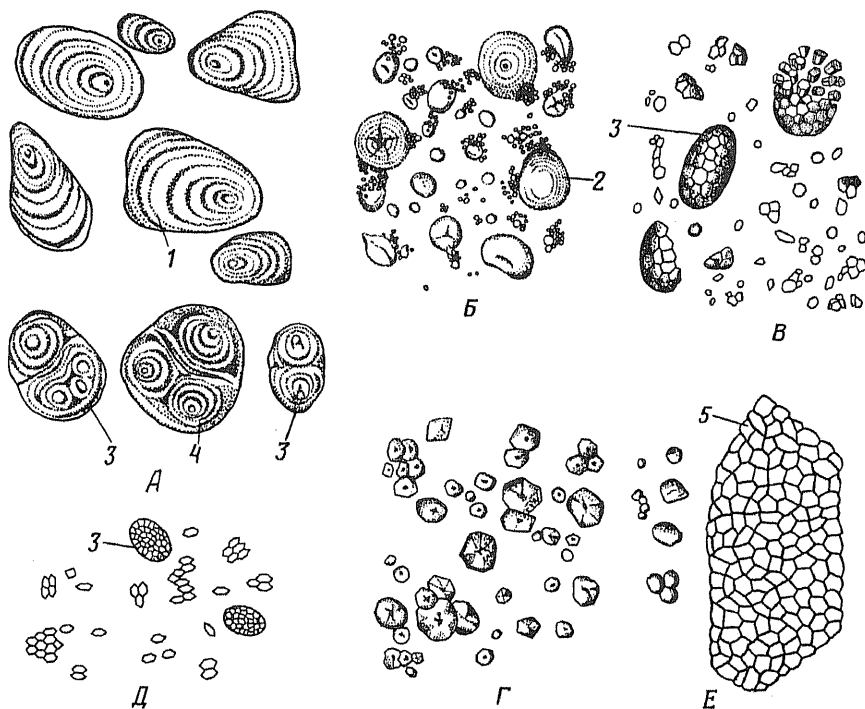


Рис. 26. Крахмальные зерна различных видов:

А — картофель, Б — пшеница, В — овес, Г — кукуруза, Д — рис, Е — гречиха; 1 — простое эксцентрическое зерно, 2 — простое концентрическое зерно, 3 — сложное зерно, 4 — полусложное зерно, 5 — скопление простых зерен, принявших очертание клетки.

Белковые тела могут образовываться и в других частях клетки — в ядре, пластидах, митохондриях, эндоплазматическом ретикулуме.

Крахмальные зерна. Наиболее распространенный и важный вид запасных продуктов растений. Встречаются в клетках всех органов, но особенно богаты ими семена и подземные видоизмененные побеги (клубни, луковицы, корневища). Крахмальные зерна образуются только в пластидах. В хлоропластах откладываются зерна *первичного* крахмала. Но здесь он не накапливается. При помощи ферментов первичный крахмал осаживается и в виде глюкозы транспортируется из листа в другие органы. Вторичное превращение сахара в крахмал происходит в лейкопластах (амилопластах). Образование зерен *вторичного* крахмала начинается в определенных точках стромы амилопласта, называемых *образовательными центрами*. Рост зерен идет путем наложения слоев. Смежные слои могут иметь различные показатели преломления и поэтому видны под микроскопом. Слоистость бывает *концентрической* и *эксцентрической* (рис. 26). С ростом крахмального зерна объем стромы амилопласта уменьшается, и в определенный момент слой ее становится настолько тонким, что неразличим под световым микроскопом. Надо помнить, что двухмембранная оболочка и тонкий слой стромы всегда присутствуют на поверхности зерна вторичного крахмала (см. рис. 12).

Если в амилопласте имеется один образовательный центр, то формируется *простое* зерно, если два и более — *сложное* зерно, состоящее как бы из нескольких простых. *Полусложное* зерно образуется в том случае, если крахмал сначала откладывается вокруг нескольких образовательных центров, а затем после соприкосновения простых зерен вокруг них возникают общие слои. Размер крахмальных зерен колеблется в больших пределах. Так, у картофеля диаметр их достигает 100 мкм, у пшеницы и ржи бывают мелкие зерна диаметром 2—9 мкм и крупные диаметром 30—45 мкм, у кукурузы — диаметром 5—30 мкм.

Форма, размер, структура крахмальных зерен специфичны

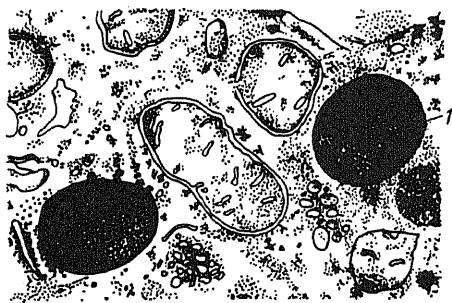


Рис. 27. Капли жирного масла (1).

для каждого вида растения, а иногда и для сорта. Это обстоятельство используют при анализе состава муки.

Капли жирного масла имеют сферическую форму, накапливаются в гиалоплазме (рис. 27). Число и размер их в клетках колеблются. Капли жирного масла содержатся в клетках всех органов, но наиболее богаты ими семена и плоды.

СТЕНКА КЛЕТКИ

Клетки растений в отличие от клеток животных имеют хорошо развитую, обычно твердую стенку. Совокупность клеточных стенок создает скелет растения, обладающий механической прочностью. Стенка играет важную роль в поглощении и передвижении веществ. Она часто сохраняется дольше, чем протопласт, поэтому и мертвые клетки продолжают выполнять разнообразные функции.

Первичная стенка образуется при делении клетки. К концу телофазы в экваториальной плоскости клетки возникает клеточная пластинка, впоследствии превращающаяся в *срединную пластинку*. Она состоит в основном из пектиновых веществ *. На клеточную пластинку протопласт каждой из дочерних клеток откладывает первичную стенку. Толщина ее равна 0,1—0,5 мкм. В состав первичной стенки входят в основном пектиновые вещества, гемицеллюлозы и целлюлоза (всего 10—12 %), а также много воды.

Построение стенки и ее рост связаны с деятельностью аппарата Гольджи и плазмалеммы. Рост первичной стенки происходит путем внедрения молекул целлюлозы, синтезируемых на наружной поверхности плазмалеммы, и аморфных пектиновых веществ, доставляемых пузырьками Гольджи (рис. 28). При этом поверхность первичной стенки увеличивается, а толщина остается постоянной. Увеличение поверхности первичной стенки продолжается до достижения клеткой постоянного размера.

Вторичная стенка образуется путем наложения изнутри на первичную стенку новых слоев. При этом происходит рост стенки в толщину, а объем полости клетки уменьшается. Толщина вторичной стенки зависит от специализации клетки и колеблется от 1 до 10 мкм. Наиболее мощная она у клеток, выполняющих механическую функцию. У клеток, по которым передвигается вода, вторичная стенка откладывается в виде колец, спирали или имеет неравномерную толщину.

* Углеводы.

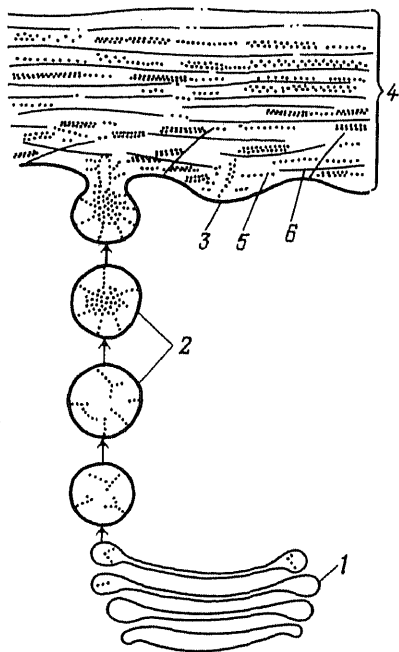


Рис. 28. Рост первичной стенки (схема):

1 — диктиосома, 2 — пузырьки Гольджи, 3 — плазмалемма, 4 — первичная стенка, 5 — пектиновые вещества, 6 — микрофибриллы целлюлозы.

Вторичная стенка в основном состоит из целлюлозы (до 90 %) и гемицеллюлоз. Пектиновых веществ и воды в ней значительно меньше, чем в первичной стенке.

Параллельное расположение молекул целлюлозы создает тонкую упорядоченность внутренней структуры стенки. Несколько десятков нитевидных молекул объединяются в *мицеллы*, из которых формируются *микрофибриллы* — основные структурные единицы стенки (рис. 29). Диаметр их равен 10—30 нм, а длина достигает нескольких микрометров. Микрофибриллы могут объединяться в *фибриллы* — волокна или пластинки толщиной 0,4—0,5 мкм, видимые в световой микроскоп. В первичных стенках паренхимных клеток микрофибриллы расположены беспорядочно. В первичных стенках прозенхимных клеток и во вторичных стенках микрофибриллы располагаются или параллельно продольной оси клетки (*волокнистая текстура*), или пер-

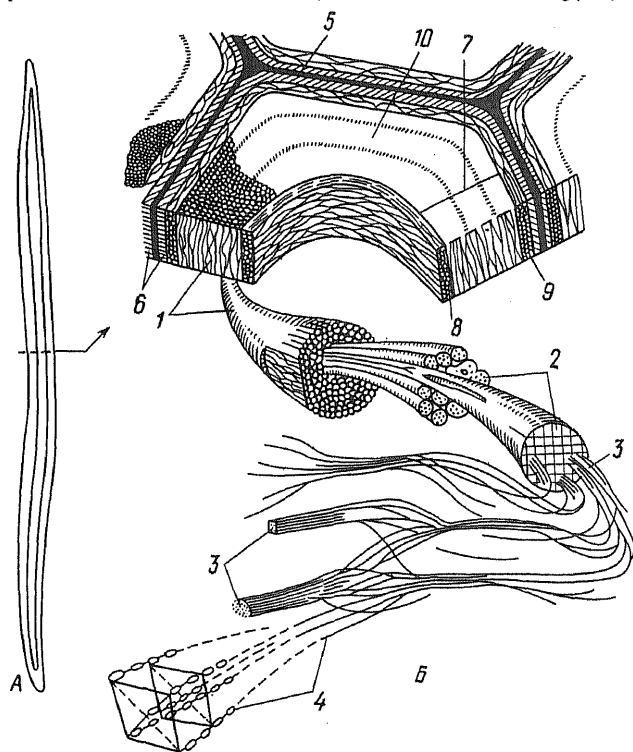


Рис. 29. Стенка клетки древесинного волокна (схема):

А — одно волокно, Б — поперечный срез волокон и последовательное изображение фибрилл, микрофибрилл, мицелл и молекул целлюлозы; 1 — фибриллы, 2 — микрофибриллы, 3 — мицеллы, 4 — молекулы целлюлозы, 5 — срединная пластинка, 6 — первичная стенка, 7 — средний слой вторичной стенки, 8 — внутренний слой вторичной стенки, 9 — наружный слой вторичной стенки, 10 — слой средней части вторичной стенки.

пендикулярно к ней (*кольчатая текстура*), или под некоторым углом (*спиральная текстура*). В процессе роста стенки ориентация микрофибрилл может меняться, что обуславливает слоистость стенки. Между микрофибриллами находится жидкий матрикс, состоящий из воды, пектиновых веществ и гемицеллюлоз.

Стенки, состоящие из целлюлозы, эластичны и очень прочны. Однако в процессе жизнедеятельности в связи со специфической функцией химический состав стенки клетки может меняться, что вызывает изменение ее физических свойств. Часто в матриксе вторичной и первичной стенок и в срединной пластинке накапливается *лигнин*. Это ведет к потере эластичности, повышению твердости, снижению проницаемости. Такие стенки называют *одревесневшими*. Они выполняют скелетную (механическую) функцию. Стенки некоторых клеток содержат липиды — воск, кутин, суберин. Эти вещества не смешиваются с матриксом стенки, а образуют самостоятельные слои. Обычно кутин и суберин откладываются вместе с воском в виде чередующихся параллельных слоев: *кутин* — на наружной поверхности клеточных стенок, граничащих с внешней средой (*кутикула*), *суберин* — на внутренней поверхности клеточных стенок, граничащих с плазмалеммой. *Воск* может и один образовывать слои на наружной поверхности стенок. Липиды уменьшают испарение с поверхности клеток. Суберин непроницаем для воды и газов, поэтому после его отложения протопласт отмирает. Стенки, содержащие суберин, называют *опробковевшими*. В матриксе клетки могут накапливаться минеральные вещества в виде *кристаллов*. Чаще всего это кремнезем или соли кальция. Они придают стенке твердость и хрупкость. Растения, имеющие клетки с такими стенками, плохо поедаются животными.

Срединная пластинка соединяет клетки между собой. Разрушение срединной пластинки и разъединение клеток называют *мацерацией*. Она происходит в естественных условиях при перезревании плодов, в черешках листьев перед их опадением и т. д. При частичной мацерации, когда срединная пластинка разрушается только по углам клеток, происходит образование *межклетников* (см. рис. 2).

Плазмодесмы. Это тончайшие цитоплазматические нити, которые осуществляют связь между клетками (см. рис. 2). Клеточная пластинка, образующаяся при цитокинезе, пронизана трубочками эндоплазматического ретикулума, которые не разобщаются. На их основе и формируются плазмодесмы. Стенка *плазмодесменного канала* выстлана плазмалеммой, соединяющей плазмалеммы смежных клеток. В центре канала проходит трубка, сохраняющая непрерывность ретикулума обеих клеток. Между плазмалеммой и трубкой находится гиалоплазма, также непрерывная для обеих клеток. Плазмодесмы чаще всего бывают собраны в группы по несколько десятков. Поодиночке они располагаются в стенках, не имеющих вторичных утолщений.

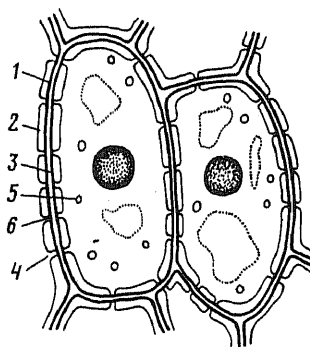


Рис. 30. Простые поры в клетках эпидермы листа аспидистры:

1 — первичная стенка, 2 — вторичная стенка, 3 — срединная пластинка, 4 — простая пора (вид сбоку), 5 — простая пора (вид сверху), 6 — замыкающая пленка поры.

Поры — это места, где не образуется вторичная стенка. Они имеют вид каналов, идущих от полости клетки до первичной стенки (рис. 30). По форме канала различают поры простые и окаймленные. У *простых* пор канал на всем протяжении имеет примерно одинаковый диаметр. С поверхности они имеют вид кружков. У

окаймленных пор канал по направлению к первичной стенке расширяется. Поэтому с поверхности они выглядят, как две концентрические окружности (см. рис. 42). Обычно в двух смежных клетках поры образуются друг против друга и имеют вид канала, разделенного тонкой перегородкой из срединной пластинки и двух первичных стенок, называемой *замыкающей пленкой*. У окаймленных пор замыкающая пленка в центральной части имеет утолщение (*торус*). В живых клетках замыкающие пленки пронизаны многочисленными плазмодесмами. Поры, как и плазмодесмы, облегчают транспорт веществ между клетками.

В стенках клеток, специализирующихся на передвижении веществ, под действием ферментов образуются крупные отверстия, называемые *перфорациями* (см. рис. 46).

Вопросы для самоконтроля

1. В чем сущность клеточной теории? Каково ее значение?
2. Какие методы исследования применяют в цитологии?
3. Что такое протопласт?
4. Какие компоненты клетки называют производными протопласта?
5. В чем особенность строения цитоплазмы? Каковы структура и свойство универсальной биологической мембраны?
6. Из каких оргanelл состоит цитоплазма? Каковы их структура и функции?
7. Как классифицируют пластиды? Сколько слоев мембраны имеют они на поверхности?
8. Какова эволюция пластид? Каково происхождение пластид в онтогенезе? Какова последовательность превращения пластид?
9. Какова функция ядра? Из каких оргanelл оно состоит? Каковы их структура и функции?
10. Каковы структура и функция хромосом? Какой набор хромосом называют диплоидным, а какой — гаплоидным?
11. Что такое митотический цикл? Каким клеткам он свойствен, из каких двух фаз состоит?
12. Что такое кариотип и идиограмма вида?
13. Как происходит деление клетки путем амитоза? Каким клеткам свойственно это деление?
14. Когда происходит мейоз? В чем его принципиальное отличие от митоза? Из каких двух делений он состоит? Какая разница между анафазой митоза и анафазой первого деления мейоза?

15. Каков биологический смысл митоза и мейоза?
16. Каково принципиальное отличие живых компонентов клетки (органелл) от неживых (эргастических)?
17. Как классифицируют производные протопласта?
18. Что представляет собой вакуоль? Что такое клеточный сок? Каков его химический состав?
19. В каких частях клетки локализуются запасные белки, углеводы, жирное масло?
20. Каковы функции стенки клетки? В чем различие между клеточной стенкой и плазмалеммой?
21. Как происходит рост клеточной стенки?
22. В чем различия между первичной и вторичной стенками клетки по структуре и химическому составу?
23. Какие изменения могут происходить в химическом составе целлюлозной стенки клетки и как это сказывается на ее физических свойствах? Почему при опробковении стенок содержимое клеток отмирает?
24. Как осуществляется связь между клетками? Какова структура плазмодесмы?
25. Какова разница в структуре между порой и перфорацией? Чем отличаются простые поры от окаймленных?
26. В чем отличия между клетками растений и животных?

Глава 2. ГИСТОЛОГИЯ (учение о тканях)

Переход растений от сравнительно однообразных условий жизни в водной среде к наземным сопровождался интенсивным процессом расчленения однородного вегетативного тела на органы — стебель, листья и корень. Эти органы состоят из разнообразных по структуре клеток, которые размещены не беспорядочно, а составляют легко различимые группы. Группы однородных по структуре клеток, выполняющие одинаковую функцию и имеющие общее происхождение, называют *тканями*. Часто несколько тканей, имеющих одинаковое происхождение, образуют комплекс, функционирующий как единое целое.

Основоположники науки о тканях — итальянский ученый М. Мальпиги и английский — Н. Грю (1671).

Выделяют шесть основных групп тканей: меристематические (образовательные), покровные, основные, механические, проводящие и выделительные.

МЕРИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Растения в отличие от животных растут и образуют новые органы на протяжении всей жизни. Это обусловлено наличием меристематических тканей, которые локализованы в определенных местах растения.

Меристема состоит из плотно сомкнутых живых клеток. Полость такой клетки заполнена цитоплазмой, в центре располагается крупное ядро, больших вакуолей нет, клеточная стенка очень тонкая, первичная (рис. 31, В). Клетки меристемы обладают двумя основными свойствами: интенсивным делением и дифференциацией, то есть превращением в клетки других тканей.

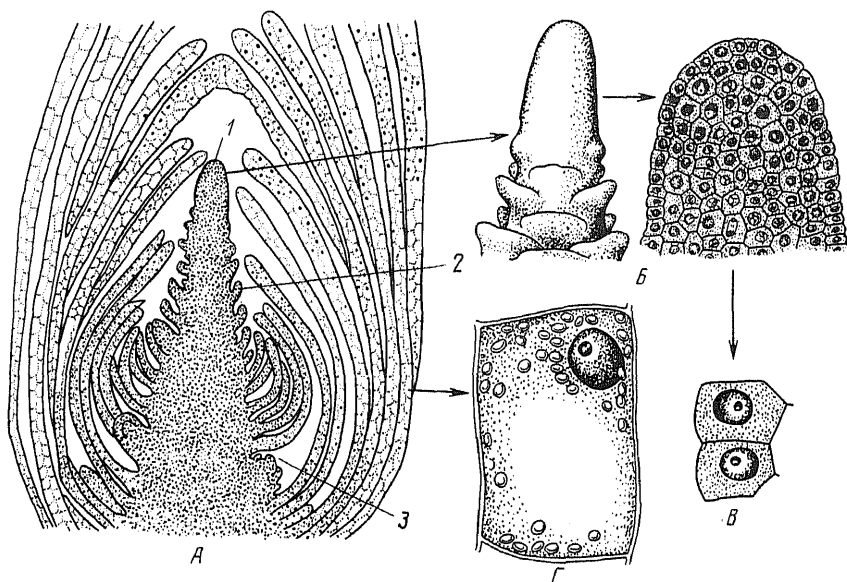


Рис. 31. Верхушечная почка побега элодеи:

А — продольный разрез, Б — апекс (внешний вид и разрез), В — клетки первичной меристемы, Г — клетка из сформировавшегося листа; 1 — апекс, 2 — зачаток листа, 3 — бугорок пазушной почки.

Первичная и вторичная меристема. Первичная меристема возникает в самом начале развития организма. Оплодотворенная яйцеклетка делится и образует зародыш, который состоит из первичной меристемы, вторичная возникает, как правило, позднее из первичной или из уже дифференцированных тканей. Из первичной меристемы образуются первичные ткани, из вторичной — вторичные.

По месту расположения различают четыре группы меристем.

Верхушечная (апикальная) меристема. Находится на верхушках главных и боковых осей стебля и корня (см. рис. 31, А). Она определяет главным образом рост органов в длину. По происхождению она первичная. На верхушке стебля расположена небольшая группа паренхимных клеток (реже — одна клетка), которые довольно быстро делятся. Это *инициальные* клетки. Ниже лежат *производные инициальных* клеток, деление которых происходит реже. А еще ниже в меристеме обособливаются три группы клеток, из которых дифференцируются ткани первичного тела: *протодерма* — поверхностный слой клеток, дающий начало покровной ткани; *прокамбий* — удлиненные клетки меристемы с заостренными концами, расположенные вдоль вертикальной оси группами (тяжами), из них образуются проводящие и механические ткани и вторичная меристема (*камбий*); *основная меристема*, дающая начало основным тканям.

Рис. 32. Расположение вставочных меристем в стебле ржи (А) и узел в продольном разрезе (Б) (схема):

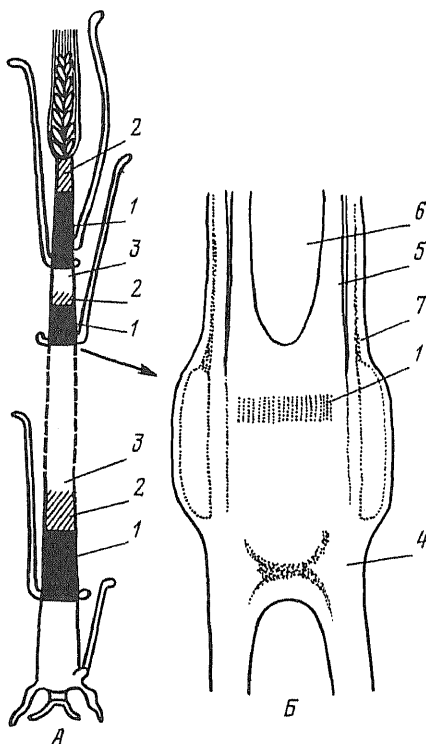
1 — зона деления клеток, 2 — зона дифференциации клеток, 3 — сформированные ткани, 4 — основание узла, 5 — междоузлие, 6 — полость, 7 — влагалище листа.

Верхушечная меристема корня имеет немного другое строение. На верхушке располагаются инициальные клетки, дающие начало трем слоям: *дерматогену*, дифференцирующемуся в эпидерму; *периблеме*, дающей начало тканям первичной коры; *плероме*, дифференцирующейся в ткани центрального цилиндра (см. рис. 59, 61).

Боковая (латеральная) меристема. Располагается цилиндром вдоль осевых органов параллельно их поверхности. Обычно она вторичная. Обуславливает разрастание органов в толщину. Чаще ее называют *камбием* (см. рис. 70, 74).

Вставочная (интеркалярная) меристема. Закладывается у основания междоузлий побегов (рис. 32), листьев, цветоножек и других органов. Это первичная или вторичная меристема, она определяет рост органов в длину.

Раневая (травматическая) меристема. Возникает на любом участке тела растения, где нанесена травма. По происхождению она вторичная.



ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ

Главное назначение покровных тканей — предохранение растения от высыхания и других неблагоприятных воздействий внешней среды. В зависимости от происхождения различают три группы покровных тканей: эпидерму, пробку, корку.

Эпидерма. Первичная покровная ткань, которая образуется из протодермы, покрывает листья и молодые стебли. Чаще всего эпидерма состоит из одного ряда живых, плотно сомкнутых клеток. Хлоропластов в них мало, и они фотосинтетически малоактивны. Стенки клеток обычно извилистые, благодаря чему достигается прочное соединение их между собой. Толщина стенок неодинакова: наружные, граничащие с внешней средой, более

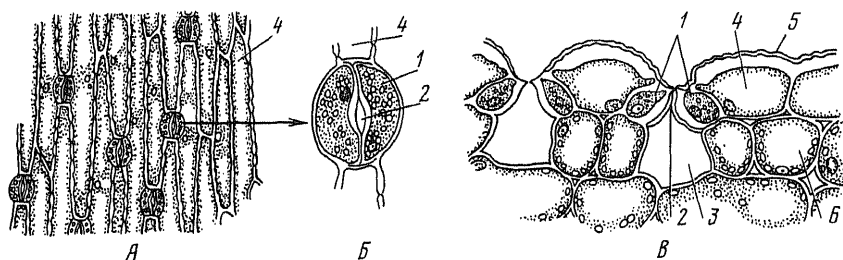


Рис. 33. Эпидерма листа ириса:

А — вид с поверхности, Б — устьичный аппарат, В — поперечный разрез; 1 — замыкающие клетки, 2 — устьичная щель, 3 — воздушная полость, 4 — клетки эпидермы, 5 — кутикула, 6 — клетки мезофилла.

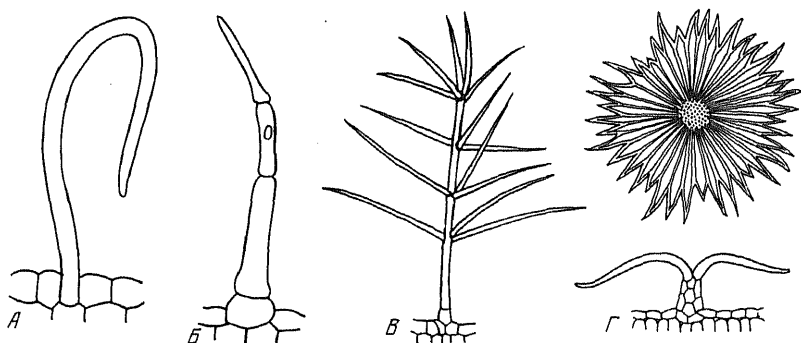


Рис. 34. Волоски:

А — одноклеточный (яблоня), Б — многоклеточный (табак), В — ветвистый (коровяк), Г — звездчатый (лох).

толстые, чем остальные, и покрыты слоем *кутикулы* (рис. 33, В). Защитная функция эпидермы усиливается выростами ее клеток (*трихомами*) — *волосками* разнообразного строения (рис. 34), *чешуйками* и др.

В эпидерме имеются особые образования для газообмена и транспирации* — *устьичные аппараты*, состоящие из двух *замыкающих* клеток и межклетника между ними, называемого *устьичной щелью*. Замыкающие клетки содержат хлоропласты. Стенка их со стороны клеток эпидермы гораздо тоньше, чем со стороны щели (см. рис. 33, Б, В). Клетки эпидермы, примыкающие к замыкающим клеткам, часто имеют иную форму, чем остальные. Такие клетки называют *побочными*. Устьичные аппараты у наземных растений расположены преимущественно на нижней стороне листовой пластинки, а у плавающих листьев водяных растений — только на верхней стороне.

* Физиологический процесс испарения воды растением.

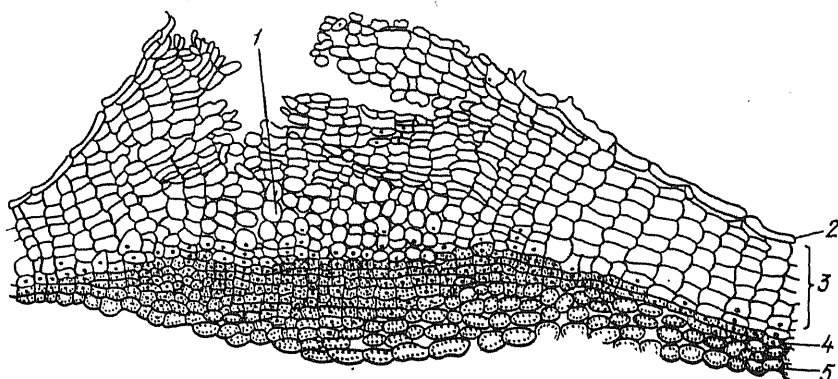


Рис. 35. Перидерма стебля бузины:

1 — выполняющая ткань чечевички, 2 — остатки эпидермы, 3 — пробка (феллема), 4 — пробковый камбий (феллоген), 5 — феллодерма.

Пробка. Клетки эпидермы вследствие роста стебля в толщину деформируются и отмирают. К этому времени появляется вторичная покровная ткань — *пробка*. Ее образование связано с деятельностью вторичной меристемы — *пробкового камбия (феллогена)*, возникающего из субэпидермальных или глубже лежащих клеток, а иногда из клеток эпидермы. Клетки пробкового камбия делятся тангенциально (перегородками, параллельными поверхности стебля) и дифференцируются в радиальном направлении в пробку (*феллему*), а в центробежном — в слой живых паренхимных клеток (*феллодерму*). Комплекс, состоящий из трех тканей: феллогена, феллемы и феллодермы, называют *перидермой* (рис. 35). Защитную функцию выполняет только пробка. Она состоит из правильных радиальных рядов плотно сомкнутых клеток, на стенках которых откладывается суберин. В результате опробковения стенок содержи-

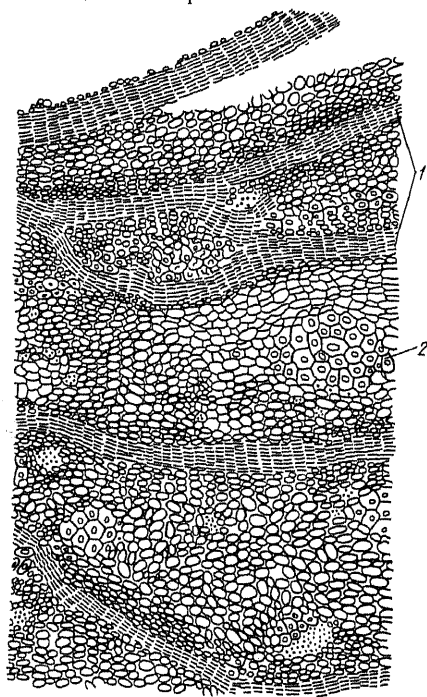


Рис. 36. Кора дуба:

1 — слои пробки, 2 — слои отмерших тканей коры.

мое клеток отмирает. Для транспирации и газообмена в пробке имеются особые образования — *чечевички*, заполненные округлыми клетками, между которыми имеются большие межклетники. Заполняющая чечевичку ткань образуется еще до появления сплошного слоя пробкового камбия в результате деления паренхимных клеток, лежащих под устьичным аппаратом.

Корка (ритидом) образуется у деревьев и кустарников на смену пробке, которая под напором разрастающегося в толщину стебля через 2—3 года разрывается. В более глуболежащих тканях коры закладываются новые участки пробкового камбия, дающие начало новым слоям пробки (рис. 36). Поэтому наружные ткани изолируются от центральной части стебля, деформируются и отмирают. На поверхности стебля образуется комплекс мертвых тканей, состоящий из нескольких слоев пробки и отмерших участков коры. Наружные слои корки постепенно разрушаются.

ОСНОВНЫЕ ТКАНИ

Под этим названием объединяют ткани, составляющие основную массу различных органов растения. Их называют также выполняющими, основной паренхимой или просто паренхимой. Основная ткань состоит из живых паренхимных клеток с тонкими стенками. Между клетками имеются межклетники. Паренхимные клетки выполняют разнообразные функции: фотосинтез, хранение запасных продуктов, поглощение веществ и др. Выделяют следующие основные ткани.

Ассимиляционная, или хлорофиллоносная, паренхима (хлоренхима) расположена в листьях и коре молодых стеблей (см. рис. 89). Клетки ассимиляционной паренхимы содержат хлоропласты и осуществляют фотосинтез.

Запасающая паренхима находится преимущественно в сердцевине стебля и коре корня, а также в органах размножения — семенах, плодах, луковицах, клубнях и др. (см. рис. 24). К запасающей ткани можно отнести также водозапасающую ткань растений засушливых местообитаний (кактусов, алоэ и др.).

Поглощающая паренхима наиболее типично представлена во всасывающей зоне корня слоем клеток с корневыми волосками (эпиблема, см. рис. 60).

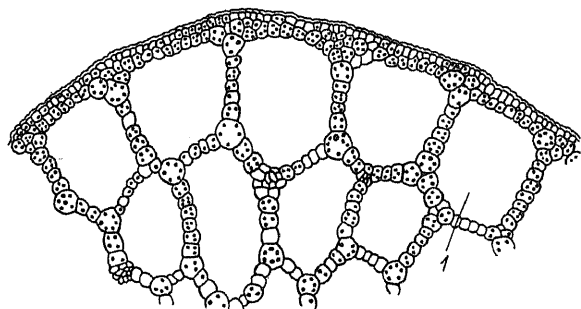


Рис. 37. Аэренхима стебля рдеста:

1 — межклетник.

Аэренхима особенно хорошо выражена в подводных органах растений, в воздушных и дыхательных корнях (рис. 37). Она имеет крупные межклетники, соединенные между собой в одну вентиляционную сеть.

МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Механические ткани в совокупности составляют остов, поддерживающий все органы растения, противодействуя их излому или разрыву. Эти ткани состоят из клеток с толстыми стенками, часто (но не всегда) одревесневающими. Во многих случаях это мертвые клетки. По форме они представляют значительное разнообразие. В осевых органах это в основном прозенхимные клетки, в листьях и плодах — паренхимные.

В зависимости от формы клеток, химического состава клеточных стенок и способа их утолщения механические ткани подразделяют на три группы: колленхима, склеренхима, склеренхимы.

Колленхима состоит из живых, обычно паренхимных клеток с неравномерно утолщенными целлюлозными стенками. Если утолщения расположены в углах, то такую колленхиму называют *угловой* (рис. 38). Если утолщаются две противоположные стенки, а две другие остаются тонкими, колленхиму называют *пластинчатой* (рис. 39). Стенки клеток колленхимы способны растягиваться, так как имеют тонкие участки, поэтому она служит опорой молодых растущих органов. Колленхима чаще встречается у двудольных растений.

Склеренхима состоит из прозенхимных клеток с равномерно утолщенными стенками. Только молодые клетки живые. По мере

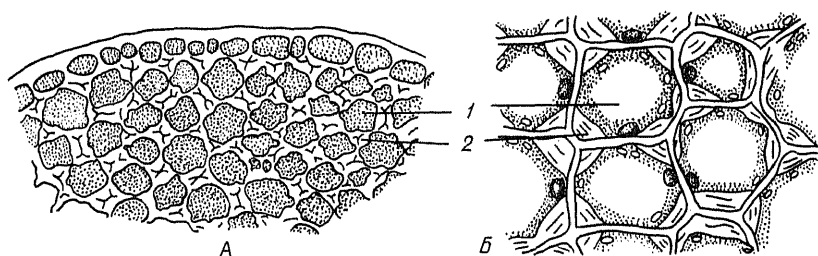


Рис. 38. Угловая колленхима черешка листа свеклы:

А — при малом увеличении, Б — при большом увеличении; 1 — полость клетки, 2 — утолщенная стенка.

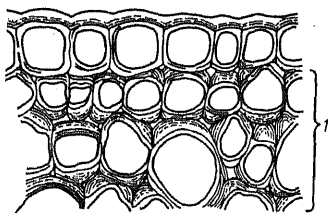


Рис. 39. Пластинчатая колленхима стебля осота (1).

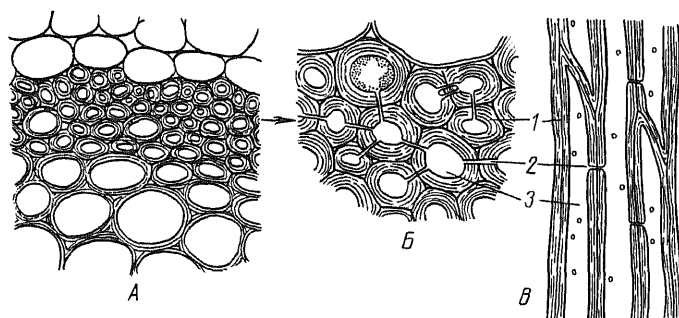


Рис. 40. Древесинные волокна стебля герани:

А, Б — поперечный разрез (А — при малом увеличении, Б — при большом), В — продольный разрез; 1 — стенка клетки, 2 — простая пора, 3 — полость клетки.

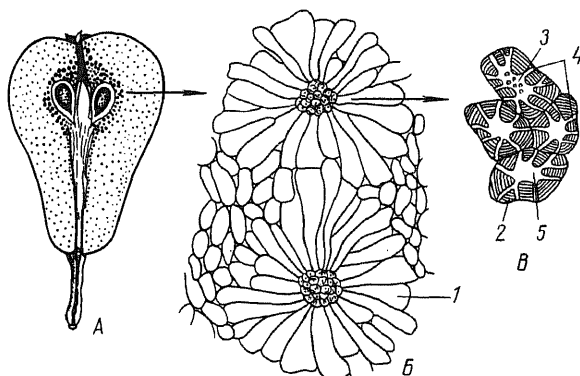


Рис. 41. Склерейды плода груши:

А — плод груши (продольный разрез), Б — группы склерейд среди клеток паренхимы, В — склерейды; 1 — клетки паренхимы, 2 — стенка клетки, 3 — простая пора в плане, 4 — простая пора в разрезе, 5 — полость клетки.

старения содержимое их отмирает. Это широко распространенная механическая ткань вегетативных органов наземных растений. По химическому составу стенки клетки различают два вида склеренхимы: *лубяные волокна* — стенка целлюлозная или слегка одревесневающая (см. рис. 75), *древесинные волокна* (либриформ) — стенка всегда одревесневающая (рис. 40).

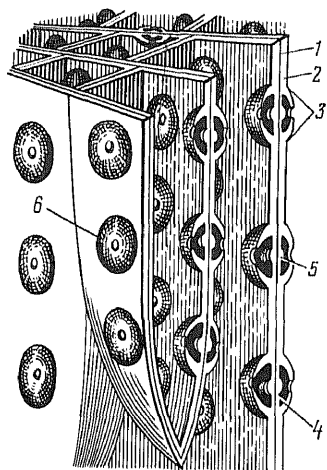
Склерейды. Это мертвые паренхимные клетки с равномерно толстыми одревесневающими стенками (рис. 41). Они обычно бывают в плодах (*каменистые клетки*), листьях (*опорные клетки*) и других органах.

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ

Растение имеет два полюса питания: листья, осуществляющие воздушное питание, и корни, обеспечивающие почвенное питание. В соответствии с этим существуют два основных пути для транзита питательных веществ: путь, по которому вода и минеральные соли поднимаются от корня по стеблю к листьям, и путь, по кото-

Рис. 42. Трахеиды сосны (схема):

1 — первичная стенка, 2 — вторичная стенка, 3 — окаймленная пора (вид сбоку), 4 — замыкающая пленка, 5 — торус, 6 — окаймленная пора (вид сверху).



рому органические вещества из листьев направляются во все остальные органы растений, где они потребляются или откладываются в запас.

Сосуды (трахеи) и трахеиды — проводящие ткани, по которым осуществляется передвижение воды и минеральных солей. *Сосуды (трахеи)* — трубки, состоящие из члеников. Они дифференцируются из вертикального ряда клеток прокамбия или камбия, у которых утолщаются и одревесневают боковые стенки, отмирает содержимое, а в поперечных стенках образуются одна или несколько перфораций. Средняя длина сосудов 10 см.

Трахеиды, как и сосуды; — мертвые образования, но в отличие от последних это не трубки, а прозенхимные клетки, в стенках которых имеются окаймленные поры (рис. 42). Длина трахеид в среднем 1—10 мм.

В зависимости от формы утолщений стенки сосуды и трахеиды бывают кольчатые, спиральные, сетчатые и др. (рис. 43). *Кольчатые* и *спиральные* сосуды имеют небольшой диаметр. Они свойственны молодым органам, так как стенки их имеют не одревесневающие участки и способны растягиваться. *Сетчатые* и *пористые* сосуды гораздо большего диаметра, стенки их полностью одревес-

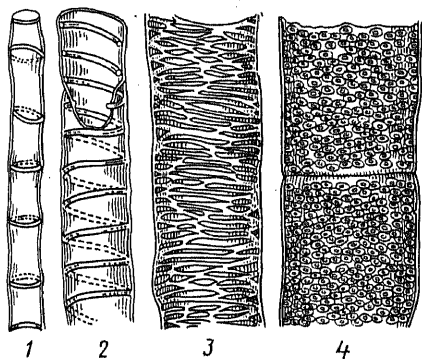


Рис. 43. Сосуды стебля тыквы:

1 — кольчатый, 2 — спиральный, 3 — сетчатый, 4 — пористый.

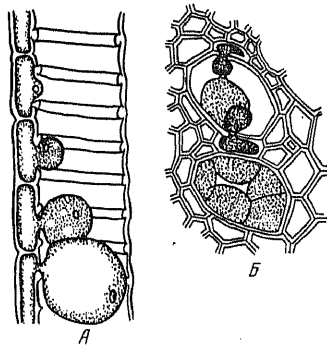


Рис. 44. Сосуд с тиллами:

А — продольный разрез, Б — поперечный разрез.

невают. Они обычно образуются позднее кольчатых и спиральных сосудов из камбия. Сосуды и трахеиды выполняют также и механическую функцию, придавая прочность растению. Они функционируют несколько лет, пока не происходит их закупорка окружающими живыми клетками паренхимы. Выросты последних, проникающие через поры в полость сосуда, называют *тиллами* (рис. 44).

Ситовидные трубки — проводящая ткань, по которой осуществляется передвижение органических веществ, синтезируемых в листьях. Это вертикальный ряд живых клеток (члеников), у которых поперечные стенки пронизаны перфорациями (*ситовидные пластинки*). Стенка члена ситовидной трубки целлюлозная, ядро разрушается, большинство органелл цитоплазмы деградирует. В протопласте возникают фибриллярные структуры белковой природы (*флоэмный белок*). Рядом с члеником ситовидной трубки обычно расположены одна или несколько так называемых *сопровождающих клеток* (*клеток-спутниц*), имеющих ядро (рис. 45). Наличие большого числа митохондрий в сопровождающих клетках дает основание считать, что они снабжают энергией процесс передвижения органических веществ по ситовидным трубкам.

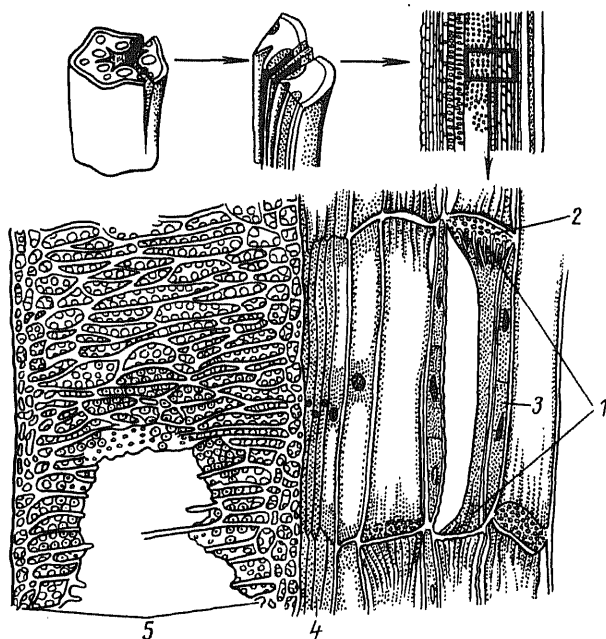


Рис. 45. Часть проводящего пучка стебля тыквы в продольном разрезе:

1 — членик ситовидной трубки, 2 — ситовидная пластинка, 3 — сопровождающая клетка, 4 — камбий, 5 — сетчатопористый сосуд.

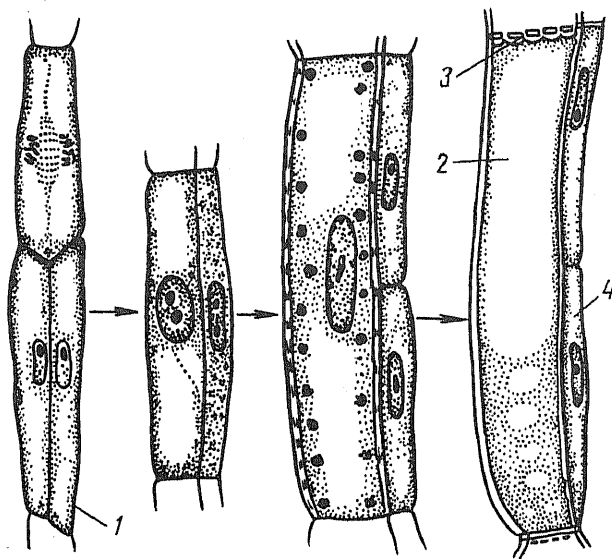


Рис. 46. Дифференциация членника ситовидной трубки из клетки камбия:

1 — клетки камбия, 2 — членник ситовидной трубки, 3 — ситовидная пластинка, 4 — сопровождающая клетка.

Членник ситовидной трубки и прилегающая к нему сопровождающая клетка образуются из одной клетки меристемы вследствие деления ее вертикальной перегородкой (рис. 46). Некоторые растения, например хвойные, не имеют сопровождающих клеток. Ситовидные трубки функционируют чаще всего один год. Осенью ситовидные пластинки становятся непроницаемыми для пластических веществ из-за закупоривания перфораций полисахаридом, близким к целлюлозе, — каллозой.

По структуре проводящих тканей можно судить об эволюционном уровне растения. Трахеиды — это более примитивные образования, чем сосуды. Среди сосудов более примитивными будут те, у которых концы членников скошены и имеют несколько перфораций. Одна большая перфорация — прогрессивный признак. Ситовидные трубки с косо поставленными пластинками, имеющими много ситовидных полей, считают примитивными, а с горизонтальными ситовидными пластинками и небольшим числом ситовидных полей — прогрессивными.

ПРОВОДЯЩИЕ ПУЧКИ

Сосуды, трахеиды и ситовидные трубки расположены в растениях, как правило, не беспорядочно, а собраны в особые комплексные группы — проводящие пучки. Различают четыре типа пучков.

Простые пучки по своей структуре наиболее примитивные. Они состоят из однородных элементов — только из трахеид или только из ситовидных трубок.

Общие пучки состоят из сосудов, трахеид и ситовидных трубок.

Сложные пучки имеют, кроме проводящих, еще паренхимную ткань.

Сосудисто-волокнистые пучки состоят из элементов сложного проводящего пучка, окруженных механической тканью. Эти пучки отличаются особой прочностью.

В пучках различают две части: ксилему и флоэму.

Ксилема (древесина) состоит из сосудов и трахеид, древесинной паренхимы и (не всегда) древесинных волокон (либриформа). По ксилеме передвигаются вода и минеральные вещества.

Флоэма (луб) состоит из ситовидных трубок и сопровождающих клеток, лубяной паренхимы и (также не всегда) лубяных волокон. По флоэме передвигаются органические вещества.

Если между флоэмой и ксилемой имеется камбий, то такие пучки называют *открытыми*. Благодаря деятельности камбия образуются новые элементы ксилемы и флоэмы, поэтому пучок со временем разрастается. Открытые пучки свойственны двудольным и голосеменным. В *закрытых* пучках между флоэмой и ксилемой камбия нет, поэтому разрастания не происходит. Закрытые пучки имеют однодольные и, как исключение, некоторые двудольные, у которых камбий очень рано перестает функционировать (например, у видов рода лютик).

Пучки классифицируют по взаимному расположению флоэмы и ксилемы (рис. 47).

Коллатеральный — флоэма и ксилема располагаются бок о бок, причем флоэма обращена к периферии органа, а ксилема — к центру (рис. 48, А).

Биколлатеральный — флоэма прилегает к ксилеме с обеих сторон, наружный участок флоэмы больше, чем внутренний; свойствен тыквенным (рис. 48, Б).

Концентрический бывает двух видов: ксилема окружает флоэму (в основном у однодольных; рис. 49, А); флоэма окружает ксилему (у папоротников; рис. 49, Б).

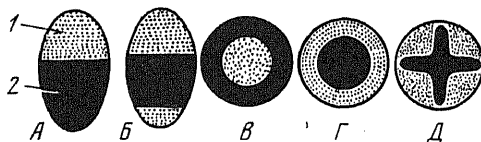


Рис. 47. Проводящие пучки (схема поперечных разрезов):

А — коллатеральный, Б — биколлатеральный, В, Г — концентрические (В — с наружной ксилемой, Г — с наружной флоэмой), Д — радиальный; 1 — флоэма, 2 — ксилема.

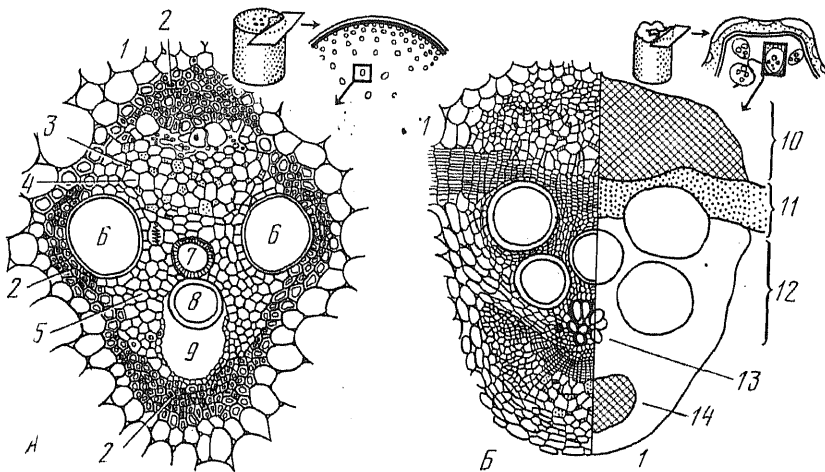


Рис. 48. Сосудисто-волокнистые пучки в поперечном разрезе:

А — коллатеральный закрытый стебля кукурузы, Б — биколлатеральный открытый стебля тыквы (слева — детальный рисунок, справа — схематичный); 1 — тонкостенная основная паренхима стебля, 2 — склеренхима, 3 — сопровождающая клетка, 4 — ситовидная трубка, 5 — древесинная паренхима, 6 — сетчатые сосуды, 7 — кольчато-спиральный сосуд, 8 — кольчатый сосуд, 9 — полость, 10 — наружная флоэма, 11 — камбий, 12 — вторичная ксилема, 13 — первичная ксилема, 14 — внутренняя флоэма.

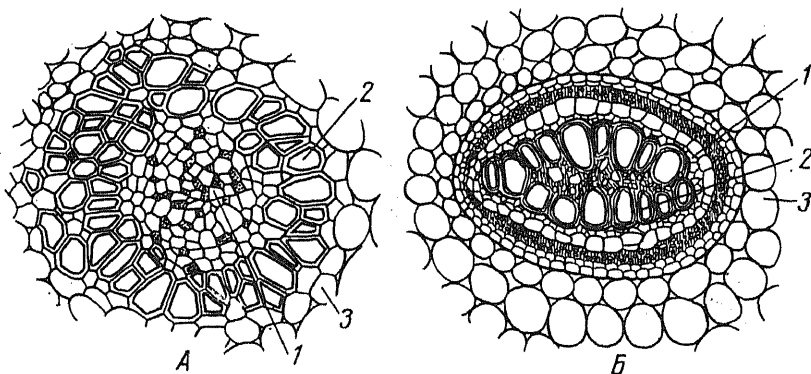


Рис. 49. Концентрические проводящие пучки:

А — с наружной ксилемой в корневище ландыша, Б — с наружной флоэмой в корневище папоротника-орляка; 1 — флоэма, 2 — ксилема, 3 — основная паренхима стебля.

Радиальный — ксилема расположена в центре, образует к периферии радиальные выступы, чередующиеся с участками флоэмы, бывает только в корнях при первичном строении (см. рис. 61). По числу выступов ксилемы различают радиальные пучки *диархные* (2 выступа), *триархные* (3 выступа), *тетрархные* (4 выступа) и *полиархные* (более 4 выступов).

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Растения не имеют специализированных органов выделения, но все же экскреторные вещества у них так или иначе удаляются из организма или накапливаются в особыхместилищах. Поэтому выделительные ткани можно разделить на две группы: *внутренней* и *внешней* секреции. К первым относят млечники, одиночные выделительные клетки, схизогенные и лизигенныеместилища. Продукты внутренней секреции — дубильные вещества, смолы, эфирные масла и др. Ко вторым относят железистые волоски и железки, расположенные на поверхности органов. Продукты внешней секреции — эфирные масла, нектар, вода и др.

Млечники — это живые клетки с цитоплазмой, множеством ядер и вакуолюю, заполненной *млечным соком (латексом)*. Стенка их состоит из целлюлозы. Различают два вида млечников: членистые и нечленистые. *Членистые* млечники образуются так же, как и сосуды, в результате разрушения поперечных стенок у вертикального ряда клеток (рис. 50, А), *нечленистые* возникают в результате разрастания специальных клеток зародыша. Это гигантские цилиндрические или разветвленные клетки (рис. 50, Б). Млечники располагаются только во флоэме, или пронизывают весь орган (стебель, корень, лист). Они выполняют не только выделительную, но также проводящую и запасающую функции. Проводящая функция осуществляется тогда, когда млечники соеди-

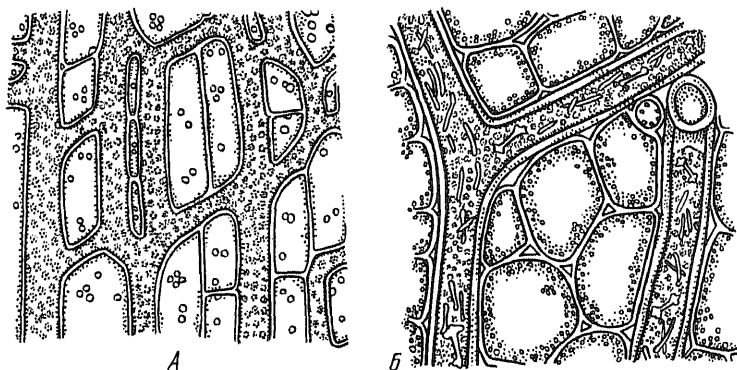


Рис. 50. Млечники в продольном разрезе:

А — членистый с анастомозами в корне лопуха, Б — нечленистый в стебле молочая.

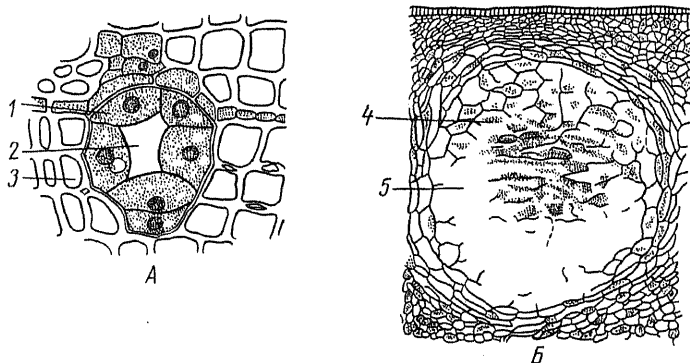


Рис. 51. Выделительные ткани:

А — схизогенный смоляной ход в древесине сосны, Б — лизигенное эфирноносное вместилище в околоплоднике мандарина; 1 — эпителиальные клетки, 2 — межклетник, 3 — трахеиды, 4 — разрушающиеся клетки, 5 — полость.

няют места синтеза органических веществ, например листья, с местами их потребления. О выделительной и запасающей функциях млечников можно судить по составу латекса. У разных растений состав латекса очень разнообразен. Из экскреторных веществ он часто содержит каучук, таниды, алкалоиды, смолы и др., из запасных — крахмал, сахара, белки, масло и др. Иногда в латексе имеются ферменты. Цвет латекса белый или оранжево-красный. Млечники присущи лишь некоторым группам растений, например сложноцветным, маковым, молочайным и др.

Выделительные клетки рассеяны среди клеток других тканей. По мере накопления экскрета протопласт их отмирает, а на стенку клетки изнутри откладывается суберин, изолирующий ядовитые вещества от окружающих клеток. Выделительные клетки имеются в листьях чая, лавра, в корневищах бадана и др.

Схизогенные и лизигенные вместилища служат для накопления и длительного хранения многих конечных продуктов жизнедеятельности, выключенных из обмена веществ. Они имеют округлую или каналовидную форму и различную величину.

Схизогенные вместилища формируются из межклетников, возникающих в результате раздвигания клеток. Прилегающие к вместилищу живые клетки становятся *эпителиальными* и выделяют в полость вместилища экскреторные вещества (рис. 51, А). Схизогенные вместилища бывают у весьма разнообразных групп растений, но особенно характерны для голосеменных, у которых в смоляных каналах накапливается *бальзам* — раствор смол в эфирных маслах.

Лизигенные вместилища образуются в результате растворения группы клеток, заполненных экскреторными веществами (рис. 51, Б). Они характерны для цитрусовых.

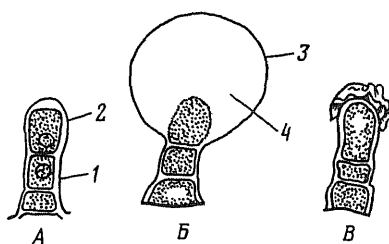


Рис. 52. Железистые волоски эпидермы листа герани:

А — до образования капли эфирного масла, Б — капля эфирного масла приподняла кутикулу, В — кутикула лопнула и капля вытекла; 1 — ножка, 2 — головка, 3 — кутикула, 4 — эфирное масло.

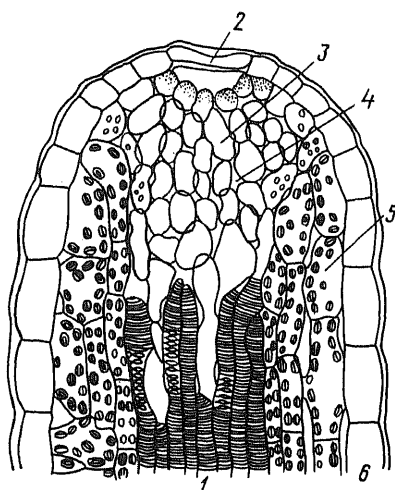


Рис. 53. Гидатода на зубчике листа первоцвета китайского (продольный разрез):

1 — трахеиды, 2 — одна из двух замыкающих клеток гидатоды, 3 — паренхима, 4 — межклетник, 5 — клетка с хлоропластами, 6 — эпидерма.

Железистые волоски образуются из клеток эпидермы. В них накапливаются и выводятся из тела растения во внешнюю среду разнообразные экскреторные вещества в газообразном, жидком и твердом виде (рис. 52). По строению они очень разнообразны, но сохраняют постоянство структуры для каждой группы растений.

Нектарии — желёзки, выделяющие на поверхность органа раствор углеводов. Сахаристые выделения нектариев цветка привлекают насекомых-опылителей.

Гидатоды — это желёзки, выделяющие наружу через устьичные аппараты воду. Замыкающие клетки таких аппаратов лишены подвижности, устьичные щели постоянно открыты. Они сосредоточены по краю листа, преимущественно на верхушках зубчиков (рис. 53).

В таблице 2 приведена классификация тканей.

2. Классификация тканей

Название ткани	Название подгруппы	Место расположения
Меристематическая	Верхушечная (первичная)	Верхушки стебля и корня
	Боковая (вторичная)	Цилиндром вдоль осевых органов
	Вставочная (первичная и вторичная)	У оснований междоузлий, листьев и др.
	Раневая (вторичная)	В местах повреждения органов

Название ткани	Название подгруппы	Место расположения
Покровная	Эпидерма (первичная)	На поверхности листьев, молодых стеблей, плодов и др.
	Пробка (вторичная)	На поверхности многолетней части стебля, корня
	Корка (третичная)	На поверхности старых частей стебля, корня
Основная	Ассимиляционная	В листьях, молодых стеблях
	Запасающая	В стеблях, корнях и их видоизменениях, в семенах и плодах
	Поглощающая	Во всасывающей зоне корней, в семядолях
Механическая	Аэренхима	В подводных органах, воздушных и дыхательных корнях и др.
	Колленхима: угольковая, пластинчатая	В молодых осевых органах, листьях
	Склеренхима: лубяные волокна, древесинные волокна	В осевых органах
Проводящая	Склеренхиды: каменные клетки, опорные клетки	В плодах, листьях и др.
	Трахеиды	В ксилеме
	Сосуды	» »
Выделительная	Ситовидные трубки	Во флоэме
	Внутренней секреции: млечники, выделительные клетки, вместилища сизогенные и лизигенные	Внутри органов
	Внешней секреции: железистые волоски, нектарии, гидатоды	На поверхности органов

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое ткань? Какие различают группы тканей?
2. Каковы характерные признаки меристематической ткани? Какой тип деления характерен для клеток меристемы? Какие различия в структуре между клеткой меристемы и дифференцированной клеткой листа?
3. В чем отличие первичной меристемы от вторичной? Что такое прокамбий?
4. Какая меристема обуславливает нарастание органа в длину и какая — в толщину? Какова структура верхушечной меристемы стебля и корня? Что такое камбий? Каким образом происходит зарастание ран на органах растения?
5. Почему эпидерму называют первичной покровной тканью? Какие органы растения покрыты эпидермой? Каковы особенности структуры клеток эпидермы?
6. Из каких компонентов состоит устьичный аппарат? Какова его функция? В чем особенность структуры замыкающих клеток?
7. Какие образования усиливают защитную роль эпидермы?
8. В состав какого комплекса входит пробка? Какова ее структура?
9. Как образуется и из каких элементов состоит корка?
10. Из каких клеток состоит основная ткань? Каковы функции основных тканей?

11. Какова функция механической ткани? Каковы характерные особенности структуры клеток механической ткани в зависимости от их функций?
12. Почему колленхима свойственна молодым растущим органам растения?
13. В чем отличие клеток склеренхимы от клеток колленхимы? В чем отличие древесинных волокон от лубяных?
14. Каковы особенности структуры склеренд?
15. По каким проводящим тканям осуществляется передвижение органических веществ и по каким — минеральных?
16. В чем сходство образования ситовидных трубок и сосудов? В чем принципиальное отличие ситовидных трубок от сосудов?
17. В чем отличие сосудов от трахейд? Почему кольчатые и спиральные сосуды свойственны молодым растущим органам растений, а пористые, сетчато-пористые, лестничные — более старым?
18. Как долго функционируют ситовидные трубки и сосуды и с чем связано прекращение их деятельности?
19. Какие членики сосудов и ситовидных трубок более примитивные?
20. Из каких элементов состоят флоэма и ксилема?
21. В чем принципиальное различие между открытым и закрытым проводящими пучками? Как классифицируют пучки по расположению флоэмы и ксилемы?
22. Какие пучки характерны для стебля однодольного и двудольного растений и для корня?
23. Каковы функции млечников? Что такое латекс? В чем отличие членистых млечников от нечленистых?
24. Какие из выделительных тканей называют тканями внутренней секреции, а какие — внешней?
25. В чем отличие схизогенных вместилищ от лизигенных?

Глава 3. ОРГАНОГРАФИЯ

Органы высших растений подразделяют на вегетативные и репродуктивные. *Вегетативные* органы составляют тело растения и выполняют основные функции его жизнедеятельности, включая вегетативное размножение. К ним относят корень, стебель и лист. Стебель с листьями и почками называют побегом. *Репродуктивные (генеративные)* органы предназначены для полового или бесполоро размножения. У покрытосеменных к ним относят цветок и его производные — семя и плод.

Органам растений свойственны некоторые общие закономерности.

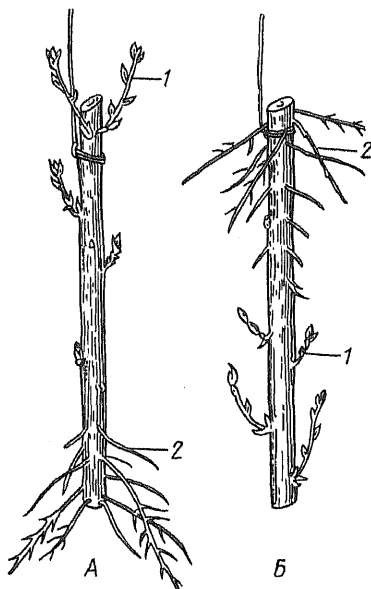
Симметрия. Орган *моносимметричен*, если через него можно провести лишь одну плоскость симметрии (например, лист), *полисимметричен*, если через него можно провести более одной плоскости симметрии (например, стебель, корень).

Пolarity. Вегетативный орган (или его часть) имеет два полюса: *терминальный* (верхний) и *базальный* (нижний). В терминальной части образуются только побеги, а в базальной — только корни (рис. 54).

Геотропизм. Это способность органов растения ориентироваться в пространстве определенным образом. В каком бы положении ни лежало семя в почве, корень всегда растет вниз под действием земного притяжения (*положительный геотропизм*), а стебель — вверх (*отрицательный геотропизм*). Осевые органы — стебель и

Рис. 54. Полярность черенков ивы:

А — черенок подвешен морфологически верхним концом вверх, Б — черенок подвешен морфологически верхним концом вниз; 1 — побеги, 2 — придаточные корни.



корень — располагаются вертикально к поверхности земли (*ортотропные органы*), а листья — под углом (*плагиотропные органы*). Если взрослое растение каким-либо внешним воздействием будет выведено из правильно ориентированного положения, оно изгибает свои молодые части так, что они принимают прежнее положение в пространстве. Злаки способны приподнимать свои стебли после полегания почти целиком в связи с тем, что меристема у них находится в основаниях междоузлий.

Метаморфизированные (видоизмененные) органы — это такие, у которых под действием среды обитания или в зависимости от определенной функции произошли наследственно закрепленное усиление одной функции, сопровождающееся резким изменением формы, и потеря других. Метаморфизированные органы — это реальное выражение приспособительной эволюции. Их подразделяют на аналогичные и гомологичные. *Аналогичными* называют органы, имеющие одинаковое строение и функции, но различное происхождение (рис. 55). Например, колючка барба-

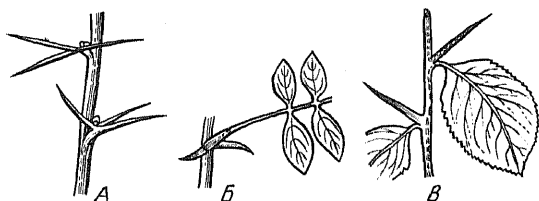
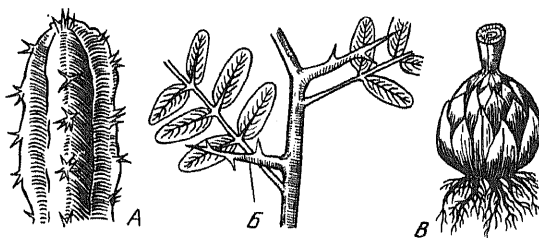


Рис. 55. Аналогичные органы — колючки:

А — листового происхождения у барбариса, Б — из прилистников у белой акации, В — стеблевого происхождения у боярышника.

Рис. 56. Гомологичные органы побегового происхождения:

А — побег кактуса, Б — колючка гледичии, В — луковица лилии.



риса листового происхождения и колючка боярышника побегового происхождения, усик гороха листового происхождения и усик винограда побегового происхождения. *Гомологичными* называют органы, имеющие одинаковое происхождение (рис. 56). По строению они могут быть похожими, например шипы шиповника и крыжовника (оба — выросты поверхностных тканей стебля), но чаще не имеют сходства, например луковица лука и клубень картофеля (оба побегового происхождения).

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

Основные вегетативные органы заложены уже в зародыше семени. С наступлением благоприятных условий температуры и влажности семена поглощают воду и при достаточном доступе воздуха прорастают. Первым трогается в рост корень, который прорывает спермодерму и внедряется в почву (рис. 57). Благодаря этому молодой проросток укрепляется в почве и поглощает воду с растворенными в ней солями. Вслед за корнем начинает расти побег. Вначале он изогнут и раздвигает почву своим изгибом, затем распрямляется и выносит на поверхность семядоли и почку. Семядоли зеленеют и некоторое время выполняют функцию листьев. Почка же продолжает расти вверх, образуя стебель и первые настоящие листья (*ювенильные*), которые имеют иную форму,

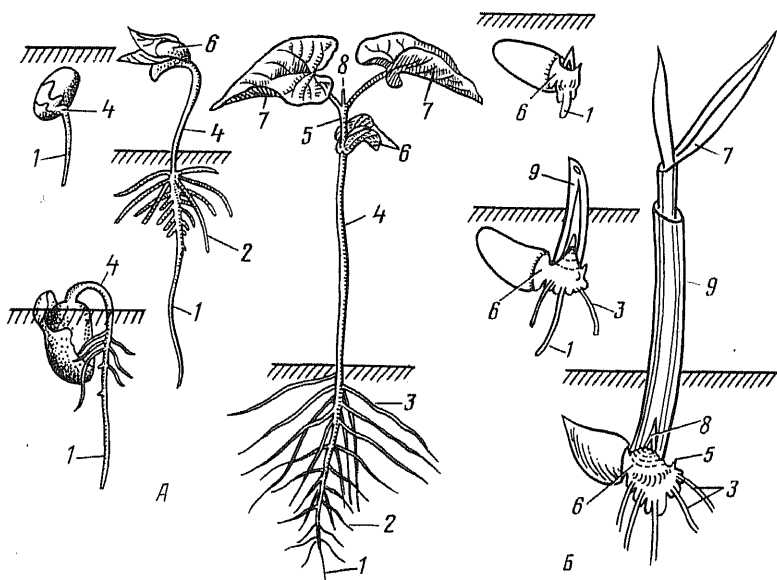


Рис. 57. Прорастание семени фасоли (А) и зерновки пшеницы (Б):

1 — главный корень, 2 — боковой корень, 3 — придаточный корень, 4 — гипокотиль, 5 — эпикотиль, 6 — семядоли, 7 — первые листья, 8 — почка, 9 — coleoptиль.

чем листья взрослого растения. Границу между корнем и стеблем называют *корневой шейкой*. Часть стебля между корневой шейкой и семядолями называют *гипокотилем* (*подсемядольным коленом*), а участок между семядолями и первым настоящим листом — *эпикотилем* (*надсемядольным коленом*).

У некоторых растений (например, у дуба) при прорастании стебель не изгибается и почву раздвигает защищенная толстыми чешуйками почка. Семядоли также не у всех растений выносятся на поверхность. Иногда гипокотиль настолько короткий, что весь остается в почве (у гороха, дуба).

У злаков наряду с главным корнем на базальной части стебля сразу же образуются придаточные корни. При прорастании единственная семядоля остается в семени и поглощает запасные продукты эндосперма. Через почву пробивается почка, защищенная зародышевым листом — *колеоптилем*. Первый настоящий лист выходит наружу через прорыв колеоптиля.

КОРЕНЬ

Корень в типичных случаях — осевой полисимметричный подземный орган, который неопределенно долго нарастает в длину верхушкой, защищенной чехликом, и никогда не образует листьев, ветвление и заложение почек происходят эндогенно (из внутренних тканей). Корень выполняет разные функции: поглощает воду, минеральные и органические вещества из почвы и проводит их в стебель, закрепляет растение в субстрате, синтезирует некоторые органические вещества, осуществляет связь с микроорганизмами почвы — грибами, бактериями; накапливает запасные продукты, служит для вегетативного размножения.

МАКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Разнообразие корней. В зависимости от происхождения различают главный корень, придаточные и боковые. *Главный* корень образуется только из зародышевого корешка. *Придаточные* корни берут начало от стебля и листа или их видоизменений. От главного и придаточного корней отходят *боковые* корни — оси второго и последующих порядков ветвления. По форме корни исключительно многообразны: *нитевидные*, *шнуровидные*, *конусовидные*, *веретеновидные*, *реповидные*, *клубневидные* и др.

По отношению к субстрату различают корни: *земляные*, *водяные*, *воздушные* и *гаустории* (присоски растений-паразитов).

Приведенная классификация не охватывает всего разнообразия корней. Так, выделяют *сокращающиеся* (*контрактивные*) корни, которые втягивают в почву основания побегов с почками возобновления, и *корневые мочки* — кратковременные нитевидные корни, образующиеся близко к поверхности почвы в связи с сезонным увлажнением или поливом.

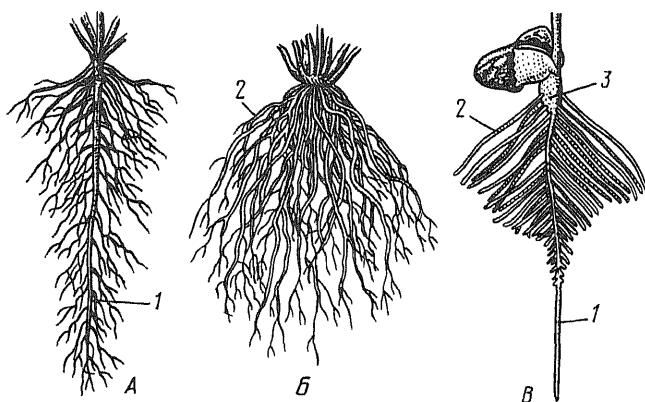


Рис. 58. Типы корневых систем:

А — главного корня, Б — придаточных корней, В — смешанная;
1 — главный корень, 2 — придаточные корни, 3 — гипокотиль.

Корневая система. Это совокупность всех корней растения, образующихся в результате их нарастания и ветвления. По происхождению корневые системы делят на три основных типа. Корневые системы: *главного корня*, образующаяся из корешка зародыша и состоящая из главного корня (ось первого порядка) и боковых корней разных порядков; *придаточных корней*, образующаяся из любой части стебля или листа; *смешанная*, состоящая из одновременно функционирующих систем главного корня и придаточных корней (рис. 58).

По форме корневые системы бывают *стержневые*, когда ось первого порядка преобладает над остальными по размеру (у бобовых); *мочковатые*, состоящие из многих одинаковых по размеру корней (у злаков); *ветвистые*, когда оси второго порядка по мощности едва уступают оси первого порядка (у деревьев), и др.

Размеры корневой системы зависят как от жизненной формы растений (дерево, кустарник, трава), так и от внешних условий. У водяных и болотных растений корневая система небольшая. Растения засушливых местообитаний, например степных или пустынных, имеют очень мощную корневую систему. Так, у пшеницы, произрастающей на богаре, подземная масса в 140 раз превышает надземную.

МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Главный, боковой и придаточные корни имеют довольно сходное строение.

Зоны корня. Корень по длине можно разделить на несколько зон, имеющих различное строение и функции. Выделяют зоны

деления клеток, растяжения клеток, всасывания (корневых волосков), проведения [ветвления (рис. 59)].

Зоны *деления* и *растяжения* клеток расположены на самом кончике. Это небольшой гладкий участок с корневым чехликом на верушке. *Корневой чехлик* состоит из тонкостенных клеток. Он предохраняет конус нарастания от повреждения о частицы почвы. Поверхностные клетки корневого чехлика отпадают, что облегчает продвижение корня. Чехлик покрывает зону деления клеток, состоящую из первичной меристемы. Выше деление клеток постепенно прекращается, клетки увеличиваются, вытягиваясь в длину, это зона растяжения клеток. Иногда эти две зоны объединяют в одну — зону *роста*.

Зона *всасывания* примыкает к зоне растяжения. Здесь на поверхности корня появляется множество бугорков, которые вытягиваются и превращаются в корневые волоски. Каждый *корневой волосок* представляет собой длинный (0,15—1 мм) вырост одной из поверхностных клеток. Стенка волоска тонкая, целлюлозная, ядро обычно находится в кончике его (рис. 60). Корневые волоски поглощают из почвы раствор минеральных веществ. Они функционируют 10—20 дней. В более старой части зоны они постоянно отмирают, а в молодой — постоянно образуются вновь. Поэтому зона всасывания перемещается и находится вблизи кончика корня. Длина ее обычно составляет несколько миллиметров. Одновременно с образованием корневых волосков происходит дифференциация внутренних тканей этой зоны.

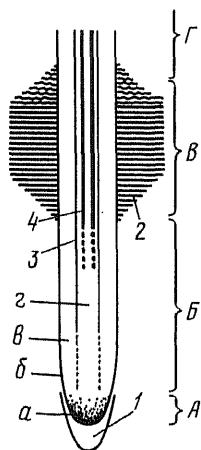


Рис. 59. Зоны корня (схема):

А — деления, Б — растяжения, В — всасывания, Г — проведения; 1 — корневой чехлик, 2 — корневой волосок; 3 — флоэма, 4 — ксилема; а — инициальные клетки, б — дерматоген, в — перилема, г — плерома.

Далее расположена зона *проведения*. Она тянется вплоть до корневой шейки и составляет большую часть корня. Здесь уже нет корневых волосков, на поверхности находится покровная ткань. На этом участке корень ветвится.

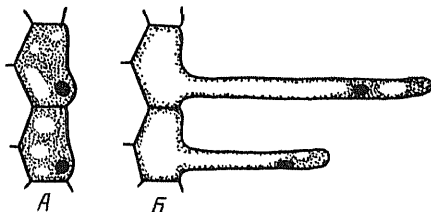


Рис. 60. Образование корневого волоска:

А — начальная фаза, Б — завершение формирования.

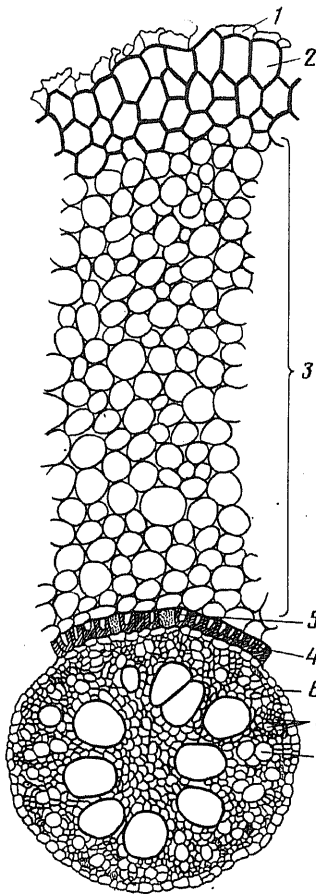


Рис. 61. Первичное строение корня ириса:

1 — остатки эпиблемы; 2 — экзодерма, 3 — основная паренхима, 4 — эндодерма, 5 — пропускная клетка эндодермы, 6 — перицикл, 7 — луч ксилемы, 8 — участок флоэмы (2—5 — первичная кора, 6—8 — центральный цилиндр).

Первичное строение. Дифференциация тканей корня происходит в зоне всасывания. По происхождению — это первичные ткани, так как они образуются из первичной меристемы зоны роста. Поэтому микроскопическое строение корня в зоне всасывания называют первичным. При первичном строении в корне различают *центральный цилиндр* и *первичную кору*, покрытую одним рядом клеток с корневыми волосками — *эпibleмой* (рис. 61).

Наружный слой *первичной коры* — *экзодерма* — состоит из плотно сомкнутых многоугольных или вытянутых клеток, стенки которых у однодольных впоследствии опробковывают и выполняют защитную функцию. За экзодермой расположена *основная паренхима*, составляющая основную массу первичной коры. Внутренний слой первичной коры — *эндодерма* — состоит обычно из одного ряда клеток, на антиклинальных стенках* которых образуются утолщения, опоясывающие клетку (*поясок Каспари*). Эти утолщения стенки и срединная пластинка пробковеют. Считают, что пояски Каспари блокируют передвижение поглощенного корневыми волосками почвенного раствора по стенкам клетки и он вынужден проходить через цитоплазму клеток эндодермы, обладающую избирательной проницаемостью. У однодольных растений утолщение может распространяться не только на всю антиклинальную стенку клетки эндодермы, но и на внутреннюю периклиналиную**. При этом утолщенные стенки не только опробковывают, но и одревесневают. Однако у клеток эндодермы, расположенных напротив участков ксилемы, стенка может оставаться тонкой. Такие клетки называют *пропускными* (см. рис. 61, 4—5). Эндодерма регулирует поступление веществ в ксилему.

* Расположены перпендикулярно поверхности органа.

** Расположены параллельно поверхности органа.

Наружный слой *центрального цилиндра* — *перицикл* — состоит из одного ряда живых паренхимных клеток, обладающих меристематической активностью. Из перицикла образуются боковые корни и придаточные почки. Центральная часть центрального цилиндра занята *радиальным проводящим пучком*. Ксилема расположена в центре и образует ряд острых выступов в виде лучей, заканчивающихся снаружи более мелкими сосудами. Между выступами ксилемы располагаются участки флоэмы.

У однодольных растений первичное строение сохраняется и в зоне проведения. Здесь лишь отсутствует эпиблема, а защитную функцию выполняет экзодерма.

Вторичное строение. У двудольных и голосеменных растений в центральном цилиндре корня уже в раннем возрасте формируется камбий, деятельность которого приводит к вторичным изменениям и значительному утолщению корня. Камбий образуется между флоэмой и ксилемой из клеток прокамбия (рис. 62). К центру он откладывает клетки, дифференцирующиеся в элементы вторичной ксилемы, а кнаружи — клетки, дифференцирующиеся в элементы вторичной флоэмы. В тех местах, где сосуды первичной ксилемы соприкасаются с перициклом, клетки последнего также превращаются в камбий, который дифференцируется только в паренхиму, образуя *радиальные лучи*. Первоначально слой камбия на поперечном срезе имеет извилистую форму, а затем округляется и отодвигается от центра. Вместе с увеличением вторичных ксилемы и флоэмы первичная флоэма отодвигается на периферию. Из клеток перицикла возникает пробковый камбий, который образует кнаружи слой пробки. Благодаря этому первичная кора изолируется от центрального цилиндра, отмирает и отпадает. Остается только центральный цилиндр, покрытый пробкой (рис. 63).

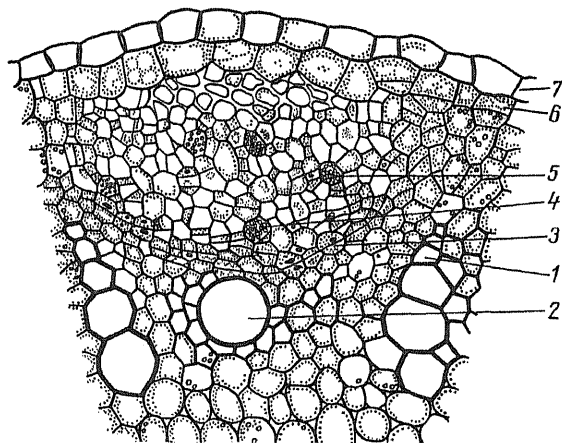


Рис. 62. Часть центрального цилиндра молодого корня тыквы:

1 — первичная ксилема, 2 — вторичная ксилема, 3 — камбий, 4 — вторичная флоэма, 5 — первичная флоэма, 6 — перицикл, 7 — эндодерма.

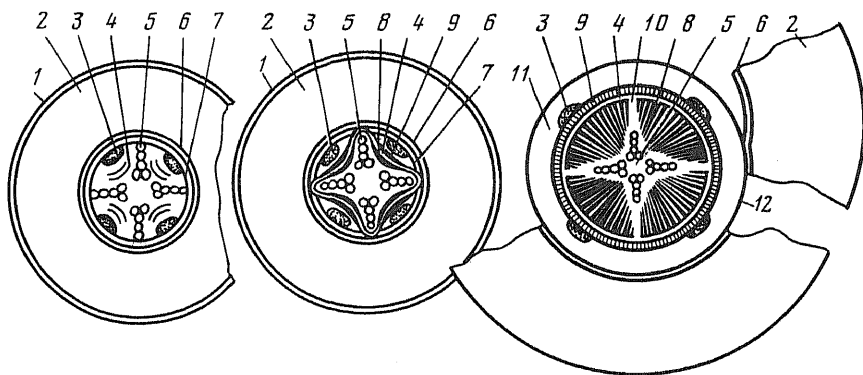


Рис. 63. Переход корня двудольного растения от первичного строения к вторичному (схема):

1 — эпидерма, 2 — первичная кора, 3 — первичная флоэма, 4 — камбий, 5 — первичная ксилема, 6 — эндодерма, 7 — перицикл, 8 — вторичная ксилема, 9 — вторичная флоэма, 10 — радиальный луч, 11 — паренхима вторичной коры, 12 — пробка.

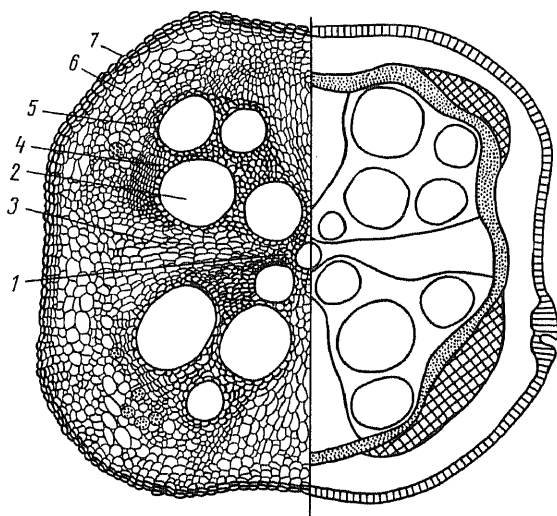


Рис. 64. Вторичное строение корня тыквы (слева — детальный рисунок, справа — схематический):

1 — первичная ксилема, 2 — вторичная ксилема, 3 — радиальный луч, 4 — камбий, 5 — первичная и вторичная флоэма, 6 — основная паренхима вторичной коры, 7 — пробка (1—3 — ксилема, 5—7 — вторичная кора).

Таким образом, при вторичном строении в центре корня расположена первичная ксилема (рис. 64). От ее лучей начинаются радиальные лучи — участки тонкостенной живой паренхимы. С радиальными лучами чередуются широкие участки вторичной ксилемы с крупными сосудами и мелкоклеточной древесинной паренхимой. Они окружены камбиальной зоной, состоящей из мелких тонкостенных клеток, расположенных правильными радиальными рядами. Кнаружи от камбиальной зоны, против каждого участка вторичной ксилемы, находится вторичная флоэма. Камбий, производящий паренхиму радиальных лучей, мало заметен. Кнаружи он откладывает также основную паренхиму.

Ткани, расположенные кнаружи от камбия (флоэма, основная паренхима, феллодерма и пробковый камбий), называют *вторичной корой*.

МЕТАМОРФИЗИРОВАННЫЕ КОРНИ

Наиболее распространены из них следующие.

Запасяющие корни. Видоизменение возникает в результате разрастания древесинной и лубяной паренхимы в связи с отложением в них запасных продуктов. По происхождению и строению различают два типа запасяющих корней: корнеплоды и корневые клубни.

Корнеплоды формируются из главного корня. В их образовании принимает участие также гипокотиль. У корнеплода различают: *головку* — укороченную стеблевую часть с листьями; *шейку* — наиболее толстую часть, образовавшуюся за счет разрастания гипокотилия; *собственно корень*, от которого отходят боковые корни (рис. 65). Длина шейки у корнеплодов различных видов растений может быть разной.

Корнеплоды бывают *монокамбиальные* — с одним слоем камбия, и *поликамбиальные* — с несколькими слоями камбия. У одних монокамбиальных корнеплодов большую часть корнеплода занимает вторичная кора, где и накапливаются запасные продукты (морковь), у других вторичная кора маленькая, а большую часть корнеплода занимает ксилема, в которой откладываются запасные продукты (репа; см. рис. 65). Поликамбиальный корнеплод образуется у свеклы. При таком строении в центре находится диархная первичная ксилема, к которой прилегают два участка вторичной ксилемы, разделенные радиальными участками паренхимы. Камбий окружает ксилему. Снаружи к нему прилегают участки вторичной флоэмы (рис. 66, 67). Таким образом, вторичное строение такое же, как и у других корнеплодов. Но вслед за вторичным наступает третичное изменение. Вокруг вторичной флоэмы на периферии корня благодаря делению клеток перицикла образуется слой паренхимных клеток. В этом слое один ряд клеток начинает делиться тангенциальными перегородками и превращается в новый слой камбия, откладывающий внутрь ксилему, а кнаружи — флоэму в виде коллатеральных пучков, отделенных друг от друга прослойкой тонкостен-

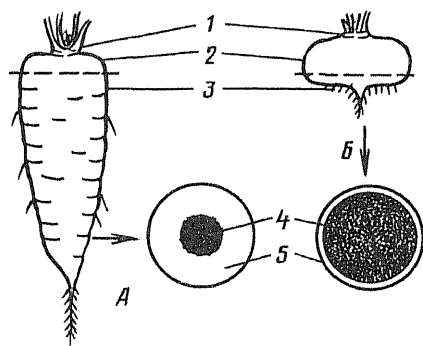


Рис. 65. Корнеплоды моркови (А) и репы (Б):

1 — головка, 2 — шейка, 3 — собственно корень, 4 — ксилема, 5 — флоэма.

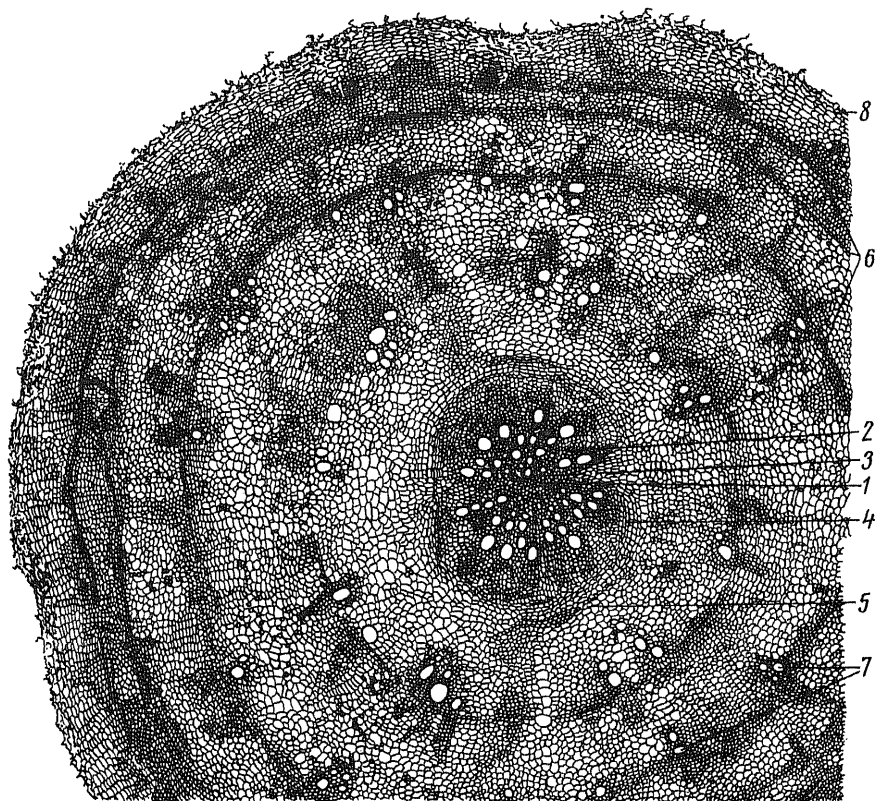


Рис. 66. Корнеплод свеклы:

1 — первичная ксилема, 2 — вторичная ксилема, 3 — радиальный луч, 4 — камбий, 5 — первичная и вторичная флоэма, 6 — добавочные слои камбия, 7 — коллатеральные проводящие пучки, 8 — покровная ткань.

ной паренхимы. Одновременно в периферическом слое паренхимы образуется новое кольцо камбиальных клеток и т. д.

Корневые клубни (шишки) образуются в том случае, когда запасные продукты откладываются в боковых и придаточных корнях. На корневых клубнях нередко имеются придаточные почки. Они могут служить для вегетативного размножения.

Микориза (грибокорень). Так называют кончики корней вместе с живущими с ними в симбиозе * гифами ** гриба. Микориза может быть: *экотрофной*, когда гифы расположены только снаружи корня; *экто-эндотрофной*, когда гифы частично прони-

* Совместное взаимовыгодное существование двух организмов разных видов.

** Тонкие нитевидные клетки, из которых состоит тело гриба.

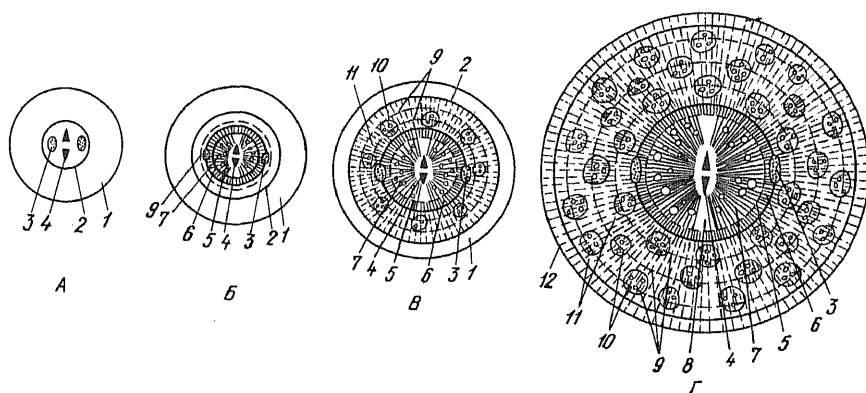


Рис. 67. Переход корнеплода свеклы от первичного строения к третичному (схема):

А — первичное строение, Б — вторичное строение, В — начало третичного строения, Г — третичное строение; 1 — первичная кора, 2 — эндодерма, 3 — первичная флоэма, 4 — первичная ксилема, 5 — камбий, 6 — вторичная флоэма, 7 — вторичная ксилема, 8 — радиальный луч, 9 — добавочные слои камбия, 10 — проводящие пучки, 11 — запасаящая паренхима, 12 — покровная ткань.

кают в клетку корня (рис. 68, А); *эндотрофной*, когда гифы живут только в клетках корня (рис. 68, Б). Экотрофная микориза чаще бывает у деревьев и кустарников, эндотрофная — у травянистых растений. Гриб, поселяясь на корне растения, питается органическими веществами из тканей последнего и в то же время доставляет ему из почвы воду с растворенными в ней минеральными солями. Ферменты, имеющиеся в клетках гриба, минерализуют органические вещества почвы и этим способствуют усвоению их растением. Микориза распространена очень широко.

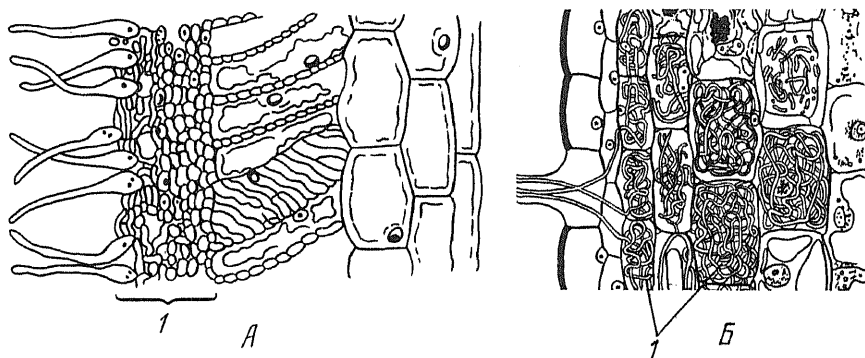


Рис. 68. Микориза:

А — экто-эндотрофная (дуб), Б — эндотрофная (орхидея); 1 — гифы гриба.

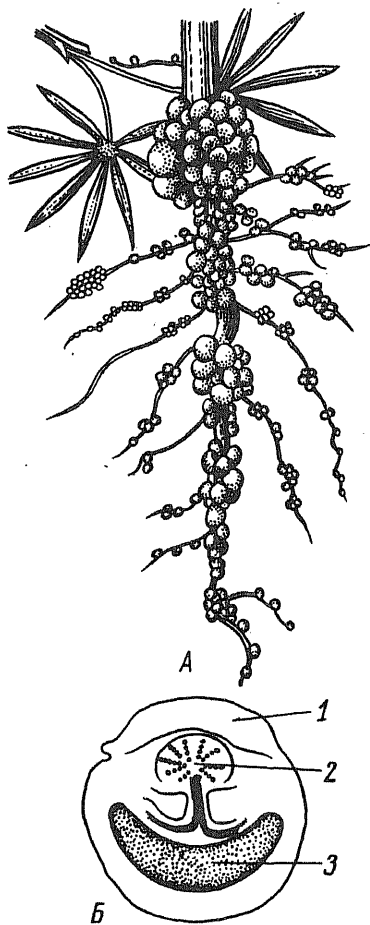


Рис. 69. Клубеньки на корнях люпина:

А — корневая система, Б — клубенек (*поперечный разрез*); 1 — кора, 2 — ксилема, 3 — бактериоидная ткань.

Клубеньки. В корнях бобовых поселяются особые бактерии из рода ризобиум, способные усваивать атмосферный азот. Бактерии питаются органическими веществами растения, а растение потребляет азотистые соединения, синтезированные бактериями. Внедрение бактерий в корень вызывает разрастание тканей коры корня в виде опухолей, называемых клубеньками (рис. 69). Клетки, заполненные бактериями (*бактериоидная ткань*), расположены группой, образуя *бактериальное гнездо*. В клубеньке может быть одно или несколько таких гнезд.

СТЕБЕЛЬ

В типичных случаях это — осевой полисимметричный орган неограниченного роста, несущий листья и почки; увеличение в длину происходит путем верхушечного и вставочного роста, ветвление и из наружных тканей (экзогенно).

Стебель обеспечивает связь между листьями и корнями, обуславливает образование мощной ассимиляционной поверхности листьев и наилучшее размещение их по отношению к свету, служит вместилищем запасных продуктов. Стебли (как и корни) древесных растений могут достигать возраста 4—6 тыс. лет (мамонтово и драконово деревья). У некоторых трав возраст стебля ограничен всего 30—45 днями (растения-эфемеры).

МАКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Форма поперечного сечения стебля чаще всего бывает цилиндрической, но у травянистых растений встречаются стебли трехгранные (осоки), четырехгранные (яснотковые), крылатые (чина лесная), плоские (рдест).

Длина стеблей колеблется в больших пределах: от 280—300 м (лазающие стебли ротанговых пальм) до 1,5 мм (водяное растение вольфия).

МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Наземные условия обитания, более разнообразные и контрастные, чем почвенные, обусловили более сложное и многообразное строение стебля по сравнению с корнем.

Первичное строение. На верхушке стебля расположена первичная меристема (*конус нарастания*). На уровне зачаточных листьев закладывается прокамбий, формирующий первичную флоэму и

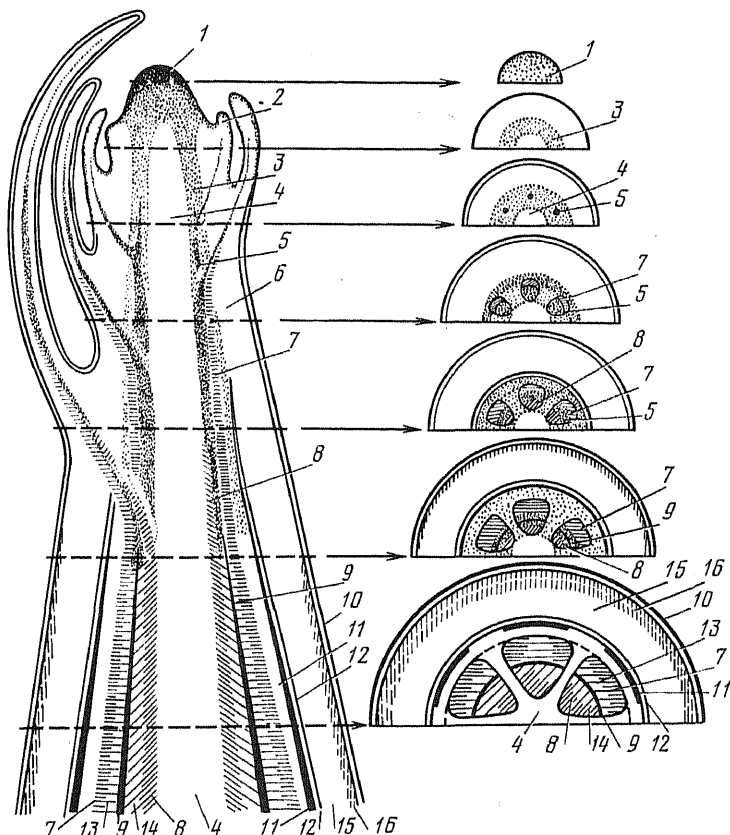


Рис. 70. Дифференциация первичной и вторичной структур стебля (схема):

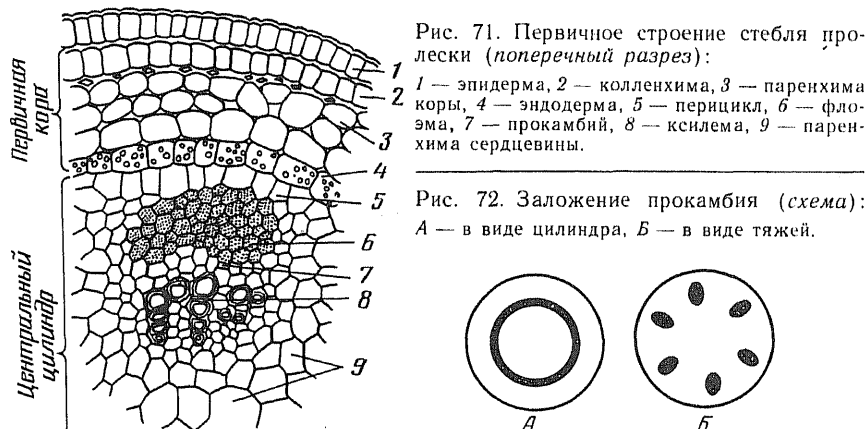
1 — апикальная меристема, 2 — листовой примордий, 3 — меристематический цилиндр, 4 — сердцевина, 5 — прокамбий, 6 — первичная кора, 7 — первичная флоэма, 8 — первичная ксилема, 9 — камбий, 10 — эпидерма, 11 — перицикл, 12 — эндодерма, 13 — вторичная флоэма, 14 — вторичная ксилема, 15 — паренхима первичной коры, 16 — колленхима.

ксилему (рис. 70). Наружу от прокамбия обособляется первичная кора, внутрь — сердцевина. Поверхностный слой клеток конуса нарастания дифференцируется в эпидерму. Так возникает первичное строение. При первичном строении ткани стебля, как и корня, делят на два комплекса: первичную кору, покрытую эпидермой, и центральный цилиндр (рис. 71).

Первичную кору составляют следующие ткани: *механическая*, расположенная под эпидермой; *паренхима*, значительная часть клеток которой содержит хлоропласты; *эндодерма* — внутренний слой первичной коры, клетки которого часто содержат крахмальные зерна, и тогда его называют *крахмалоносным влагищем*.

Наружный слой *центрального цилиндра* называют *перициклом*. Он состоит из одного или нескольких рядов паренхимных клеток, из которых могут возникать вторичные меристемы — камбий и феллоген, придаточные корни и почки. Иногда перицикл наряду с паренхимой содержит и склеренхиму (*перициклические волокна*). Внутри от перицикла располагаются *проводящие ткани*, возникающие из прокамбия. В центре расположена *серцевина*, состоящая из крупноклеточной тонкостенной паренхимы, где могут откладываться запасные продукты.

Структурные различия первичного строения стебля зависят от способов заложения прокамбия. У голосеменных и двудольных покрытосеменных прокамбий закладывается двумя способами (рис. 72). При первом способе образуются отдельные тяжи прокамбия, расположенные строго по окружности. Следовательно, проводящие ткани при первичном строении также располагаются отдельными пучками по окружности и разделены участками паренхимы, образующими первичные *сердцевинные лучи*. При втором способе прокамбий закладывается цилиндром, и тогда проводящие ткани при первичном строении располагаются также цилиндром. У однодольных тяжи прокамбия, а также дифференцирующиеся



из него сосудисто-волокнистые пучки располагаются произвольно по всей толще центрального цилиндра, включая сердцевину (см. рис. 78, 79).

Основные *признаки отличия* первичного строения корня (см. рис. 61) от первичного строения стебля следующие: у корня никогда не бывает эпидермы, колленхимы; первичная кора занимает большую часть корня; проводящий пучок всегда радиального типа и расположен в центре центрального цилиндра, в центральном цилиндре чаще всего не образуется сердцевина.

Вторичное строение. Как и у корня, оно связано с возникновением вторичной меристемы — камбия, поэтому бывает только у голосеменных и двудольных покрытосеменных. Камбий закладывается в центральном цилиндре между первичной флоэмой и первичной ксилемой. Он образуется из прокамбия и паренхимы первичных сердцевинных лучей. В центробежном направлении камбий дифференцируется во *вторичную кору*, состоящую из вторичной флоэмы (вторичного луба) с типичными для нее элементами: ситовидными трубками, сопровождающими клетками, лубяными волокнами, лубяной паренхимой, а также из паренхимы сердцевинных лучей. В центростремительном направлении камбий откладывает *вторичную древесину*, состоящую из сосудов, трахеид, древесинных волокон, древесинной паренхимы, а также паренхимы сердцевинных лучей. Надо отметить, что элементов вторичной древесины обычно откладывается намного больше, чем элементов вторичной коры. В результате деятельности камбия стебель разрастается в толщину. При переходе во вторичное строение первичная кора стебля продолжает функционировать и отмирает не сразу, как у корня. Таким образом, при вторичном строении стебель состоит из эпидермы, или пробки, первичной и вторичной коры, камбия, вторичной и первичной древесины, сердцевины.

Структурное разнообразие вторичного строения стеблей обусловлено разнообразием первичной структуры, а также особенностями деятельности камбия. Наиболее широко распространены следующие типы вторичного строения стебля: непучковое, переходное, пучковое.

При *непучковом строении* прокамбий закладывается цилиндром и вскоре преобразуется в камбий. Следовательно, и при первичном, и при вторичном строении элементы флоэмы и ксилемы располагаются также сплошным цилиндром. Этот тип строения свойствен древесным растениям (хвойным и лиственным), а также некоторым травянистым (подмаренник, ипомея, лен и др.).

У *сосны* в центре стебля находится небольшой участок тонкостенных паренхимных клеток — сердцевина (рис. 73). К периферии от нее располагается древесина (ксилема), занимающая большую часть стебля. Она состоит из трахеид, образующих концентрические слои — годовичные кольца. *Годовичное кольцо* возникает из-за периодичности функционирования камбия, который

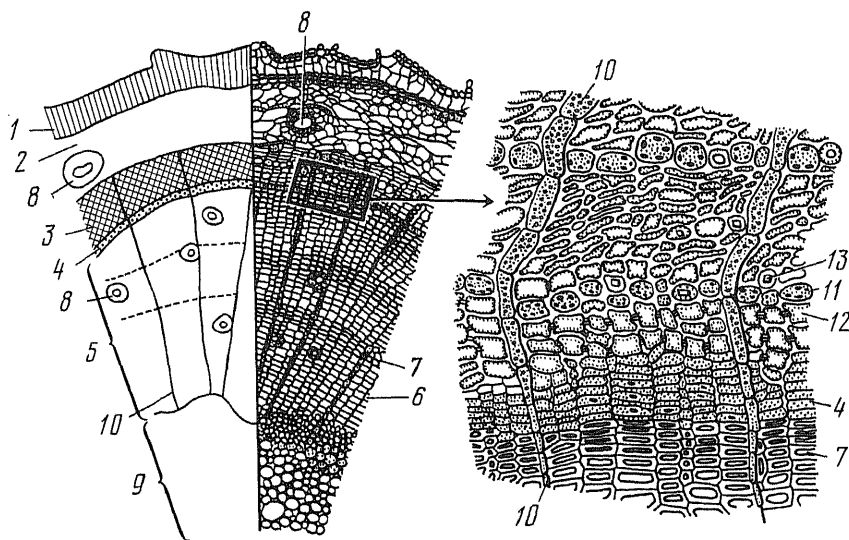


Рис. 73. Стебель сосны (поперечный разрез):

1 — пробка, 2 — паренхима первичной коры, 3 — флоэма, 4 — камбий, 5 — ксилема, 6 — весенние трахеиды, 7 — осенние трахеиды, 8 — смоляной ход, 9 — сердцевина, 10 — сердцевинный луч, 11 — лубяная паренхима, 12 — ситовидная трубка, 13 — клетка с кристаллом.

весной дифференцируется в тонкостенные трахеиды с большой полостью, выполняющие проводящую функцию, а летом и осенью — в толстостенные трахеиды с малой полостью, выполняющие в основном механическую функцию. В древесине повсюду, но преимущественно в осенних участках годичных колец, расположены смоляные ходы. Массив трахеид пересекают по радиусу сердцевинные лучи, состоящие из одного ряда живых паренхимных клеток. По ним осуществляется передвижение веществ в горизонтальном направлении.

Таким образом, древесина сосны, как и других хвойных, имеет достаточно однородную и поэтому примитивную организацию: ни сосудов, ни древесинных волокон нет, а древесинная паренхима представлена только клетками сердцевинных лучей и эпителиальными клетками смоляных ходов.

Между древесиной и вторичной корой расположен камбий. Вторичная кора состоит из вторичной и первичной флоэмы и перициклической зоны. Ситовидные трубки не имеют сопровождающих клеток. Между ними находятся более крупные округлые клетки лубяной паренхимы. Сердцевинные лучи и во флоэме состоят из одного ряда клеток, однако более крупных, чем в ксилеме. Снаружи от вторичной коры располагаются крупные клетки паренхимы первичной коры, среди которых заметны большие смоляные ходы.

Пробку составляют слои клеток с тонкими опробковевшими стенками, чередующиеся со слоями клеток с толстыми одревесневающими стенками.

Таким образом, можно отметить две важные структурные особенности коры у хвойных: отсутствие сопровождающих клеток у ситовидных трубок и наличие в первичной коре, как и в древесине, смоляных ходов.

Стебель липы имеет типичное для древесных двудольных растений строение (рис. 74). В центре расположен небольшой участок сердцевины, состоящий из тонкостенной паренхимы. Сердцевина окружена толстым слоем древесины. На границе с сердцевинной древесиной образует небольшие выступы. Это участки первичной древесины, состоящие в основном из кольчатых и спиральных сосудов. Вторичная древесина, как и у сосны, имеет

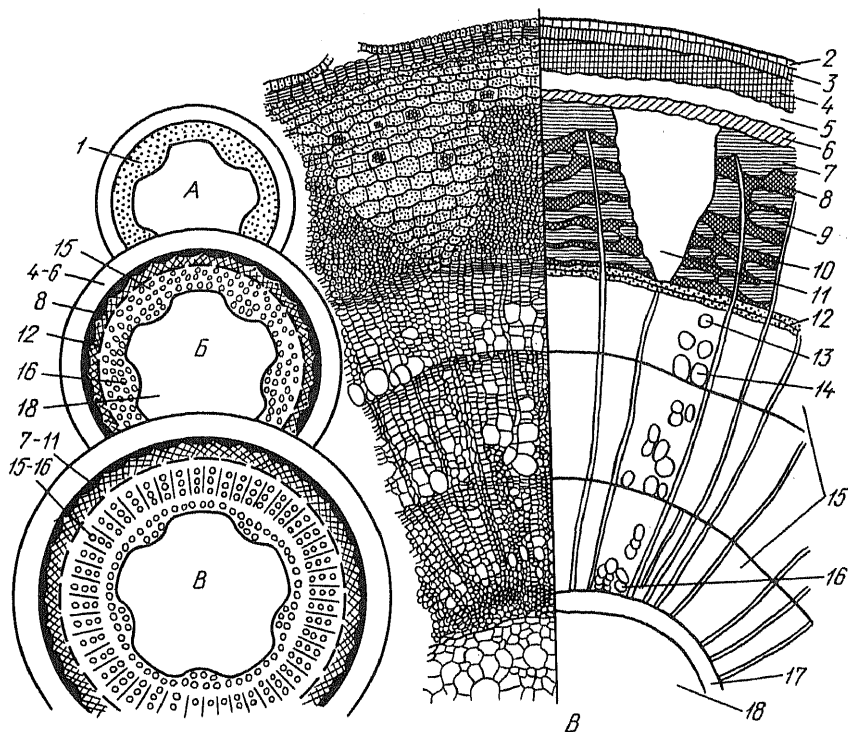


Рис. 74. Стебель липы (поперечные разрезы на разных уровнях):

А — на уровне появления прокамбия, Б — на уровне появления камбия, В — на уровне сформированной структуры; 1 — прокамбий, 2 — остатки эпидермы, 3 — пробка, 4 — колленхима, 5 — паренхима коры, 6 — эндодерма (4—6 — первичная кора), 7 — перициклическая зона, 8 — первичная флоэма, 9 — лубяные волокна, 10 — ситовидные трубки, 11 — сердцевинный луч (7—11 — вторичная кора), 12 — камбий, 13 — осенняя древесина, 14 — весенняя древесина (13—14 — годичное кольцо древесины), 15 — вторичная древесина, 16 — первичная древесина (15—16 — древесина), 17 — перимедулярная зона, 18 — основная паренхима (17—18 — сердцевина, 7—18 — центральный цилиндр).

годовые кольца, весенние участки которых состоят из сосудов преимущественно с большим диаметром, летне-осенние — из сосудов малого диаметра с преобладанием трахейд и древесинных волокон.

Вокруг древесины находится камбий, за которым располагаются участки флоэмы в виде трапеций, состоящие из слоев ситовидных трубок с сопровождающими клетками и лубяной паренхимы, чередующихся со слоями лубяных волокон. Между участками флоэмы находятся широкие сердцевинные лучи, сужающиеся в древесине до одного ряда клеток. За флоэмой и сердцевинными лучами — перициклическая зона из чередующихся по кругу групп лубяных волокон (против участков флоэмы) и паренхимы (против сердцевинных лучей). Участки флоэмы, паренхима сердцевинных лучей и перициклическая зона составляют вместе вторичную кору.

Снаружи от вторичной коры начинается первичная кора. К перициклической зоне примыкает эндодерма, которая у древесных растений выражена слабо и почти не отличается от следующей за ней паренхимы, состоящей из крупных клеток, в которых нередко имеются друзы оксалата кальция. Снаружи от паренхимы расположены пластинчатая колленхима и перидерма.

У некоторых растений (дуб, тис и др.) с возрастом в более старой части древесины накапливаются продукты обмена веществ — дубильные соединения, смолы, камеди, соли, в связи с чем она приобретает темный цвет. Это так называемая *ядровая древесина*. Светлый же слой древесины, расположенный ближе к коре, называют *заболонью*.

У стебля льна на поверхности расположены крупные клетки эпидермы, покрытые кутикулой (рис. 75). За эпидермой лежит небольшой слой мелких клеток хлорофиллоносной паренхимы коры. Первичная кора заканчивается волнистым рядом более крупных клеток эндодермы. Внутри от эндодермы находятся плотные группы толстостенных крупных клеток, округлых или многогранных. Это лубяные волокна перициклического происхождения, ради которых и возделывают лен. Далее к центру расположен тонкий слой флоэмы, а за ней — камбий. Вторичная ксилема состоит из крупных пористых сосудов, трахейд и древесинных волокон. На границе с сердцевинной расположены мелкие кольчатые и спиральные сосуды первичной ксилемы. Ксилему пересекают сердцевинные лучи из живых паренхимных клеток с одревесневающими стенками. Сердцевина состоит из крупноклеточной паренхимы, которая в центре разрушается, образуя полость.

При *переходном строении* прокамбий закладывается отдельными тяжами, первичное строение пучковое. Камбий образуется из прокамбия и паренхимы первичных сердцевинных лучей. Пучковый камбий дифференцируется в элементы вторичной флоэмы и ксилемы. Межпучковый камбий дифференцируется, так же как и пучковый, в элементы флоэмы и ксилемы и образует новые

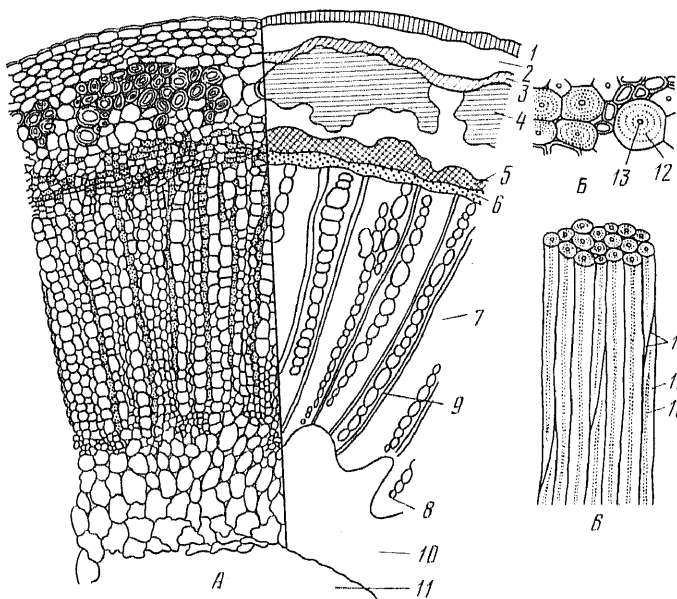


Рис. 75. Стебель льна:

А — поперечный разрез, *Б* — *Б'* — лубяные волокна (*Б* — поперечный разрез, *Б'* — продольный); 1 — эпидерма, 2 — паренхима первичной коры, 3 — эндодерма, 4 — лубяные волокна, 5 — флоэма, 6 — камбий, 7 — вторичная ксилема, 8 — первичная ксилема, 9 — сердцевинный луч, 10 — паренхима сердцевины, 11 — полость, 12 — стенка клетки, 13 — полость клетки, 14 — заостренные концы клетки.

пучки, расположенные между прежними. Постепенно те и другие разрастаются и могут сливаться. В результате деятельности межпучкового камбия в более старой части стебля появляется сплошной слой древесины и луба. Такое строение имеют травянистые растения (подсолнечник, топинамбур, бодяк и др.).

У стебля подсолнечника (рис. 76) снаружи расположена эпидерма с крупными многоклеточными волосками, под ней находится механическая ткань — колленхима, а под колленхимой — небольшой слой паренхимы первичной коры, заканчивающийся извилистым слоем эндодермы. В паренхиме имеются схизогенные смоляные ходы. Таким образом, первичная кора состоит из колленхимы, основной паренхимы, эндодермы.

Внутри от первичной коры расположен центральный цилиндр. Он начинается перициклической зоной, состоящей из участков склеренхимы, чередующихся по кругу с тонкостенной паренхимой. Тяжи склеренхимы расположены не произвольно, а в комплексе с коллатеральными проводящими пучками, они прилегают к флоэмной части пучка. Пучки открытые, расположены равномерно по окружности стебля. Несколько вогнутая зона пучкового камбия, выходя за пределы пучка, формирует выпуклую дугу межпучкового

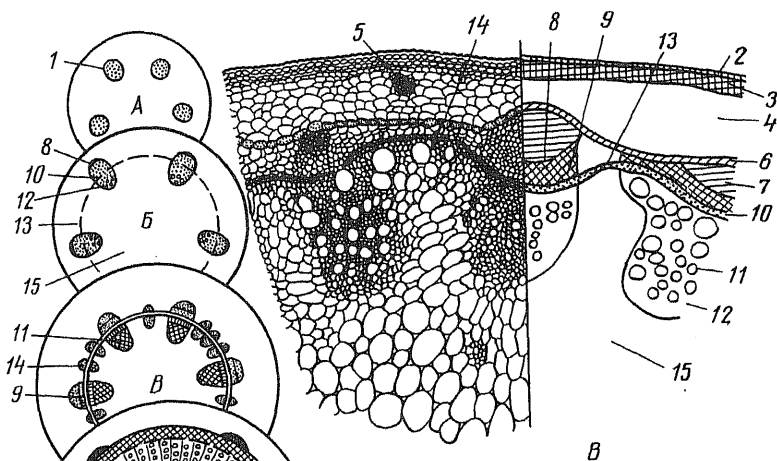


Рис. 76. Стебель подсолнечника (поперечные разрезы на разных уровнях):

А — на уровне появления прокамбия, Б — на уровне появления камбия, В — на уровне перехода к непучковому строению, Г — на уровне сформированной структуры; 1 — прокамбий; 2 — эпидерма, 3 — колленхима, 4 — паренхима коры, 5 — смоляной ход, 6 — эндодерма (3—6 — первичная кора), 7 — склеренхима, 8 — первичная флоэма, 9 — вторичная флоэма, 10 — пучковый камбий, 11 — вторичная ксилема, 12 — первичная ксилема, 13 — межпучковый камбий, 14 — пучок из межпучкового камбия, 15 — паренхима сердцевины (7—15 — центральный цилиндр).

камбия. Широкая зона камбия — свидетельство активной его деятельности. Действительно, за два месяца стебель подсолнечника утолщается в 8—10 раз. Межпучковый камбий возникает из паренхимы сердцевинных лучей после того, как из прокамбия сформируются проводящие пучки и начинается деятельность пучкового камбия. Межпучковый камбий образует элементы нового проводящего пучка: ксилему к центру стебля и флоэму к его периферии. Постепенно новые и старые пучки разрастаются и сливаются. В результате деятельности межпучкового камбия образуются сплошной слой ксилемы с острыми выступами, вдающимися в сердцевину, и сплошной слой флоэмы. Крупноклеточная паренхима сердцевины составляет основную массу стебля.

При *пучковом строении* первичное строение, как и в предыдущем случае, пучковое. Различие заключается в деятельности камбия. Пучковый камбий преобразуется в элементы вторичных флоэмы и ксилемы, межпучковый — только в паренхиму, образующую сердцевинные лучи. Таким образом, и при вторичном строении сохраняется пучковое расположение проводящих тканей. Такое строение можно наблюдать у ряда травянистых растений (кирказон, тыква, чистотел и др.).

У стебля кирказона (рис. 77) эпидерма покрыта слоем кутикулы. Под ней расположена колленхима, чаще пластинчатая, иногда угольковая. Паренхима состоит из крупных тонкостенных клеток. В некоторых из них имеются кристаллы оксалата кальция в виде друз. Заканчивается первичная кора эндодермой.

Клетки наружного слоя центрального цилиндра — склеренхимы перициклического происхождения — на поперечном разрезе многоугольные, плотно прилегают друг к другу, стенки их толстые, пронизаны простыми порами. Внутренняя граница кольца склеренхимы волнистая, над пучками она приподнимается, между пучками опускается.

Коллатеральные проводящие пучки расположены в один ряд по кругу. Флоэма отличается от окружающей ее паренхимы более мелкими клетками. Она состоит из ситовидных трубок, сопровождающих клеток и тонкостенной лубяной паренхимы. Первичная флоэма, расположенная в наружной части пучка, деформирована. Вторичная ксилема, образованная камбием, включает сосуды большого диаметра (сетчато-пористые), древесинные волокна и древесинную паренхиму. Первичная ксилема, расположенная на границе с сердцевинной, состоит из небольшого числа кольчатых и спиральных сосудов малого диаметра и трахейд.

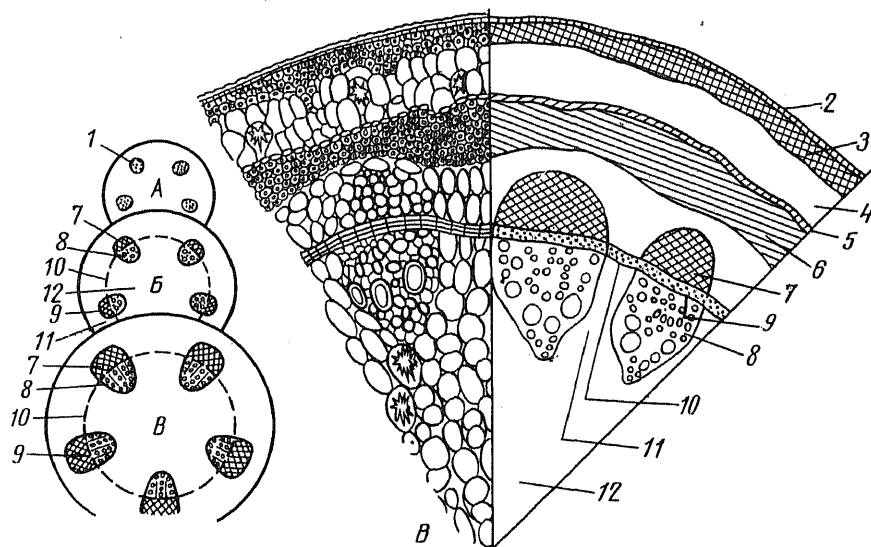


Рис. 77. Стебель кирказона (поперечные разрезы на разных уровнях):

А — на уровне появления прокамбия, Б — на уровне появления камбия, В — на уровне сформированной структуры; 1 — прокамбий, 2 — эпидерма, 3 — колленхима, 4 — паренхима коры, 5 — эндодерма (3—5 — первичная кора), 6 — склеренхима перицикла, 7 — флоэма, 8 — ксилема, 9 — пучковый камбий (7—9 — открытый коллатеральный пучок), 10 — межпучковый камбий, 11 — сердцевинный луч, 12 — паренхима сердцевины (6—12 — центральный цилиндр).

В пучке между ксилемой и флоэмой лежит камбиальная зона. Пучки разделены первичными сердцевинными лучами. На более поздних фазах роста в паренхиме сердцевинных лучей также образуется камбий. Тяжи межпучкового камбия прижимаются к пучковому камбию, образуя сплошной камбиальный цилиндр. Межпучковый камбий дифференцируется только в паренхиме сердцевинных лучей.

Сердцевина состоит из рыхло расположенных паренхимных клеток. В некоторых из них также есть друзы.

В заключение надо отметить, что структура стеблей у травянистых двудольных растений более разнообразная, чем у деревьев и кустарников, что служит показателем их высокой специализации. К особенностям строения стеблей травянистых растений в отличие от древесных надо отнести: отсутствие или слабое развитие феллогена, значительную паренхиматизацию, ослабление деятельности камбия, редукцию механических и отчасти проводящих тканей.

Особенности строения стебля однодольных покрытосеменных. Как и корень, стебель имеет лишь первичное строение. Тип строения пучковый. Сосудисто-волокнистые пучки закрытые. На поперечных срезах они как бы беспорядочно рассеяны по всей основной паренхиме. Отчетливая граница между первичной корой и центральным цилиндром часто отсутствует. Для обеспечения механической прочности стебля наряду со склеренхимой пучков служат утолщенные и одревесневающие стенки клеток эпидермы и паренхимы. Хотя у однодольных камбий не образуется, некоторые из них (в основном древесные лилейноцветные) имеют вторичное утолщение за счет возникшей из перицикла меристемы (кольца утолщения).

У стебля ржи и под эпидермой расположен слой механической ткани, прерываемый участками хлорофиллоносной паренхимы (рис. 78). Над ней в эпидерме можно заметить устьичные аппараты. В более старых участках стебля стенки клеток хлорофиллоносной паренхимы одревесневают, как и стенки клеток эпидермы. В механической ткани, ближе к границе с основной паренхимой, находятся небольшие проводящие пучки. В основной паренхиме более крупные закрытые коллатеральные проводящие пучки располагаются в шахматном порядке в два, реже в три ряда. Первичная кора не выражена. В центре стебля сердцевина не сохраняется. При увеличении толщины стебля за счет роста клеток она разрывается и образуется полость, свойственная стеблям большинства злаков. Такой стебель называют *соломиной*.

Стебель кукурузы не имеет полости (рис. 79). Он заполнен основной паренхимой, по всей толщине пронизанной проводящими пучками. Под эпидермой расположен тонкий слой механической ткани. Первичная кора, как и у ржи, не выражена. Проводящие пучки закрытые коллатеральные. Во флоэме нет лубяной паренхимы, ситовидные трубки и сопровождающие клетки

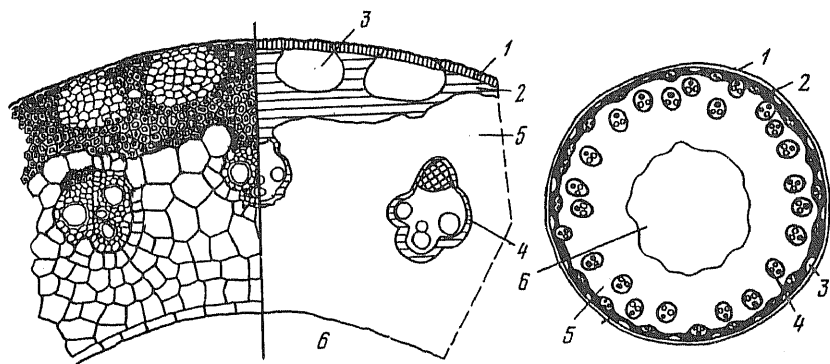


Рис. 78. Стебель ржи (*поперечный разрез*):

1 — эпидерма, 2 — склеренхима, 3 — хлоренхима, 4 — закрытый коллатеральный пучок, 5 — основная паренхима, 6 — полость.

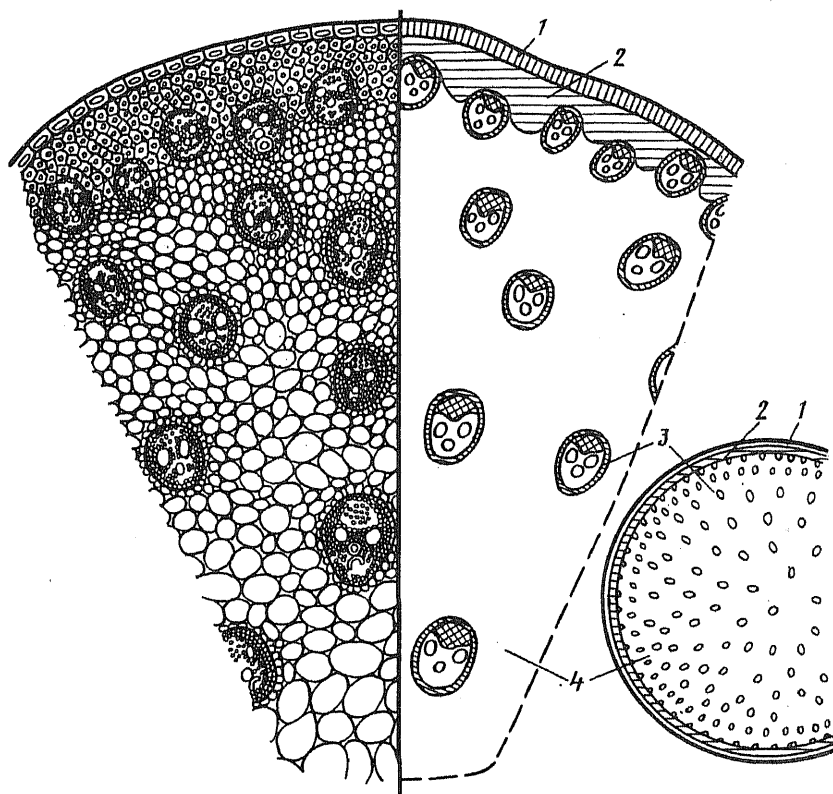


Рис. 79. Стебель кукурузы (*поперечный разрез*):

1 — эпидерма, 2 — механическая ткань, 3 — закрытый коллатеральный пучок, 4 — основная паренхима.

на поперечном срезе имеют вид сеточки. Ксилема содержит 3 — 5 сосудов, из них два крупных. Под сосудами имеется полость. Ксилема полуобъемлет флоэму. Пучок окружен слоем склеренхимы.

ЛИСТ

Это боковой орган ограниченного роста, нарастающий основанием путем вставочного роста (однодольные) или всей поверхностью (двудольные); у деревьев и кустарников это временный орган.

Основные функции — фотосинтез, газообмен, транспирация. В листьях могут откладываться запасные продукты, в отдельных случаях листья могут служить для вегетативного размножения.

У однолетних растений продолжительность жизни листа примерно равна продолжительности жизни стебля, у многолетних — значительно короче. У большинства растений лист живет не более 1—1½ года, но чаще меньше. У вечнозеленых растений лист функционирует 1—5 лет, а у некоторых — до 10—15 лет (ель, араукария). Исключение составляет растение африканских пустынь — вельвичия, у которой лист — постоянный орган и живет 90—100 лет.

Листопад — это биологическая защита растений от испарения при физической (летом) или физиологической (зимой) засухе. Вместе с листьями растение освобождается от накопившихся экскреторных веществ. У однодольных и травянистых двудольных растений лист отмирает и разрушается постепенно, оставаясь на стебле. У древесных двудольных растений у основания черешка формируется *отделительный слой*, клетки претерпевают естественную мацерацию, и достаточно небольшого механического воздействия (ветер, дождь), чтобы лист упал. След, оставшийся от листа на стебле, покрывается пробкой, его называют *листовым рубцом* (см. рис. 81). У вечнозеленых растений листья опадают неодновременно.

МАКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Размер листьев сильно варьирует, нередко даже в пределах одного растения. В нашей флоре некоторые виды имеют очень мелкие листья — длиной до 1—1,5 мм. У растений тропической и субтропической зон листья достигают 20—22 м длины (пальмы).

Формации листьев, гетерофиллия. Обычно на одном побеге образуются листья, неодинаковые по величине, форме, окраске.

Различают три формации листьев: низовую, срединную и верхушечную. Листья *низовой* формации обычно недоразвитые или видоизмененные в связи с выполнением специализированной функции (защитной, запасющей) — семядольные листья, почечные чешуйки, редуцированные листья корневищ, а иногда и надземных

Рис. 80. Гетерофиллия (лютик водяной):

1 — подводные листья, 2 — плавающие листья.

побегов. Листья срединной формации составляют основную массу листьев растения. Это типичные для данного вида листья и в отличие от предыдущих хлорофиллоносные. Листья верхушечной формации расположены на цветоносных побегах (в соцветиях). Это прицветники, обертки и т. д. Все они, как правило, недоразвиты, не имеют черешков, окрашены или бесцветны.

Когда говорят о листьях растения, то подразумевают срединную формацию листьев. Иногда срединные листья одного побега заметно различаются по форме, как, например, подводные, плавающие и надводные листья некоторых водяных растений. Такое явление получило название *гетерофиллии* (рис. 80).

Части листа. У большинства растений лист состоит из более или менее широкой пластинки, прикрепленной к стеблю при помощи черешка (*черешковый лист*) (рис. 81). *Пластинка* выполняет основные функции листа. *Черешок* ориентирует пластинку по отношению к источнику света. Если черешок отсутствует, лист называют *сидячим*. Если пластинка сидячего листа прирастает к стеблю на некотором протяжении, образуется *нисбегающий* лист.

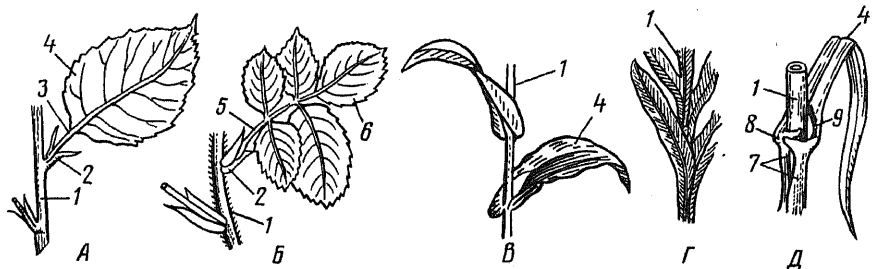
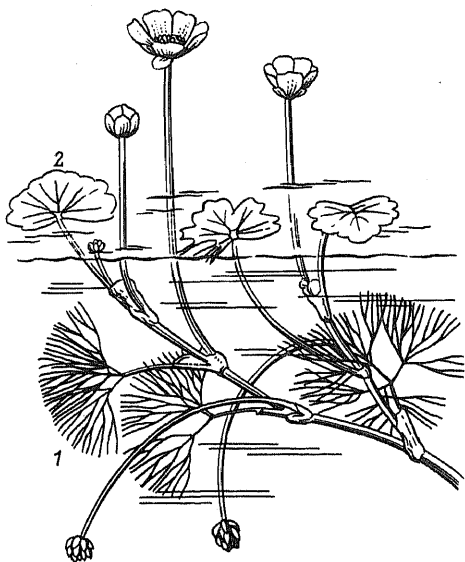


Рис. 81. Типы листьев:

А—В — черешковые с прилистниками (А — простой у яблони, В — сложный у шиповника), Г — сидячий (ярутка), Д — нисбегающий (василек), Е — влагалищный (ячмень); 1 — стебель, 2 — прилистники, 3 — черешок, 4 — листовая пластинка, 5 — рахис, 6 — листочек, 7 — влагалище, 8 — ушки, 9 — язычок.

Часто у основания черешка образуются парные боковые выросты — *прилистники*, зеленые или пленчатые. Обычно они меньше пластинки, но у некоторых растений превосходят ее по величине и функционируют как пластинка (бобовые). Если прилистники сростаются, то образуется *раструб* (гречишные). Иногда основание черешка расширяется во *влагалище*, охватывающее стебель (зонтичные). У злаков лист состоит из длинного трубчатого влагалища и узкой пластинки. У основания пластинки имеется пленчатый придаток — *язычок*, а иногда еще два выроста по бокам — ушки.

Жилкование. Различают следующие типы (рис. 82):

простое — листовую пластинку пронизывает от основания до верхушки только одна жилка (проводящий пучок); встречается у высших споровых (моховидных, плауновидных), многих голосеменных (хвойных) и некоторых покрытосеменных (элодея);

дихотомическое — жилки ветвятся вильчато (дихотомически); из семенных растений известно у гинкго (один из немногих представителей широколиственных голосеменных);

сетчатое — одна или несколько крупных жилок дают боковые ответвления, образующие густую сеть; наиболее широко распространенный тип жилкования; различают *перистое* и *пальчатое*;

параллельное и *дуговое* — листовую пластинку от основания до верхушки пронизывают несколько неветвящихся одинаковых жилок; в одних случаях они расположены строго параллельно (злаки, осоки), в других — дугобразно (ландыш).

Разнообразие листьев. Различают листья простые и сложные. *Простые* листья имеют одну пластинку, цельную или выемчатую. У древесных растений они опадают осенью, а у травянистых чаще всего отмирают вместе со стеблем. *Сложные* листья состоят обычно из нескольких (двух или более) *листочков*, прикрепленных к общему черешку (*рахису*) короткими *черешочками*, образующими сочленения. Благодаря этому сложный лист опадает по частям — сначала листочки, а затем рахис.

Простые листья свойственны почти всем травянистым растениям и подавляющему большинству деревьев и кустарников. Их классифицируют по целому ряду признаков. Здесь приведены некоторые из них.

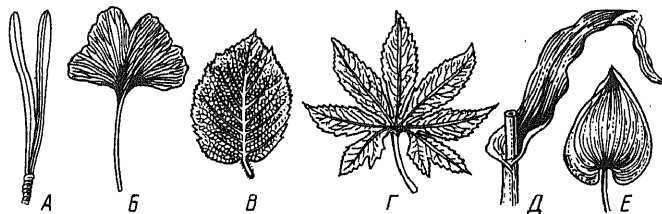


Рис. 82. Жилкование листьев:

А — простое, Б — дихотомическое, В—Г — сетчатое (В — перистое, Г — пальчатое), Д — параллельное, Е — дуговидное.

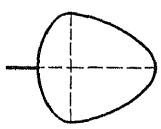
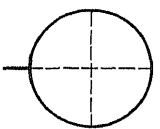
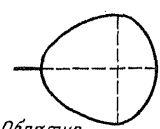
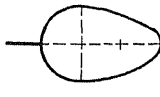
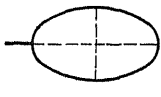
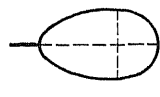
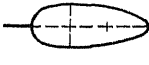

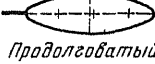
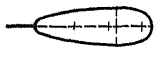
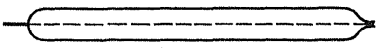
	Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа	Наибольшая ширина находится посередине листа	Наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или превышает ее очень мало	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1 1/2 - 2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратнояйцевидный
Длина превышает ширину в 3-4 раза	 Узкояйцевидный	 Ланцетный  Продолговатый	 Обратно-узкояйцевидный
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	 Линейный		

Рис. 83. Классификация простых цельных листьев по форме пластинки (схема).

Листья с *цельной пластинкой*: по *форме пластинки* — яйцевидные, округлые, ланцетные, эллиптические, продолговатые, линейные и др. (рис. 83); по *форме верхушки пластинки* — тупые, острые, заостренные, остроконечные, выемчатые; по *форме основания пластинки* — сердцевидные, округлые, клиновидные, стреловидные, копьевидные; по *форме края пластинки* — цельнокрайние, пильчатые, двоякопильчатые, зубчатые, городчатые, выемчатые (рис. 84).

Листья с *выемчатой пластинкой*: по *глубине выемки* — лопастные (выемки достигают не более четверти ширины половины пластинки), раздельные (выемки достигают одной трети ширины половины пластинки и более), рассеченные (выемки достигают главной жилки листа), по *расположению выемок* — тройчато-, пальчато-, перисто- (рис. 85).

Если у перисторассеченного листа крупные доли чередуются с мелкими, то его называют прерывисто-перисторассеченным (картофель). Иногда пластинка бывает рассечена дважды или многократно (тысячелистник, укроп).

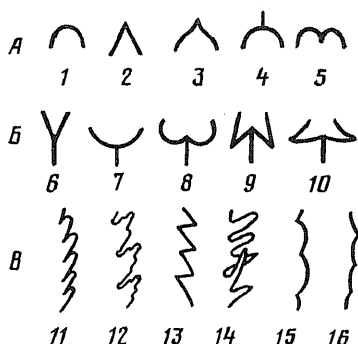


Рис. 84. Классификация простых листьев с цельной пластинкой (схема):

А — по форме верхушки, Б — по форме основания, В — по форме края; 1 — тупой, 2 — острый, 3 — заостренный, 4 — остроконечный, 5 — выемчатый, 6 — клиновидный, 7 — закругленный, 8 — сердцевидный, 9 — стреловидный, 10 — копьевидный, 11 — пильчатый, 12 — двоякопильчатый, 13 — зубчатый, 14 — колючезубчатый (шиповатый), 15 — городчатый, 16 — выемчатый.

	Тройчато- (трех-)	Пальчато-	Перисто-
лопастный (менее чем до половины ширины полуластинки)			
раздельный (глубже половины ширины полуластинки)			
рассеченный (до основания)			

Рис. 85. Классификация простых листьев с выемчатой пластинкой (схема).

Сложные листья классифицируют по расположению листочков на рахисе: пальчатосложные — листочки располагаются на верхушке рахиса в одной плоскости и расходятся более или менее радиально; перистосложные — листочки располагаются по длине рахиса, причем на верхушке его может располагаться один листочек (непарноперистосложные) или два листочка (парноперистосложные); тройчатые — лист имеет только три листочка (рис. 86). Перистосложные листья иногда бывают более сложной конструкции — дважды- и многократноперистосложные.

Наиболее примитивным типом листа у одних групп растений (многоплодниковые, букоцветные и другие, а также голосеменные) считают простой лист, цельный или лопастный; у других (бобово-цветные, розоцветные, рутовые и др.) — сложный лист.


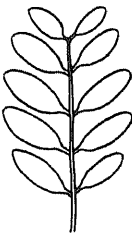
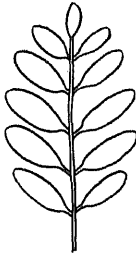
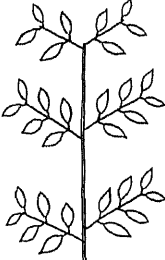
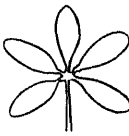
Тройчатый	Парно-перистый	Непарно-перистый	Двояко-перистый
			
Пальчатый			
			

Рис. 86. Классификация сложных листьев (схема).

Прилистники также рассматривают как признак низкой организации. Наиболее примитивным типом жилкования следует считать простое и дихотомическое.

МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Относительно однообразно, определяется основными функциями листа — фотосинтезом, транспирацией, газообменом. Пластинка состоит из *эпидермы*, *мезофилла*, *проводящих пучков* (жилок).

У листа *б у к а* клетки верхней эпидермы имеют более толстую кутикулу, чем клетки нижней эпидермы (рис. 87). На верхней

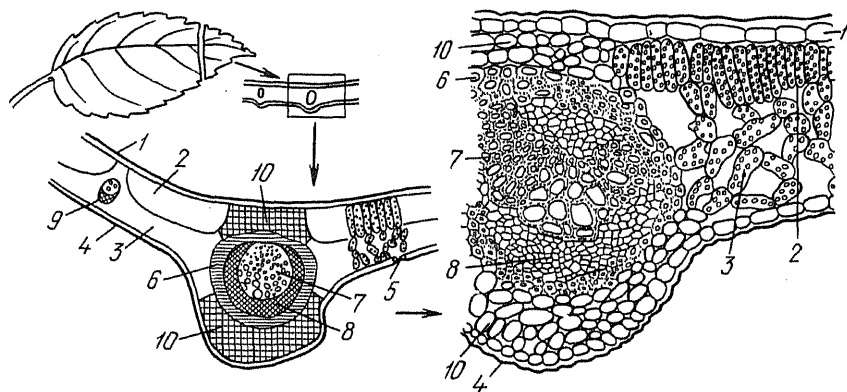


Рис. 87. Лист бука (поперечный разрез):

1 — верхняя эпидерма, 2 — столбчатая паренхима, 3 — губчатая паренхима, 4 — нижняя эпидерма, 5 — устьичный аппарат, 6 — склеренхима, 7 — ксилема, 8 — флоэма, 9 — проводящий пучок, 10 — колленхима.

эпидерме почти полностью отсутствуют устьичные аппараты. Между верхней и нижней эпидермой находится мезофилл, состоящий из ассимиляционной паренхимы. Клетки ее, расположенные у верхней эпидермы, имеют вытянутую форму, плотно сомкнуты, без межклетников. Это *столбчатая (палисадная) паренхима*. Здесь в основном происходит фотосинтез. У нижней эпидермы расположены более округлые клетки с крупными межклетниками — *губчатая паренхима*. Главные ее функции: газообмен и транспирация. В мезофилле на некотором расстоянии друг от друга расположены проводящие пучки. Главная жилка занимает почти всю толщу листа от верхней до нижней эпидермы. Ксилема обращена к верхней стороне листа, флоэма — к нижней. Это закрытый коллатеральный пучок. Он укреплен склеренхимой. Выше и ниже пучка расположена колленхима, примыкающая к эпидерме. С увеличением порядка ветвления из пучка постепенно исчезает флоэмная часть, и он становится простым. Таким образом, у листа бука спинная (дорсальная) и брюшная (вентральная) стороны выполняют разные функции и поэтому имеют различное строение. Такие листья называют *дорсивентральными*. Они свойственны большинству растений.

У листа кукурузы клетки верхней эпидермы образуют простые волоски двух видов: короткие шиловидные и длинные нитевидные (рис. 88). У основания длинных волосков клетки эпидермы более крупные, возвышающиеся над поверхностью листа. Эпидерма покрыта кутикулой. Устьичные аппараты имеются и на верхней, и на нижней эпидерме. Проводящие пучки закрытые, коллатеральные, ксилема обращена к верхней стороне листа, флоэма — к нижней. Пучки двух размеров: крупные и мелкие. Каждый пучок окружен округлыми тонкостенными *обкладочными* клетками. Предполагают, что они играют роль физиологического барьера, регулирующего передвижение веществ подобно эндодерме осевых органов. Мезофилл состоит из более или менее однородных клеток. Вокруг мелких пучков они расположены венцом. В средней утолщенной части пластинки мезофилл имеет лишь у нижней стороны, остальное пространство заполнено крупными клетками, не содержащими хлоропластов. В этой же части листа под эпидермой расположены тяжи одревесневающей склеренхимы, которые на нижней стороне пластинки образуют выступы, доходящие до пучков. В остальной части пластинки субэпидермальные тяжи склеренхимы примыкают к обеим сторонам к крупным проводящим пучкам. Таким образом, у листа кукурузы обе стороны выполняют одинаковые функции и имеют одинаковое строение. Это *изолатеральный лист*. Такая структура свойственна листьям, расположенным более или менее вертикально.

Своеобразное строение имеют листья хвойных растений, называемые *хвоей*.

У хвои сосны защитный покров состоит из двух слоев: *эпидермы* и *гиподермы* (рис. 89). Эпидерма покрыта толстым слоем

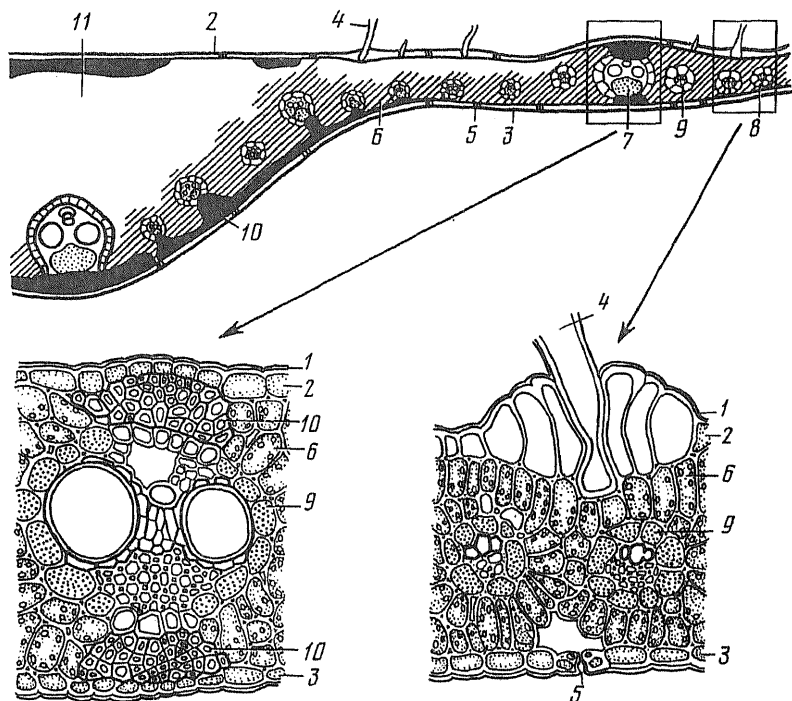


Рис. 88. Лист кукурузы (поперечный разрез):

1 — кутикула, 2 — верхняя эпидерма, 3 — нижняя эпидерма, 4 — волоски, 5 — устьичный аппарат, 6 — мезофилл, 7 — крупный проводящий пучок, 8 — мелкий проводящий пучок, 9 — обкладка, 10 — склеренхима, 11 — бесцветная паренхима.

кутикулы. Клетки ее в сечении почти квадратной формы, с толстыми стенками. В углублениях на уровне гиподермы на обеих сторонах листа расположены устьичные аппараты, под которыми имеется большая воздушная полость. У старых листьев стенки клеток эпидермы одревесневают. Гиподерма состоит из одного, а в углах — из 2—3 рядов клеток с менее утолщенными одревесневающими стенками. Она выполняет также водозапасающую и механическую функции. Под гиподермой находится мезофилл, состоящий из клеток, стенки которых местами образуют складки, заходящие в полость клетки (*складчатая паренхима*). Это значительно увеличивает площадь прилегающего к стенке слоя цитоплазмы с хлоропластами, а следовательно, и фотосинтезирующую поверхность. Смоляные ходы пронизывают складчатую паренхиму.

В центральной части, отделенной от складчатой паренхимы эндодермой, расположены два проводящих пучка коллатерального типа. Ксилемная часть обращена к плоской стороне хвой, флоэмная — к выпуклой. Следовательно, плоская сторона —

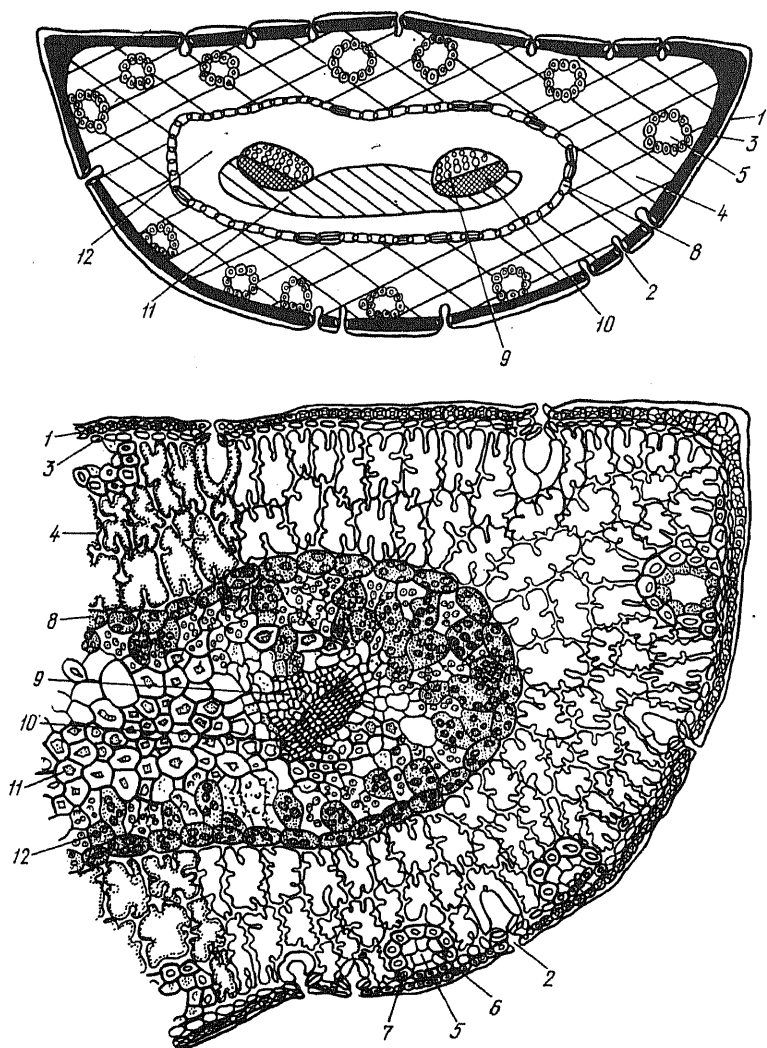


Рис. 89. Лист (хвоя) сосны (поперечный разрез):

1 — эпидерма, 2 — устьичный аппарат, 3 — гиподерма, 4 — складчатая паренхима, 5 — смоляной ход, 6 — эпителиальные клетки, 7 — обкладка, 8 — эндодерма, 9 — ксилема, 10 — флоэма, 11 — склеренхима, 12 — паренхима.

верхняя, а выпуклая — нижняя. Между проводящими пучками расположена механическая ткань. Остальное пространство центральной части занято трансфузионной тканью, вероятно, участвующей в перемещении веществ между проводящими пучками и мезофиллом.

ПОБЕГ

Это — орган, который возникает из верхушечной меристемы и расчленяется на раннем этапе морфогенеза на специализированные части: стебель, листья, почки.

Основная его функция — фотосинтез. Части побега могут служить также для вегетативного размножения, накопления запасных продуктов, воды.

МАКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Части побега. Участок стебля на уровне отхождения листа называют *узелом*, а участок стебля между двумя узлами — *междоузлием* (рис. 90). Над узлом в пазухе листа образуется *пазушная почка*. В случае ясно выраженных междоузлий побег называется *удлиненным*. Если же узлы сближены и междоузлия практически незаметны, то это — *укороченный побег* (плодушка, розетка) (рис. 91).

Метамерия. Обычно побег имеет несколько узлов и междоузлий. Такое повторение отрезков побега, имеющих одноименные органы, называют метамерией. Каждый метамер типичного побега состоит из узла с листом и пазушной почкой и нижележащего междоузлия.

Почка. Это зачаточный побег (рис. 92). Он состоит из меристематической оси, заканчивающейся конусом нарастания (*зачаточный стебель*), и листовых примордиев (*зачаточных листьев*), то есть из серии зачаточных метамеров. Расположенные ниже дифференцированные листья прикрывают конус нарастания и примордии. Так устроена *вегетативная почка* (см. рис. 95). У *вегетативно-репродуктивной* почки конус нарастания пре-

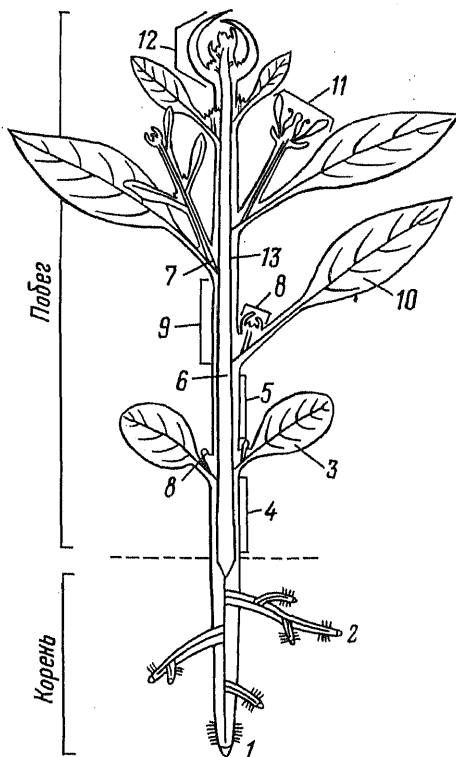


Рис. 90. Строение двудольного растения (схема):

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

Рис. 91. Типы побегов (платан):

А — укороченный, Б — удлиненный; 1 — междуузлие, 2 — годичный прирост.

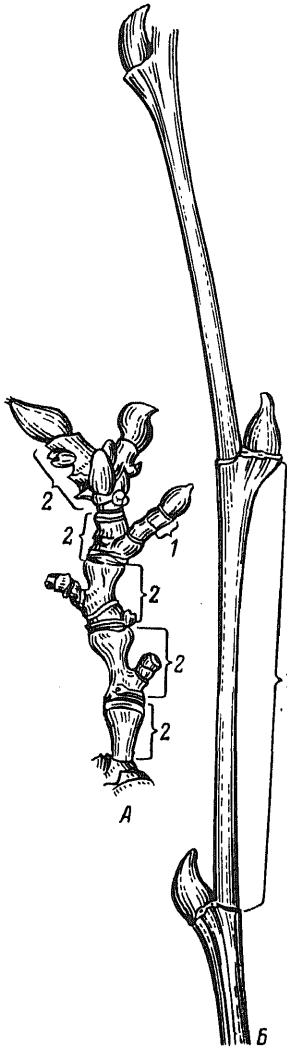
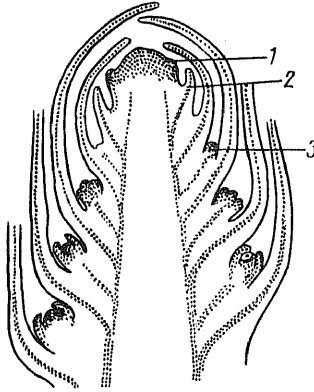


Рис. 92. Почка (продольный разрез, схема):

1 — конус нарастания, 2 — листовая примордий, 3 — зачаток пазушной почки.



вращен в зачаточный цветок или зачаточное соцветие. Репродуктивные (цветочные) почки состоят только из зачаточного цветка или соцветия и не имеют зачатков фотосинтезирующих листьев.

Часто наружные листья видоизменяются в почечные чешуйки, предохраняющие почку от высыхания. Такие почки называют защищенными (закрытыми) в отличие от голых (открытых) почек, не имеющих почечных чешуй (калина, живучка, кошачья лапка). Надо помнить, что в голых почках, как и в любых растущих, конус нарастания и зачатки листьев закрыты более взрослыми фотосинтезирующими листьями.

По местоположению различают верхушечные и боковые почки. Последние по происхождению могут быть пазушными и придаточными. Пазушные почки закладываются на конусе нарастания экзогенно (наружно) в пазухах листовых примордиев. Пазушные почки, длительное время не дающие побегов, называют спящими. Пазушные почки располагаются или по одной (одиночные), или по нескольку (групповые). Придаточные почки могут возникнуть в любой части стебля эндогенно за счет деятельности меристемы. Иногда придаточные почки образуются на листьях и сразу же дают маленькие побеги с придаточными корнями (бриофиллум) или

луковички (лук). Такие придаточные почки называют *выводковыми*.

Листорасположение. Различают три основных варианта листорасположения (рис. 93): *спиральное* (очередное) — на узле имеется только один лист, на стебле листья располагаются по спирали; *супротивное* — на узле имеются два листа, расположенные друг против друга; *мутовчатое* — на узле находятся три или более листьев.

Нарастание. Побег растет в длину обычно верхушкой вследствие деятельности расположенной там верхушечной меристемы. Кроме того, побеги многих растений существенно удлиняются благодаря росту вставочной меристемы. Если побег растет неопределенно долго за счет одной и той же верхушечной меристемы, то такое нарастание называют *моноподиальным*. Однако у многих растений верхушечная меристема функционирует ограниченное время, обычно в течение одного вегетационного периода. Тогда в следующий сезон рост побега продолжается за счет ближайшей боковой почки. Происходит так называемое *перевершинивание*. Такое нарастание побега называют *симподиальным* (рис. 94, Б, В).

Способность к замещению отмерших верхушечных почек боковыми (симподиальное нарастание) имеет большое биологическое значение. Это увеличивает жизнеспособность растений. Растения, у которых боковые почки слаборазвиты и неспособны замещать отмершие верхушечные почки, при повреждении вер-



Рис. 93. Типы листорасположения:

А — спиральное, или очередное (персик), Б — супротивное (бирючина), В — мутовчатое (олеандр).

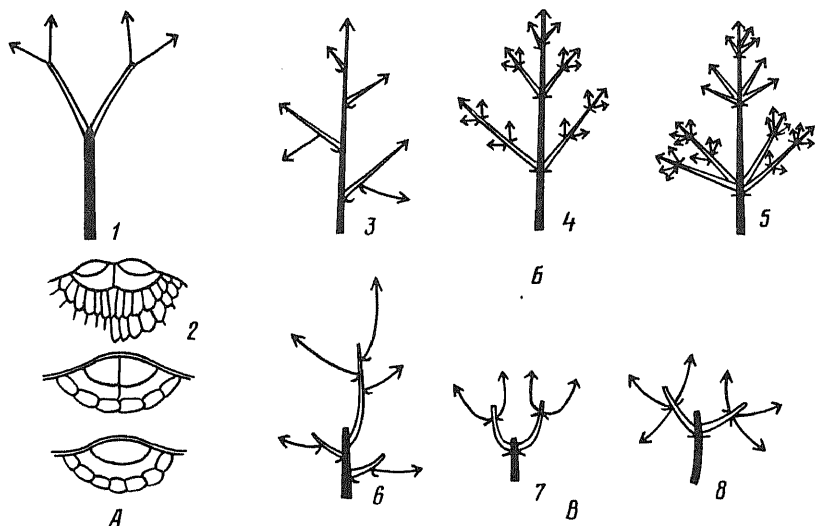


Рис. 94. Типы ветвления и системы осей (схема):

А — верхушечное ветвление, Б — боковое ветвление, моноподиальная система, В — боковое ветвление, симподиальная система; 1 — дихотомия, 2 — раздвоение верхушечной клетки (водоросль), 3 — очередное расположение осей, 4 — супротивное, 5 — мутовчатое, 6 — монохазий, 7 — дихазий, 8 — плейохазий.

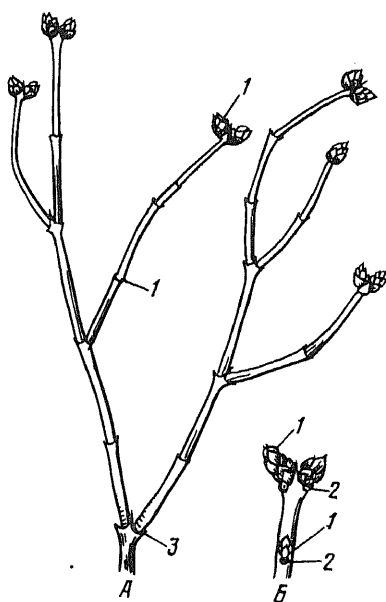
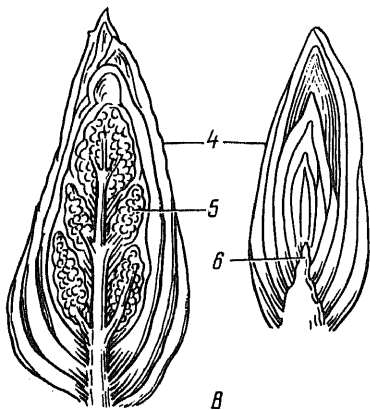


Рис. 95. Ветка сирени:

А — общий вид, Б — верхушка побега, В — почки (продольный разрез); 1 — боковая почка, 2 — листовая рубец, 3 — граница годовичного прироста, 4 — почечные чешуйки, 5 — зачаточное соцветие, 6 — конус нарастания.



хушек стебля гибнут (например, некоторые пальмы). Поэтому в сухом (аридном) и холодном климатах практически все многолетние растения имеют симподиальное нарастание. Для влажных тропиков характерны растения с моноподиальным нарастанием.

Возможность симподиального нарастания широко используют в практике. На этом явлении основаны приемы обрезки плодовых и декоративных растений. Оно лежит в основе отрастания травостоя при покосе и пастьбе скота.

Ветвление. Ветвление бывает двух типов: верхушечное и боковое. При *верхушечном (дихотомическом)* ветвлении происходит разделение конуса нарастания на две или большее число осей (см. рис. 94, А). Такое ветвление свойственно низшим растениям (некоторые водоросли) и лишь немногим высшим (плауновидные, некоторые папоротниковидные). При *боковом* ветвлении новые оси возникают ниже верхушки (см. рис. 94, Б, В).

В результате одного или нескольких ветвлений образуется *система осей*. При боковом ветвлении система осей может быть или *моноподиальной* — при моноподиальном нарастании, или *симподиальной* — при симподиальном нарастании (см. рис. 94, Б, В; рис. 95).

Особую форму ветвления представляет *кущение*, при котором наиболее крупные боковые разветвления образуются только у



Рис. 96. Направление роста побегов:

А — вертикальное (ортотропное), Б — горизонтальное (плагиотропное); 1 — прямостоячий (кукуруза), 2 — цепляющийся (виноград), 3 — выющийся (хмель), 4 — стелющийся (вербейник), 5 — ползучий (клевер).

основания побегов, обычно из приземных и подземных почек. Этот участок побега называют *зоной кущения*. Кущение свойственно кустарникам, многолетним, а иногда и однолетним травам.

У некоторых растений боковые почки на оси первого порядка недоразвиваются и не образуют боковых разветвлений. Такие растения имеют *неразветвленный* стебель (большинство пальм, дынное дерево, агава).

Направление роста. Вертикально растущие побеги могут быть *прямостоячими, цепляющимися, вьющимися*. Побеги, лежащие на земле, называют *стелющимися*. Если стелющийся побег образует придаточные корни, его называют *ползучим*. Побеги могут менять направление роста, тогда их называют *приподнимающимися, восходящими* (рис. 96).

МЕТАМОРФИЗИРОВАННЫЕ ПОБЕГИ

Возникновение их часто связано с выполнением функций вместилища запасных продуктов, перенесения неблагоприятных условий года, вегетативного размножения.

Корневище — это многолетний подземный побег с горизонтальным, восходящим или вертикальным направлением роста, выполняющий функции накопления запасных продуктов, возобновления, вегетативного размножения. Корневище имеет редуцированные листья в виде чешуек, почки, придаточные корни. Запасные продукты накапливаются в стеблевой части. Нарастание и ветвление происходит так же, как у обычного побега. Корневище отличают от корня по наличию листьев и отсутствию корневого чехлика на верхушке. Корневище может быть длинным и тонким (пырей) или коротким и толстым (ирис; рис. 97, Б, В). Ежегодно из верхушечной и пазушных почек образуются надземные однолетние побеги. Старые части корневища постепенно отмирают. Растения с горизонтальными длинными корневищами, формирующими много надземных побегов, быстро занимают большую площадь, и если это сорняки (пырей), то борьба с ними довольно затруднительна. Такие растения используют для закрепления песков (колосняк, аристид). В луговодстве злаки с длинными горизонтальными корневищами называют *корневищными* (полевица, мятлик), а с короткими — *кустовыми* (тимopheевка, белоус). Корневища встречаются в основном у многолетних травянистых растений, но иногда у кустарников (бересклет) и кустарничков (брусника, черника).

Клубень — это утолщенная часть побега, вместилище запасных продуктов. Клубни бывают надземными и подземными. *Надземный* клубень представляет собой утолщение главного (кольраби; рис. 97, Е) или бокового (тропические орхидеи) побега и несет нормальные листья. *Подземный* клубень — утолщение гипокотыля (цикламен) или недолговечного подземного побега — *столона* (картофель) (см. рис. 97, А). Листья на под-

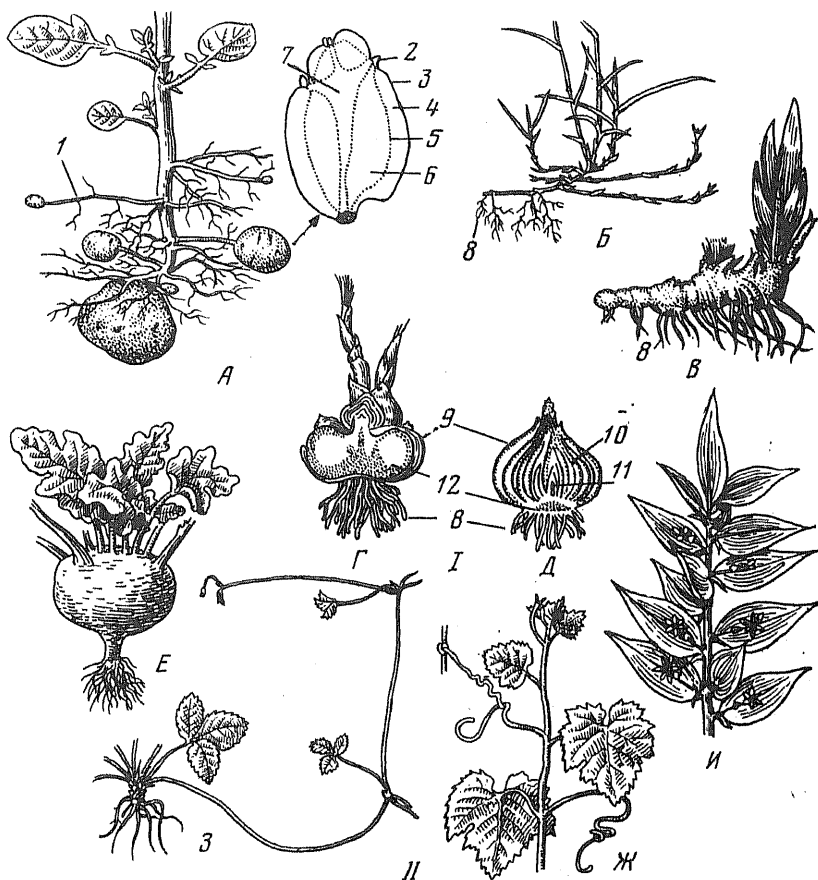


Рис. 97. Метаморфизированные органы побегового происхождения:

I — подземные, II — надземные; А — клубень (картофель), Б—В — корневище (Б — ирис, В — пырей), Г — клубнелуковица (шафран), Д — луковица (лук), Е — клубень (кольраби), Ж — усик (виноград), З — ус (земляника), И — филлокладий (иглица); 1 — столон, 2 — почка, 3 — перидерма, 4 — кора и наружная флоэма, 5 — камбий, 6 — ксилема и внутренняя флоэма, 7 — сердцевина, 8 — придаточные корни, 9 — сухая чешуя, 10 — сочная чешуя, 11 — почка, 12 — донце.

земном клубне редуцируются, в пазухах их находятся почки, называемые *глазками*.

Надземный столон — это недолговечный ползучий побег, служащий для распространения (захвата территории) и вегетативного размножения. Он имеет длинные междоузлия и зеленые листья. На узлах образуются придаточные корни, а из верхушечной почки — укороченный побег (*розетка*), который после отмирания stolона продолжает самостоятельное существование. Нарастает надземный столон симподиально. Надземные stolоны, утратившие функцию фотосинтеза и выполняющие в основном

функцию вегетативного размножения, иногда называют *усами* (земляника) (рис. 97, И).

Луковица — это укороченный стебель (*донце*), несущий многочисленные, тесно сближенные листья и придаточные корни. На верхушке донца находится почка. У многих растений (лук, тюльпан, гиацинт и др.) из этой почки образуется надземный побег, а из боковой пазушной почки формируется новая луковица (см. рис. 97, Д). Наружные чешуи в большинстве случаев сухие, пленчатые и выполняют защитную функцию, внутренние — мясистые, заполненные запасными продуктами. По форме луковицы бывают шаровидные, яйцевидные, сплюснутые и т. д.

Клубнелуковица внешне похожа на луковицу, но все листовые чешуи у нее сухие, а запасные продукты откладываются в стеблевой части (шафран, гладиолус) (см. рис. 97, Г).

Колючки имеют различное происхождение — из побега (яблоня, груша, терн, боярышник, гледичия, цитрусовые), листа (барбарис) или его частей: рахиса (астрагал), прилистников (акация белая), участка пластинки (сложноцветные; см. рис. 55). Колючки характерны для растений жарких сухих местообитаний.

Усики образуются из побега (виноград), листа (тыквенные) или его частей: рахиса и нескольких листочков (горох), пластинки (чина), прилистников (сассапариль). Служат для прикрепления к опоре (см. рис. 97, Ж; 98, Б).

Филлокладии — это плоские листовидные побеги, расположенные в пазухах редуцированных листьев. На них образуются цветки. Встречаются у растений преимущественно засушливых местообитаний (иглица, филлантус; см. рис. 97, З).

Ловчие аппараты — видоизмененные листья, свойственные насекомоядным растениям (росянка, мухоловка, см. рис. 106).

Имеют форму кувшинчиков (см. рис. 98, А), урночек, пузырьков или же захлопывающихся и завертывающихся пластинок. Небольшие насекомые, попадая в них, погибают, растворяются при помощи ферментов и потребляются растениями в качестве пищи.

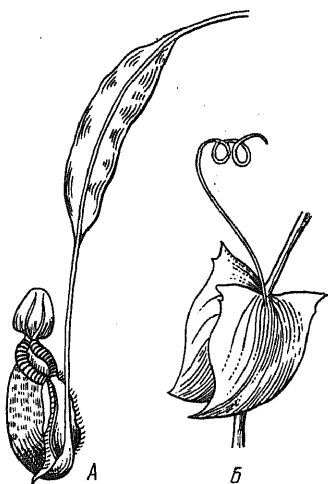


Рис. 98. Метаморфизированные органы листового происхождения:

А — ловчий аппарат (нелентес), Б — усик (чина).

Вопросы для самоконтроля

1. Какие органы называют вегетативными, а какие — репродуктивными?
2. Какая симметрия может быть у органов растений?
3. Что такое полярность, геотропизм?
4. В связи с чем происходит видоизменение вегетативных органов? Какие органы называют аналогичными и какие — гомологичными? Всегда ли гомологичные органы непохожи друг на друга?
5. Какой из вегетативных органов зародыша трогается в рост первым при прорастании семени? Какое это имеет биологическое значение?
6. Что такое корень, каковы его функции?
7. Какие бывают корни по происхождению, форме, экологии?
8. Что такое корневая система? Какие бывают типы корневых систем по происхождению и по форме?
9. Из каких зон состоит корень? Каковы строение и функции каждой из них? Что представляет собой корневой волосок?
10. Какие комплексы тканей можно выделить при первичном строении корня? Из каких тканей состоит каждый из них?
11. Каково строение зоны проведения у однодольных и двудольных растений?
12. Как происходит переход корня от первичного строения к вторичному?
13. Из каких комплексов тканей состоит корень при вторичном строении?
14. Из каких частей растения образуется корнеплод? В чем отличие корнеплода от корневого клубня? Это гомологичные органы или аналогичные?
15. В каких частях корня откладываются запасные продукты у моркови, репы, свеклы?
16. Функцию какой зоны корня выполняет микориза? В чем отличие эктотрофной микоризы от эндотрофной?
17. В какой части корня поселяются клубеньковые бактерии и какую пользу приносят они растению?
18. Почему сожительство грибов и бактерий с корнями высшего растения называют симбиозом?
19. Что такое стебель, каковы его функции?
20. Где и как формируется первичное строение стебля?
21. Из каких тканей состоят первичная кора и центральный цилиндр при первичном строении?
22. В чем сходство и различие первичного строения стебля и корня?
23. Как происходит переход стебля во вторичное строение? У каких растений оно встречается?
24. Из каких тканей состоят кора и центральный цилиндр при вторичном строении стебля?
25. Каковы различия в микроскопической структуре стебля и корня при вторичном строении?
26. Каковы особенности строения стеблей у древесных растений? Как закладывается у них прокамбий?
27. Каковы причины образования годичных колец вторичной древесины? Что такое ядровая древесина и заболонь?
28. Каковы особенности структуры флоэмы и ксилемы у хвойных?
29. Какие основные типы строения у стеблей травянистых растений?
30. Как закладывается прокамбий при переходном и пучковом строении стебля и как дифференцируется камбий?
31. Каковы основные различия в микроскопической структуре стеблей травянистых и древесных растений?
32. Каковы особенности структуры стебля однодольных растений?
33. Чем отличается строение стебля однодольных от строения стебля травянистых двудольных?
34. Что такое лист, каковы его функции?
35. Как происходит листопад? Каково его биологическое значение?
36. Какие выделяют формации листьев? Что такое гетерофиллия?
37. В чем отличие простого листа от сложного? Как классифицируют простые и сложные листья?
38. Каков общий план строения дорсивентрального и изолатерального листьев?

39. Каковы особенности строения хвоя?
40. Что такое побег? Что называют узлом, междоузлем, пазухой листа? Какие побеги называют удлиненными, укороченными?
41. Что такое почка? Какова ее структура? Как классифицируют почки по назначению, защищенности, местоположению?
42. Какие бывают варианты листорасположения?
43. В чем отличие побега с моноподиальным нарастанием от побега с симподиальным нарастанием? Какое биологическое и практическое значение имеет симподиальное нарастание?
44. В чем отличие верхушечного ветвления от бокового? Какие бывают системы осей при боковом ветвлении? Что такое кущение?
45. Что такое корневище? Как отличить корневище от корня?
46. Каково происхождение клубней? Чем доказать, что клубень картофеля и луковица лука имеют побеговое происхождение?
47. Как отличить луковицу от клубнелуковицы?
48. Какое происхождение могут иметь колючки, усики?

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ НА СТРУКТУРУ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ

Растения, приспособившиеся к какому-то одному фактору внешней среды, имеющему важное формообразовательное значение, объединяют в экологические группы.

По отношению к влаге выделяют следующие экологические группы.

Ксерофиты — растения, живущие в условиях значительного недостатка влаги (постоянного или временного) (виды родов: маслина, сорго, полынь и др.). Для ксерофитов характерны различные приспособления, уменьшающие транспирацию: толстые кутикула и наружная стенка эпидермы (виды рода сахарный тростник; семейства пальмовые; рис. 99), густое опушение, расположение устьичных аппаратов в углублениях (виды рода олеандр; рис. 100), мелкоклеточность тканей и одревеснение клеточных стенок, свертывание листьев (виды рода ковыль; рис. 101), редукция листьев (виды родов: эфедра, саксаул) и др. Некоторые растения (суккуленты) накапливают в корнях и листьях большой запас воды (виды родов: молодило, алоэ; сем. кактусовые), образуют мощную корневую систему (виды рода бодяг; рис. 102).

Мезофиты — растения, живущие в условиях достаточно умеренного увлажнения. Структура их корней, стеблей, листьев служит эталоном (см. с. 58—98).

Гидрофиты — растения, обитающие в водной среде (виды родов: стрелолист, сусак, кувшинка и др.). Одни из них полностью погружены в воду (виды рода роголистник), другие — частично. Они либо прикрепляются ко дну водоема [виды родов: кувшинки (см. рис. 201), кубышка], либо свободно плавают в воде (виды родов: сальвиния, ряска). Для них характерны большая поверхность органов, тонкие листья, отсутствие кутикулы, наличие

больших межклетников, заполненных воздухом (см. рис. 37), слабо развитые сосуды.

Гигрофиты — растения, живущие при повышенной влажности почвы и воздуха (виды родов: калужница, белокрыльник, рогуз, манник, рис и др.). У некоторых из них отсутствуют приспособления для уменьшения транспирации: клетки эпидермы тонкостенные, кутикула тонкая, устьичные аппараты расположены вровень с поверхностью листа, клетки крупные, лежат рыхло. У других имеются приспособления для быстрого скатывания воды с поверхности листа: гладкая кутикула, капельные острия (виды рода фикус; рис. 103).

По отношению к свету выделяют следующие экологические группы.

Тенелюбивые растения (сциофиты) живут в условиях постоянного затенения. Это преимущественно травы нижнего яруса леса (виды родов: кислица, вороний глаз; отдел Папоротниковидные и др.). Они имеют тонкие вытянутые стебли с неразвитыми механическими тканями, содержат мало хлоропластов (этиолированные). Листья тонкие,

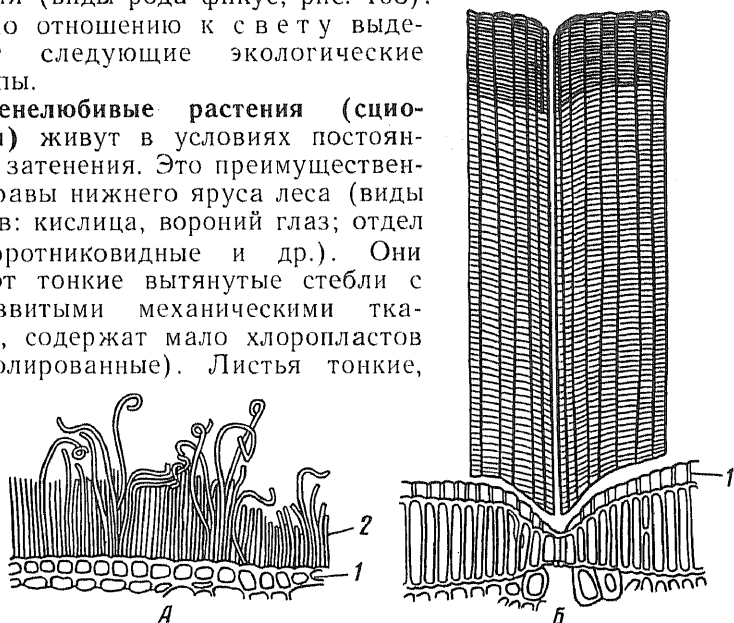
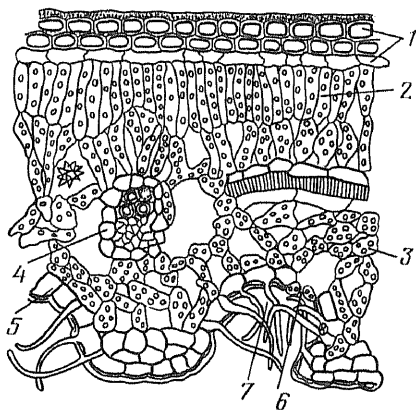


Рис. 99. Восковой налет на эпидерме:

А — узел сахарного тростника, Б — лист пальмы; 1 — эпидерма, 2 — восковой налет.

Рис. 100. Лист олеандра (поперечный разрез):

1 — многослойная верхняя эпидерма, 2 — палисадная паренхима, 3 — губчатая паренхима, 4 — проводящий пучок, 5 — нижняя эпидерма, 6 — устьичный аппарат, 7 — углубление (крипта).



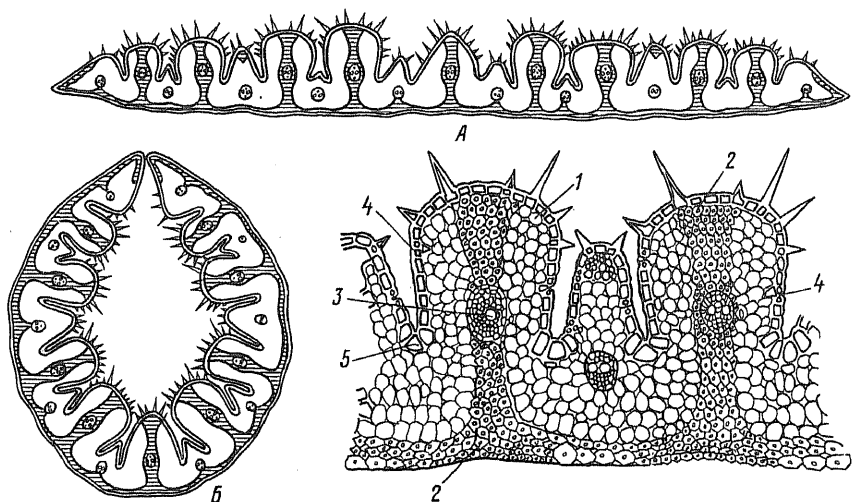


Рис. 101. Лист ковыля (поперечный разрез):

А — развернутый лист, Б — свернутый лист; 1 — ассимиляционная паренхима, 2 — механическая ткань, 3 — проводящий пучок, 4 — устьичный аппарат в эпидерме, 5 — моторные клетки в эпидерме.

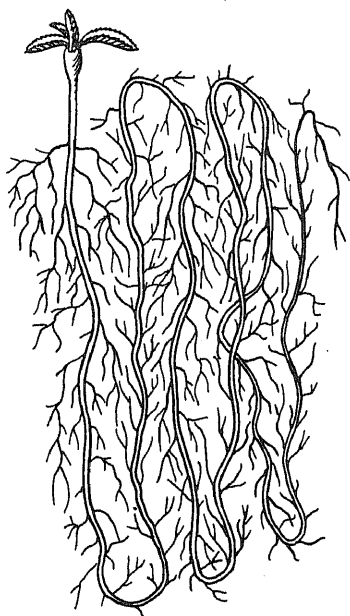


Рис. 102. Проросток бодяка бесстебельного.

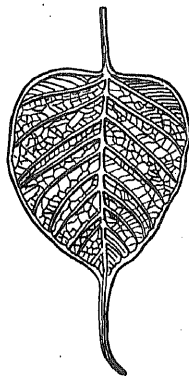


Рис. 103. Лист фикуса с капельным острием.

толщина слоя палисадной паренхимы относительно небольшая, клетки крупные, с крупными хлоропластами, содержащими много хлорофилла.

Светолюбивые растения (гелиофиты) не выносят затенения, растут на открытых местах (виды родов: картофель, томаты, свекла и др.). Листья у них более толстые, слой палисадной паренхимы мощный, мезофилл пронизан густой сетью проводящих пучков, число устьичных аппаратов на единицу поверхности листа большое. Клетки палисадной паренхимы более мелкие, содержат бедные хлорофиллом хлоропласты. Однако на единицу объема клетки приходится больше хлоропластов, чем у тенелюбивых растений.

Теневыносливые растения лучше растут на открытых местах, однако способны выносить и затенение (виды родов: лиственница, береза, сосна, дуб и др.).

В пределах кроны одного растения различают *световые* и *теневые* листья (рис. 104). Многие признаки световых листьев совпадают с признаками ксерофитов, так как яркому освещению всегда сопутствуют нагревание и повышенная транспирация, а признаки теневых листьев часто совпадают с признаками гигрофитов.

В дождевых тропических лесах в условиях глубокого затенения образовались особые жизненные формы растений, выносящие основную массу побегов в верхние ярусы к свету: лианы и эпифиты.

Лианы — это быстрорастущие лазающие растения, которые, используя твердую опору, продвигаются к свету (виды родов: плющ, лимонник, актинидия, виноград и др.). *Эпифиты* — травянистые растения, поселяющиеся на стволах других растений

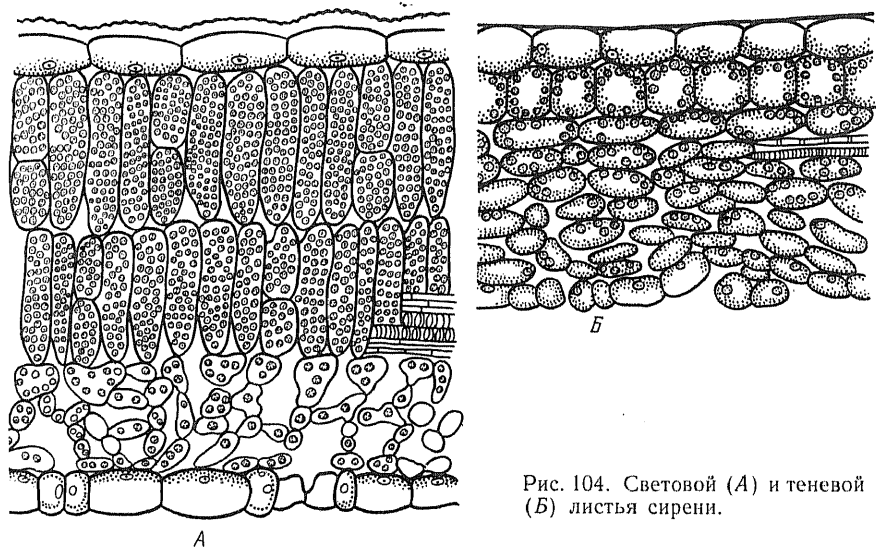


Рис. 104. Световой (А) и теневой (Б) листья сирени.

высоко над землей, питаются самостоятельно (виды сем. орхидные и др.).

По отношению к почве выделяют следующие экологические группы.

Олиготрофы — растения, живущие на очень бедных минеральными солями субстратах (на верховых болотах, песках и др.). Им свойственны ксероморфные признаки, которые сочетаются с наличием больших межклетников, способствующих аэрации и восполнению недостатка кислорода (виды родов: белоус, вереск, клюква, багульник и др.).

Галофиты — растения, живущие на сильно засоленных субстратах (виды родов: солерос, сарсазан, сведа и др.). Они также имеют черты ксероморфизма, хотя избыток солей часто сочетается с избытком влаги (морские побережья, мокрые солонцы). Клетки галофитов имеют высокий осмотический потенциал. Это необходимое условие поглощения воды. Среди них часто встречаются суккуленты. У других имеются мелкие жесткие листья, покрытые железками, выделяющими соли, которые накапливаются на поверхности листа в виде кристалликов.

Таким образом, в результате взаимодействия растений с окружающей средой и естественного отбора у них возникают новые физиологические свойства и признаки структуры, наиболее целесообразные в условиях конкретной экологической обстановки. Виды и внутривидовые отдельности, обладающие такими целесообразными признаками, оказываются наиболее приспособленными (адаптированными) к данным экологическим условиям. Такие виды и их комплексы — великолепные индикаторы (показатели) тех компонентов среды, к которым они адаптированы.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

Жизненная форма (*биоморфа*) — это внешний облик растения, сложившийся на уровне популяции* под влиянием условий среды обитания. Морфофизиологическое обособление жизненной формы происходит под контролем генетического кода. Жизненная форма служит этапом (квантом) формообразовательного процесса — эволюционного морфогенеза.

Учение о жизненных формах составляет крупный раздел морфологии. Впервые этот термин появился в качестве научного в работах Йох. Варминга (1884 г.) — основателя экологической географии растений.

По внешнему виду (*габитусу*) и продолжительности жизни выделяют следующие жизненные формы:

деревья — многолетние растения с одревесневающими надземными частями, с хорошо выраженным одним стволом, высотой не ниже 2 м;

* Часть населения вида, свойственная определенному растительному сообществу (фитоценозу).

кустарники — многолетние растения с одревесневающими надземными частями, в отличие от деревьев имеют несколько стволов, так как ветвление начинается от основания стебля;

кустарнички — сходны с кустарниками, но не выше 50 см;

полукустарники — отличаются от кустарников тем, что у них одревесневают только нижние части побегов, а верхние ежегодно отмирают;

лианы — растения с вьющимися, цепляющимися, лазающими стеблями;

суккуленты — многолетние растения с сочными побегами, содержащими запас воды;

травы — надземная часть ежегодно отмирает; у многолетних трав под землей сохраняются корневища, луковицы, клубни, у однолетних отмирает и подземная часть.

В 1903 г. датский ученый К. Раункиер, обобщив имеющиеся знания, создал систему жизненных форм покрытосеменных, широко распространенную до сих пор. Система эта выгодно отличается от других удивительной простотой построения и последовательностью. В основу ее положен не внешний облик растений, а важные морфофизиологические особенности. Физиологический принцип ее — реакции растений на сезон покоя; морфологический — положение почек возобновления по отношению к поверхности почвы и способы их защиты в течение неблагоприятного времени года. Здесь она приведена в сокращенном виде (рис. 105):

фанерофиты (*Ph*) — растения с почками возобновления, находящимися выше 25 см над поверхностью почвы;



Рис. 105. Типы жизненных форм по Раункиеру:

1 — фанерофиты; 2—3 — хамефиты; 4 — гемикриптофиты; 5—6, 8—10 — криптофиты; 7 — терофиты (черным отмечены остающиеся на зиму части, белым — отмирающие).

хамефиты (*Ch*) — растения с низко расположенными почками возобновления (не выше 25 см над поверхностью почвы);

гемикриптофиты (*H*) — растения с почками возобновления, находящимися на уровне поверхности почвы, защищенными мертвым покровом или верхним слоем самой почвы;

криптофиты (*K*) — растения, у которых почки возобновления находятся под землей или под водой;

терофиты (*T*) — однолетники, переносящие неблагоприятное время года в виде семян.

Система К. Раункиера универсальна, она охватывает все жизненные формы, дислоцированные в разных эколого-географических районах земного шара. Эта система не только классифицирует жизненные формы покрытосеменных, но демонстрирует их эволюцию — от деревьев к травам. Состав жизненных форм может быть показателем (индикатором) климатических условий страны. К. Раункиер разработал и применил метод статистического анализа при изучении закономерностей распространения и распределения жизненных форм.

АВТОТРОФНЫЕ И ГЕТЕРОТРОФНЫЕ РАСТЕНИЯ

Автотрофными называют растения, которые синтезируют все необходимые для построения тела органические вещества из неорганических (воды, газа, минеральных веществ почвы).

К ним относят зеленые растения (подавляющее большинство высших растений, а также водоросли), способные образовывать органические вещества при помощи энергии солнечного света (фотосинтез), и бесхлорофилльные низшие растения (некоторые группы водных и почвенных бактерий), которые для синтеза органических веществ используют химическую энергию, выделяемую при окислении сероводорода, водорода и других веществ (хемосинтез). Другие низшие растения осуществляют синтез с помощью пигментов бактериохлорофилла и бактериопурпурина без выделения кислорода.

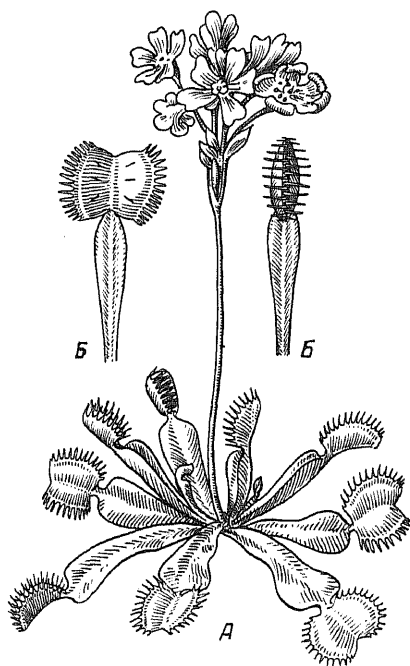


Рис. 106. Мухоловка:

А — общий вид, Б — лист раскрытый и сложенный.

Гетеротрофными называют растения, неспособные синтезировать органические вещества из неорганических. К ним относят большинство бактерий и грибы. Они питаются готовыми органическими веществами за счет живых организмов (*паразиты*) или за счет остатков отмерших организмов (*сапрофиты*). Паразиты вызывают болезни растений, животных и человека, сапрофиты минерализуют трупы растений и животных.

Имеется еще группа высших растений, частично или полностью утративших хлоропласты и переходящих к питанию органическими веществами — паразитизму [виды родов: повилика (см. рис. 224), заразиха, подбельник и др.]. На разных ступенях регресса автотрофности и перехода к гетеротрофности стоят насекомоядные растения, у которых листья превращены в ловчие аппараты [виды родов: росянка, мухоловка (рис. 106), непентес (см. рис. 98)].

Таким образом, автотрофные растения синтезируют органические вещества, а гетеротрофные их разлагают, осуществляя круговорот веществ в природе.

Вопросы для самоконтроля

1. Под действием каких причин происходит обособление экологических групп растений и жизненных форм?
2. Что такое экологическая группа? Какие существуют экологические группы растений по отношению к влаге, свету, почве?
3. Что такое жизненная форма? Как классифицируют жизненные формы?
4. В чем различие между автотрофными и гетеротрофными растениями? Как питаются паразиты и сапрофиты?

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ

ЦВЕТОК

Представляет собой видоизмененный укороченный побег, приспособленный для образования спор и гамет, для полового процесса, в результате которого образуются семена и плод.

Стеблевая часть цветка представлена *цветоножкой* и *цветоложем* (рис. 107). Цветоложе может иметь разнообразную форму — от конической до плоской и даже вогнутой в виде бокала (рис. 108). На цветоложе размещены видоизмененные листья (*цветолистки*): *чашелистики*, *лепестки*, *тычинки*, *пестики*. Чаще они располагаются кругами (мутовками). Такие цветки называют *циклическими*. Обычно бывает пять или четыре круга: один круг чашелистиков, один — лепестков, два или один — тычинок, один — пестиков. При спиральном расположении цветолистиков цветок называют *ациклическим*. Промежуточное положение занимают цветки *гемициклические*, у которых круговое расположение одних цветолистиков сочетается со спиральным других.

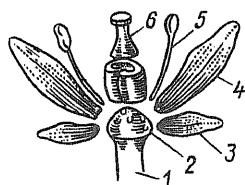


Рис. 107. Строение цветка (схема):

1 — цветоножка, 2 — цветоложе, 3 — чашелистик, 4 — лепесток, 5 — тычинка, 6 — пестик.

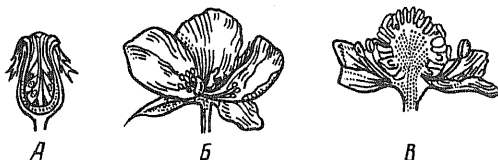


Рис. 108. Формы цветоложа:

А — вогнутое (шиповник), Б — плоское (пион), В — выпуклое (лютик).

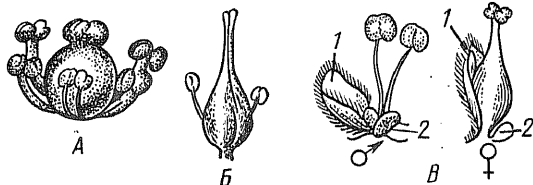


Рис. 109. Цветки без околоцветника:

А—Б — обоеполые (А — белокрыльник, Б — ясень), В — раздельнополые (ива); 1 — кроющий лист, 2 — нектарий.

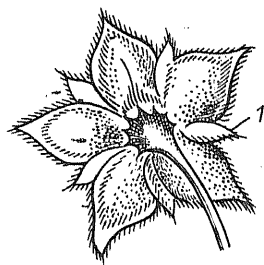


Рис. 110. Чашечка (сабельник):

1 — подчашие.

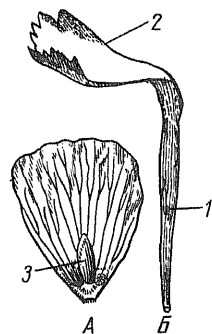


Рис. 111. Лепестки:

А — сидячий (лютик), Б — ноготковый (гвоздика); 1 — ноготок, 2 — пластинка, 3 — чешуйка, прикрывающая нектарную ямку.

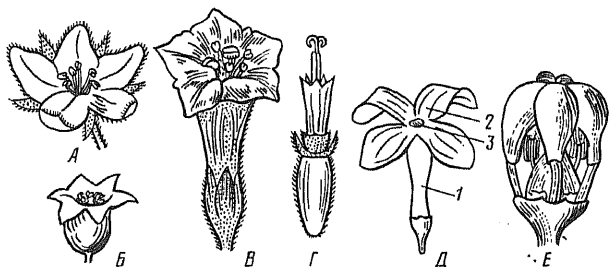


Рис. 112. Срастнoleпестные актиноморфные венчики:

А — колесовидный (вербейник), Б — колокольчатый (ландыш), В — воронковидный (табак), Г — трубковидный (подсолнечник), Д — блюдцевидный (сирень), Е — колпачковый (виноград); 1 — трубка, 2 — отгиб, 3 — зев.

Цветки, имеющие и тычинки и пестики, называют *обоеполыми* (*гермафродитными*). *Раздельнополые* цветки содержат или только тычинки, или только пестики. Соответственно различают цветки *тычиночные* и *пестичные* (рис. 109, В). Растения с тычиночными и пестичными цветками на одном экземпляре называют *однодомными* (кукуруза). Растения, у которых одни экземпляры несут только тычиночные цветки, а другие — только пестичные, называют *двудомными* (конопля).

Околоцветник — это стерильная (бесплодная, не имеющая способности к оплодотворению) часть цветка, выполняющая защитную функцию, а также функцию привлечения опылителей. Околоцветник, дифференцированный на различно окрашенные чашечку и венчик, называют *двойным*, а окрашенный в один цвет — *простым*. Простой *чашечковидный* околоцветник имеет обычно зеленый цвет, простой *венчиковидный* окрашен ярко. Цветки, не имеющие околоцветника, называют *голыми* (см. рис. 109).

Чашечка. Обычно состоит из небольших зеленых цветолистиков — *чашелистиков*. Иногда чашелистики ярко окрашены, тогда они выполняют или усиливают роль лепестков в привлечении насекомых-опылителей. Чаше чашелистики образуют один круг. Иногда же под чашечкой расположен круг листовидных образований, именуемый *подчашием* (рис. 110). Подчашие образуется из прицветников или прилистников. Чашелистики бывают свободными (чашечка *свободнолистная*, или *раздельнолистная*) или с более или менее сросшимися основаниями (чашечка *сростнолистная*, или *спайнолистная*).

Венчик обычно состоит из цветолистиков более крупных, чем чашелистики, и ярко окрашенных — *лепестков*. Лепестки могут срастаться между собой, хотя бы частично, или оставаться свободными. Различают два типа венчиков: *свободнолепестные* (*раздельнолепестные*) и *сростнолепестные* (*спайнолепестные*).

Если в свободнолепестном венчике лепесток сужен к основанию, как лист в черешок, то это *ноготковый* лепесток. Если основание широкое, лепесток называют *сидячим* (рис. 111). Чаше встречаются промежуточные формы лепестков.

В сростнолепестном венчике различают трубковидно сросшуюся нижнюю часть венчика — *трубку*, верхнюю часть венчика, обычно расширенную и отогнутую, расположенную перпендикулярно к трубке — *отгиб* и границу между трубкой и отгибом — *зев* (рис. 112).

Венчик, как и чашечка, может быть: *актиноморфным* (правильным, полисимметричным), когда через него можно провести две или больше плоскостей симметрии (см. рис. 112), *зигоморфным* (неправильным, моносимметричным), когда можно провести только одну плоскость симметрии (рис. 113), *асимметричным*, когда нельзя провести ни одной плоскости симметрии (канна, орхидеи).

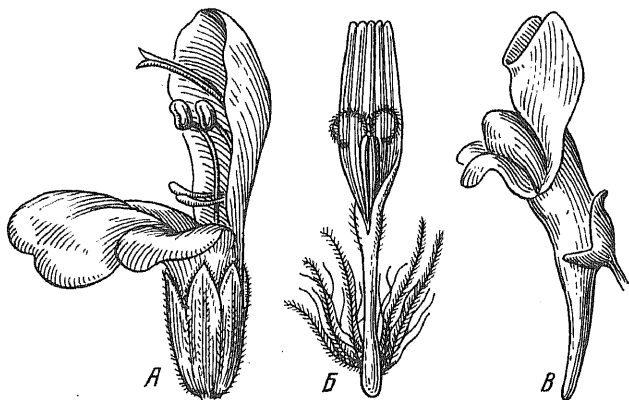


Рис. 113. Сростнолепестные зигоморфные венчики:

А — двугубый (шалфей), Б — язычковый (тау-сагыз), В — шпористый (льнянка).

Актиноморфные сростнолепестные венчики классифицируют по длине трубки, форме и величине отгиба (см. рис. 112):

колесовидный — трубка мала или почти отсутствует, а отгиб развернут в плоскость;

воронковидный — трубка крупная, воронковидная, отгиб сравнительно небольшой;

колокольчатый — трубка сферическая, чашеобразная, постепенно переходящая в малозаметный отгиб;

трубковидный — трубка цилиндрическая, без отгиба или с коротким отгибом;

блюдцевидный — трубка цилиндрическая, с широким отгибом;

колпачковый — лепестки срastaются верхушками (виноград).

Среди зигоморфных сростнолепестных венчиков наиболее часто встречаются следующие (см. рис. 113):

двугубый — отгиб состоит из двух неодинаковых губ: верхней и нижней;

язычковый — от трубки отходят сросшиеся лепестки, имеющие вид язычка;

шпористый — лепестки образуют полый вырост, именуемый шпорцем; бывают и у свободнолепестных зигоморфных и актиноморфных венчиков.

Андроцей — это совокупность тычинок одного цветка. Число тычинок в андроее колеблется в больших пределах — от одной до нескольких сотен. Тычинки могут быть или свободными (*свободный андроцей*), или в различной степени сросшимися (*сросшийся андроцей*) (рис. 114). Если срастаются все тычинки, то их называют *однобратственными*, если одна тычинка остается свободной — *двубратственными*, и если тычинки срастаются в несколько

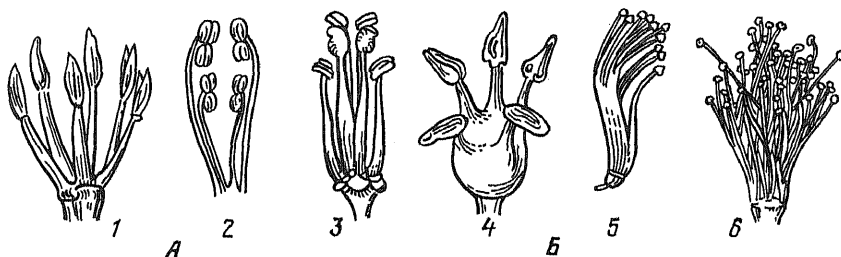
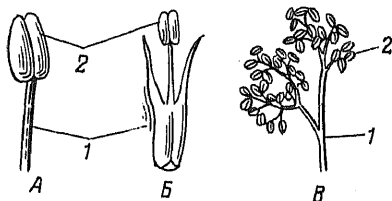


Рис. 114. Андроец:

А — сросшийся, Б — свободный; 1 — однобратственные (вербейник), 2 — двубратственные (лидвенец), 3 — многобратственные (зверобой), 4 — равные тычинки (тюльпан), 5 — двусильные (губоцветные), 6 — четырехсильные (крестоцветные).

Рис. 115. Тычинки:

А — с простой тычиночной нитью (роза), Б — тычиночная нить с зубцами (лук), В — с ветвистой тычиночной нитью (клещевина); 1 — тычиночная нить, 2 — пыльник.



групп — *многобратственными* (рис. 114, А). По высоте относительно друг друга тычинки могут быть одинаковыми или разными — *двусильными*, когда две тычинки выше других, *трехсильными* и т. д. (рис. 114, Б).

Тычинка. В типичном случае тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника.

Тычиночные нити у большинства растений простые, неветвящиеся. Но иногда они имеют боковые выросты разнообразной формы или ветвятся (рис. 115). Если тычиночная нить отсутствует, то тычинку называют *сидячей*.

Пыльник обычно состоит из двух половин, называемых *теками*, соединенных между собой *связником*. Иногда связник рассматривают как самостоятельную третью часть тычинки, однако под микроскопом ткань его неотличима от ткани пыльника. В каждой из тек находится по два *гнезда*, или *пыльцевых мешка* (рис. 116). Снаружи пыльника имеется однослойная эпидерма. Это все, что осталось от *микроспорофилла**. Глубже расположенные ткани принадлежат микроспorangию. Субэпидермальный слой называют *эндотецием*. Клетки его рано теряют живое содержимое, а стенки на обращенной внутрь стороне клетки несут *фиброзные пояски*, способствующие вскрытию пыльника. За эндотецием в молодом пыльнике расположены *средний* слой и *выстилающий* слой, или *тапетум*. Клетки тапетума крупные, с густой цитоплазмой и с несколькими ядрами. В центре

* Видоизмененный лист, на котором образуются микроспorangии.

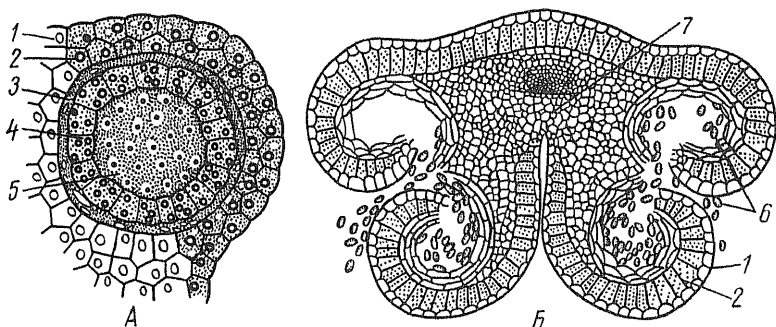


Рис. 116. Пыльник (поперечный разрез):

А — пыльцевое гнездо молодого пыльника, Б — зрелый пыльник; 1 — эпидерма, 2 — эндотей, 3 — средний слой, 4 — тапетум, 5 — спорогенная ткань, 6 — пыльца, 7 — связник.

каждого гнезда имеется *спорогенная* ткань, из клеток которой образуются *микроспоры*, а затем *пыльца*. По мере созревания пыльника клетки тапетума и среднего слоя исчезают, так как содержимое их идет на питание растущих микроспор и пыльцы. Строение пыльцы довольно однообразно, но структура ее покрова — *спородермы* — отличается разнообразием.

У некоторых видов растений часть тычинок не имеет пыльников и представлена лишь тычиночными нитями. Такие бесплодные тычинки называют *стаминодиями* (лен). Иногда стаминодии имеют вид окрашенных лепестковидных пластинок (у канны).

Гинецей — это совокупность плодолистиков (мegasporофиллов*) одного цветка, образующих один или несколько пестиков. Гинецей, состоящий из одного плодолистика, образующего один пестик, называют *одночленным*, а из нескольких плодолистиков — *многочленным*. Многочленный гинецей может быть *апокарпным*, если плодолистики не срастаются между собой и образуют несколько пестиков, и *ценокарпным*, если плодолистики срастаются в один пестик (рис. 117). Ценокарпный гинецей состоит из стольких плодолистиков, сколько отдельных столбиков несет завязь или лопастей — рыльце и сколько гнезд или швов имеет завязь. При этом надо учитывать всю совокупность перечисленных признаков, так как один из них не всегда указывает точно на число плодолистиков.

Пестик. Это закрытоеместилище *семязачатков* (*семяпочек*), образовавшееся вследствие срастания краев одного или нескольких плодолистиков. Пестик состоит из *завязи*, вздутой части, где находятся семязачатки, *столбика* и *рыльца*, воспринимающего пыльцу. Иногда столбик отсутствует, тогда рыльце будет *сидячим* (см. рис. 117, Г).

* Орган листовой структуры, несущий семязачатки.

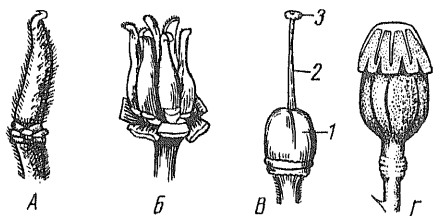


Рис. 117. Гинецей:

А — апокарпный одночленный (сокирки),
Б — апокарпный многочленный (сусак),
В—Г — ценокарпный (*В* — махорка, *Г* — мак); 1 — завязь, 2 — столбик, 3 — рыльце.

Рис. 118. Типы завязей (схема):

А—Б — верхняя, *В* — нижняя, *Г* — полунижняя.

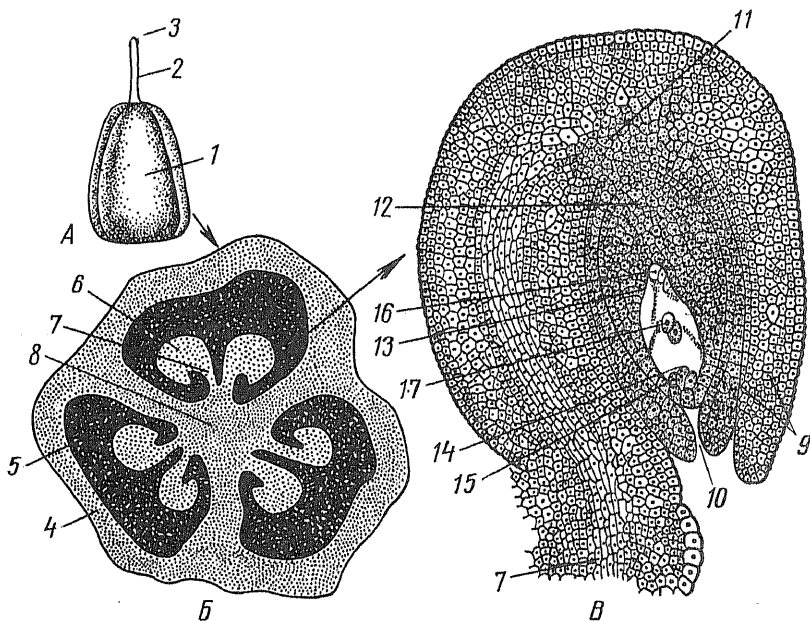
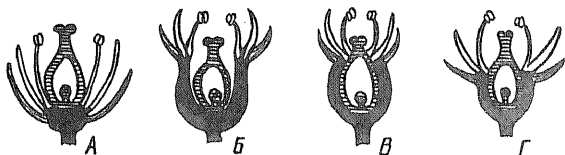


Рис. 119. Гинецей пролески:

А — общий вид, *Б* — поперечный разрез завязи, *В* — семязачаток; 1 — завязь, 2 — столбик, 3 — рыльце, 4 — стенка завязи, 5 — гнездо, 6 — семязачаток, 7 — фуникулус, 8 — плацента, 9 — интегумент, 10 — микропиле, 11 — халаза, 12 — нуцеллус, 13 — зародышевый мешок, 14 — яйцеклетка, 15 — синергиды, 16 — антиподы, 17 — центральная клетка.

Завязь в зависимости от положения по отношению к другим частям цветка бывает верхняя и нижняя. *Верхняя* завязь располагается свободно на плоском, выпуклом или вогнутом цветоложе и образуется только плодолистиками. Ее можно легко отделить от цветоложа препаровальной иглой. В образовании *нижней* завязи, кроме плодолистиков, принимают участие и другие части цветка — чаще основания чашелистиков, лепестков и тычинок, реже цветоложе, с которыми она срастается. Поэтому отделить иглой такую завязь нельзя. Выделяют еще *полунижнюю* завязь, когда, по крайней мере, нижняя половина ее срастается с другими частями цветка (рис. 118).

В зависимости от числа не сообщающихся между собой гнезд завязи бывают *одногнездными* (если гнезда так или иначе сообщаются между собой), *двугнездными* и *многогнездными*.

Внутри завязи образуются *семязачатки*. Место прикрепления семязачатка к стенке завязи называют *плацентой* (*семяносьцем*). Семязачаток прикрепляется к плаценте *фуникулу*сом (*семянной*жкой) (рис. 119). Семязачаток снаружи имеет два покрова — *интегумента*, которые на верхушке не смыкаются, оставляя отверстие — *микропиле* (*пыльцевход*). Основание семязачатка, называемое *халазой*, находится на противоположной микропиле стороне. Под интегументами сформированного семязачатка расположена многоклеточная ткань — *нуцеллус* (*мегаспорангий*). Одна из его клеток становится *археспориальной*. Из нее образуются четыре *мегаспоры*. Одна мегаспора дает начало восьми-ядерному *зародышевому мешку*.

ФОРМУЛА И ДИАГРАММА ЦВЕТКА

Строение цветка можно выразить в виде формулы. При ее составлении пользуются следующими обозначениями: чашечка (*calyx*) — *Ca*, венчик (*corolla*) — *Co*, андроцей (*androecium*) — *A*, гинецей (*gynoecium*) — *G*, простой околоцветник (*perigonium*) — *P*.

Типы цветков имеют также условные обозначения: обоепо-
лый — ♂ (этот значок в формуле обычно опускают), пестичный — ♀, тычиночный — ♂, актиноморфный — *, зигоморфный — ↑ или ↓, асимметричный — ↯.

Число членов каждой части цветка обозначают цифрами (5-лепестный венчик — Co_5 , 6-членный андроцей — A_6), а в том случае, если их число в цветках одного и того же вида непостоянно (обычно больше 12) — значком ∞ или ∞ .

В случае срастания между собой цветочных членов число заключают в скобки (сросшийся 5-членный венчик — $Co_{(5)}$, двубратственный андроцей — $A_{(9)+1}$). Если чашечка, венчик, андроцей расположены несколькими кругами, то цифры, указывающие на число членов в отдельных кругах, соединяют значком + ($Co_{(5+5)}$).

Формула должна отражать число плодолистиков, образовавших гинецей, и если их несколько, то срослись ли они между собой (ценокарпный гинецей) или каждый из плодолистиков образовал отдельный пестик (апикарный гинецей), а также какая завязь — верхняя или нижняя (ценокарпный гинецей из трех плодолистиков с нижней завязью $G_{(3)}$, одночленный гинецей с верхней завязью G_1). Таким образом, строение цветка калужницы можно выразить формулой $\ast P_5 A_{\infty} G_{\infty}$, яблони — $\ast Ca_{(5)} Co_5 A_{\infty} G_{(5)}$, гороха — $\uparrow Ca_{(5)}, Co_3 + (2) A_{(9)} + \bar{1} G_1$.

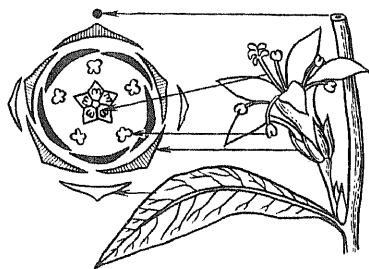


Рис. 120. Построение диаграммы цветка.

Еще более полное представление о строении цветка дает диаграмма, которая служит проекцией цветка на плоскость, перпендикулярную к его оси. Диаграммы демонстрируют не только наличие частей цветка и число членов, но и расположение их по отношению друг к другу. Для удобства принят единый способ ориентации диаграммы: ось соцветия вверх, а кроющий лист вниз.

Члены цветка обозначают всегда строго определенными фигурами (рис. 120). В случае срастания между собой отдельных членов фигуры, обозначающие их на диаграмме, соединяются дугами или прямыми линиями.

СОЦВЕТИЕ

Соцветие — это побег или система побегов, несущих цветки. На узлах осей соцветия располагаются такие же листья, как на вегетативной части побега, или видоизмененные, утратившие способность к фотосинтезу, — *прицветники*, а на узлах цветоножки — *прицветнички*.

Биологическое преимущество соцветий перед одиночными цветками несомненно. Оно заключается в повышении гарантии опыления, в уменьшении вероятности повреждения цветков неблагоприятными факторами среды, обусловленное их постепенным распусканием. Соцветия имеют большинство растений.

Классификация. Различают два типа соцветий: *сложные*, когда цветки располагаются на разветвлениях главной оси, и *простые*, когда цветки с цветоножками или без них располагаются непосредственно на главной оси.

Сложные соцветия в зависимости от способа нарастания осей делят на: *симподиальные* (определенные) — ось заканчивается цветком, распускание цветков идет от верхушки к боковым ветвям или центрально, если цветки расположены в одной плоскости; и *моноподиальные* (неопределенные) — ось нарастает



Рис. 121. Симподиальные соцветия:

А — монохазий, или завиток (эчеверия), Б — дихазий (ясколка), В — плейхазий (очиток), Г — тирс (смолевка).

неопределенно долго, расцветание цветков идет от основания к верхушке или центrostремительно, если цветки расположены в одной плоскости.

Сложные симподиальные соцветия (рис. 121):

монохазий — главная ось заканчивается цветком; под ним образуется ось второго порядка, также увенчанная цветком, и т. д.; если подцветочные оси отходят в одну сторону, то образуется *завиток*, если же попеременно то в одну, то в другую сторону — образуется *извилина*; завиток, у которого боковые разветвления укорочены, называют *клубочком*;

дихазий — под цветком образуются две супротивные оси, каждая из которых также заканчивается цветком и также дает две подцветочные оси, повторяющие такой же способ ветвления, и т. д.;

плейхазий — от главной оси, несущей один верхушечный цветок, отходит больше двух подцветочных осей, образующих мутовку из монохазиев или дихазиев;

тирс — на главной оси располагаются указанные выше соцветия, чаще имеет пирамидальную форму.

Сложные моноподиальные соцветия (рис. 122):

метелка — очень разветвленное соцветие, нижние боковые разветвления ветвятся сильнее, чем верхние;

щиток — метелка, у которой цветки расположены более или менее в одной плоскости;

сложный колос — главная ось образует разветвления, на которых расположены цветки без цветоножек; эти разветвления называют *колосками*;

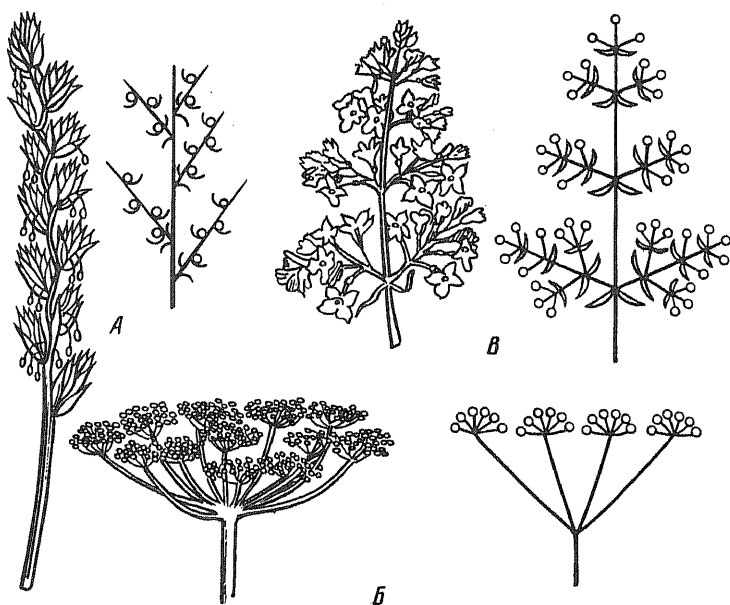


Рис. 122. Моноподиальные соцветия:

А — сложный колос (пырей), Б — сложный зонтик (укроп), В — метелка (сирень).

Сложный зонтик — расстояния между осями второго порядка укорочены, и они отходят от верхушки оси первого порядка; расстояния между цветоножками укорочены, и они расположены на верхушке оси второго порядка; нередко листья у основания осей второго порядка образуют *общую обертку*, а у основания цветоножек — *частную обертку*.

Кроме перечисленных, имеются сложные соцветия, называемые агрегатными. Они образованы сочетанием различных типов соцветий.

Простые соцветия с удлинённой осью (рис. 123):
кисть — главная ось несет цветки с цветоножками, обычно одинаковой длины;

колос — главная ось несет цветки без цветоножек;

сережка — повислый колос, то есть колос с мягкой осью; после цветения соцветие обычно опадает;

початок — колос с сильно утолщённой осью, окружен одним или несколькими листьями, так называемым *покрывалом*, или *крылом*.

Простые соцветия с укороченной осью (см. рис. 123):

зонтик — соцветие, у которого главная ось укорочена, и цве-



Рис. 123. Простые соцветия:

А — колос (вербена), Б — початок (белокрыльник) с удлиненной (А—Г) и укороченной (Д—Ж) осью, В — кисть (черемуха), Г — сережка (тополь), Д — зонтик (лук), Е — головка (клевер), Ж — корзинка (календула); 1 — покрывало, 2 — ложе, 3 — обертка.

тоножки, имеющие почти одинаковую длину, отходят от верхушки оси;

головка — зонтик, у которого цветки или без цветоножек, или очень короткие;

корзинка — верхушка главной оси разрастается в виде ложа, на котором расположены плотно сомкнутые цветки; верхушечные листья скучены и образуют *обертку*.

МИКРО- И МЕГАСПОРОГЕНЕЗ. ОПЫЛЕНИЕ. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

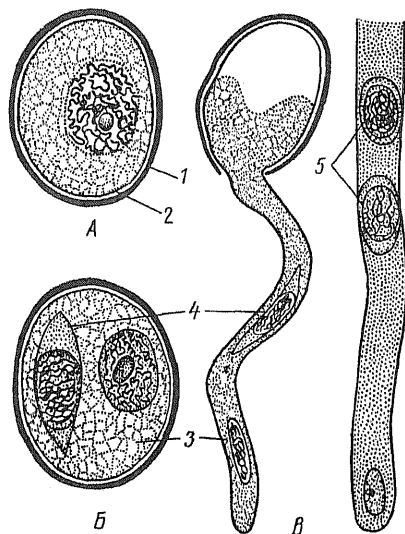
МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И ОБРАЗОВАНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Центральную часть гнезда пыльника занимают *спорогенные клетки*. Они делятся путем мейоза, и в результате из каждой клетки образуются четыре гаплоидные *микроспоры*. Микроспора имеет плотную цитоплазму и крупное ядро (рис. 124).

Микроспоры обычно еще внутри пыльника прорастают и образуют *пыльцу* (*пыльцевые зерна*). При прорастании микроспора делится путем митоза. В результате образуются малень-

Рис. 124. Микроспора (А), ее прорастание — образование мужского гаметофита пыльцы (Б) и формирование пыльцевой трубки (В):

1 — экзина, 2 — интина, 3 — клетка-трубка, 4 — генеративная клетка, 5 — спермин.



кая генеративная клетка и большая клетка-трубка. Снаружи пыльцевое зерно покрыто *спородермой*, состоящей из двух слоев: наружного — *экзины* и внутреннего — *интины*. Экзина состоит в основном из спорополленина, отличающегося необычайной стойкостью, и имеет одну или несколько *апертур (пор)* — более тонких мест, служащих для выхода пыльцевой трубки. Интина состоит из пектина и целлюлозы, тонка, эластична и легко разрушается.

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ И ОБРАЗОВАНИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

Одна из клеток нуцеллуса, называемая *археспориальной*, делится путем мейоза и образует четыре гаплоидные *мегаспоры*. В дальнейшем три мегаспоры отмирают и только одна, обычно обращенная к халазе, сохраняется (рис. 125). Мегаспора, как и микроспора, всегда одноядерна. Она увеличивается в размере и прорастает. Ядро претерпевает три последовательных митотических деления. После первого деления образуются два ядра, которые перемещаются к противоположным полюсам, где осуществляются два последующих деления. В результате на каждом из полюсов образуется по четыре ядра. Все восемь ядер, как и исходное, гаплоидны, т. е. набор их хромосом равен n . Три ядра у каждого полюса обособляются, в клетки. На микропилярном полюсе одна из клеток становится женской гаметой —

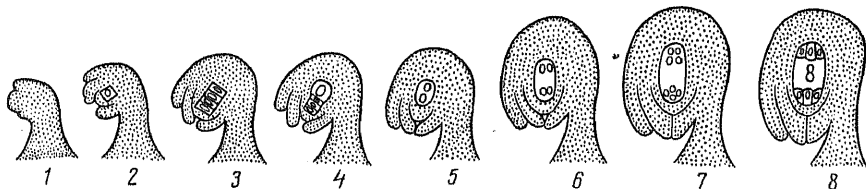


Рис. 125. Формирование семязачатка (схема):

1 — образование нуцеллуса, 2 — обособление археспориальной клетки, 3 — образование мегаспор (мейоз), 4 — отмирание трех мегаспор, 5—8 — три последовательных деления мегаспоры (митоз) и образование женского гаметофита — зародышевого мешка.

яйцеклеткой, две другие — синергидами. Три клетки на халазальном полюсе называют *антиподами*. Два оставшихся ядра мигрируют к центру и спустя более или менее продолжительное время сливаются, образуя диплоидное вторичное ядро ($2n$) центральной клетки. Так формируется зародышевый мешок.

ОПЫЛЕНИЕ

После созревания пыльцы пыльники лопаются и пыльца попадает на рыльце пестика. Этот процесс называют *опылением*. Различают два способа опыления: самоопыление и перекрестное опыление.

Самоопыление может осуществляться только в обоеполых цветках. Оно наиболее хорошо выражено у нераскрывающихся (*клеистогамных*) цветков.

Перекрестное опыление, как показал Ч. Дарвин, в ходе эволюции оказалось более прогрессивным. При перекрестном опылении потомство может совмещать наследственные свойства обоих родителей, а это открывает более широкие возможности в приспособлении к разным условиям существования. Подавляющее большинство растений имеет перекрестное опыление. По способу переноса пыльцы различают: *анемофилию* (ветром), *гидрофилию* (водой), *энтомофилию* (насекомыми), *орнитофилию* (птицами), *мирмекофилию* (муравьями) и др. Хорошо известны приспособления цветков к определенным насекомым-опылителям. Так, виды клевера имеют венчик, сросшийся в длинную трубку, и только шмели и некоторые длиннохоботковые пчелы способны доставать из нее нектар и осуществлять перекрестное опыление. При этом территории естественного распространения (ареалы) клевера и этих насекомых совпадают. Когда клевер впервые был ввезен в качестве сельскохозяйственной культуры в Австралию и Новую Зеландию, где не было этих насекомых, опыления не происходило и семена почти не образовывались. Для получения нормальных урожаев семян потребовалось завезти шмелей.

Различают две формы перекрестного опыления: *гейтеногамию* (соседнее опыление), когда оно осуществляется в пределах одного растения, но пыльца с одного цветка попадает на рыльце другого; и *ксеногамию* (собственно перекрестное), когда пыльца с цветка одной особи переносится на рыльце цветка другой особи.

Для предотвращения самоопыления у растений выработались разнообразные приспособления. Наиболее широко распространены *дихогамия* и *гетеростилия*. *Дихогамия* — это разновременное созревание тычинок и пестиков в обоеполом цветке. При *гетеростилии* у одних экзем-

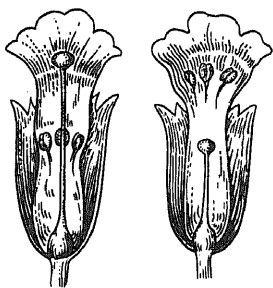


Рис. 126. Гетеростилия (первоцвет).

пляров в обоеполых цветках пестики с длинными столбиками, а тычинки с короткими тычиночными нитями, у других — наоборот (рис. 126). Нормально сформированные семена получаются при попадании на длинный пестик пыльца с длинных тычинок, а на короткий пестик — с коротких.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Это процесс слияния двух половых клеток — *мужской* и *женской гамет*. Мужскую гамету у покрытосеменных называют *спермием*, женскую — *яйцеклеткой*. Одна из клеток пыльца, попавшей на рыльце пестика, вытягивается через пору экзины в длинную пыльцевую трубку, достигающую иногда нескольких сантиметров. В ней за счет деления генеративной клетки образуются два спермия (см. рис. 124). Пыльцевая трубка растет сквозь рыхлую ткань рыльца и столбика в направлении завязи пестика, входит в семязачаток через микропиле или сквозь покровы и вступает в контакт с одной из синергид. Затем пыльцевая трубка проникает внутрь синергиды и лопается, освобождая спермии. Один из них сливается с яйцеклеткой, образуя *зиготу* ($2n$), второй сливается с центральной клеткой зародышевого мешка, образуя *триплоидную клетку* ($3n$). Так происходит *двойное оплодотворение*, свойственное только покрытосеменным. Открытие двойного оплодотворения принадлежит русскому ученому академику С. Г. Навашину (1898 г.).

После двойного оплодотворения из зиготы образуется зародыш ($2n$): из триплоидной клетки — *эндосперм* (запасаящая ткань, $3n$), из интегументов — *спермодерма* (семенная кожура), а из всего семязачатка — *семя*. Синергиды и антиподы обычно разрушаются, а нуцеллус используется как питательный продукт при формировании зародыша, реже он превращается в запасную ткань — *перисперм*.

АПОМИКСИС

Апомиксисом называют разнообразные случаи развития зародыша без оплодотворения. В этом случае при образовании зародышевого мешка мейоз не происходит и все его клетки диплоидны. При апомиксисе зародыш может образоваться из яйцеклетки (*партеногенез*), из любой клетки зародышевого мешка, кроме яйцеклетки (*апогамия*), из клетки нуцеллуса, интегумента, халазы (*апоспория*). С апоспорией связана *полиэмбриония* — многозародышевость семени.

СЕМЯ

Это орган, предназначенный для размножения и распространения семенных растений. Оно состоит из зародыша и запасющей ткани, покрытых спермодермой. В неблагоприятных

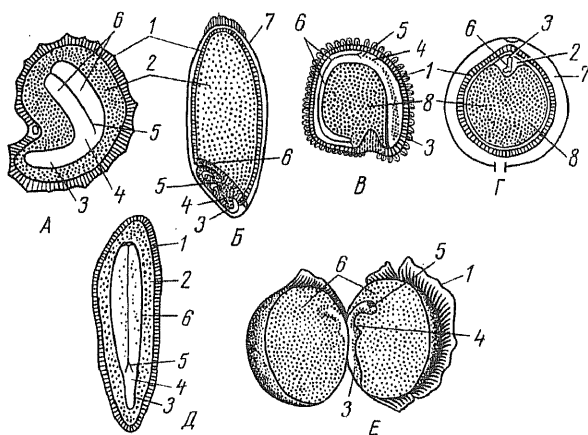


Рис. 127. Типы семян:

А — с эндоспермом, окружающим зародыш (мак), Б — с эндоспермом, лежащим рядом с зародышем (пшеница), В — с периспермом (кукуруза), Г — с эндоспермом, окружающим зародыш, и мощным периспермом (перец), Д — с эндоспермом и запасными продуктами, отложенными в семядолях (лен), Е — с запасными продуктами, отложенными в семядолях (горох); 1 — спермодерма, 2 — эндосперм, 3 — корешок, 4 — стебелек, 5 — почечка, 6 — семядоли (3—6 — зародыш), 7 — околоплодник, 8 — перисперм.

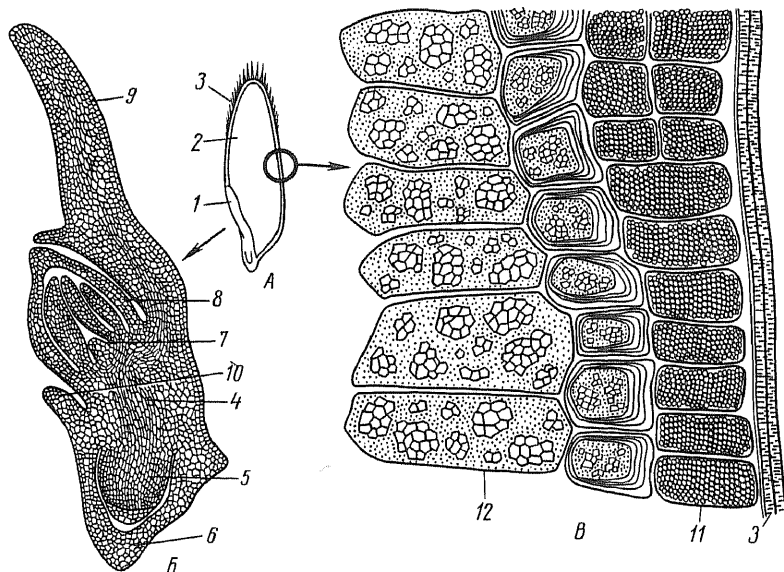
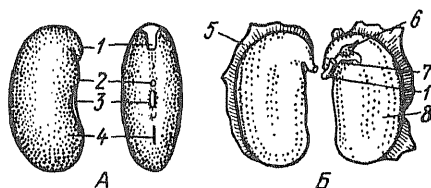


Рис. 128. Зерновка овса:

А — продольный разрез (схема), Б — зародыш, В — эндосперм; 1 — зародыш, 2 — эндосперм, 3 — околоплодник, слившийся со спермодермой, 4 — стебелек, 5 — корешок, 6 — колеориза, 7 — почечка, 8 — колеоптиль, 9 — семядоля (щиток), 10 — эпибласт, 11 — алейроновый слой, 12 — клетки с запасным крахмалом.

Рис. 129. Семя фасоли:

А — общий вид, Б — зародыш; 1 — корешок, 2 — микропиле, 3 — рубчик, 4 — семенной шов, 5 — спермодерма, 6 — почечка, 7 — стебелек, 8 — семядоля.



для прорастания условиях (холод, засуха) семя может значительное время пребывать в состоянии покоя. С наступлением благоприятных условий температуры и влажности семя поглощает воду и при достаточном доступе воздуха прорастает.

Классификация семян. Различают пять типов семян в зависимости от того, где откладываются запасные продукты: в эндосперме, нуцеллусе, зародыше, эндосперме и нуцеллусе, эндосперме и зародыше * (рис. 127).

Семена с эндоспермом. У зерновки овса (рис. 128) снаружи расположен тонкий пленчатый слой, который трудно отделить от внутренней части зерновки. Это околоплодник, сросшийся с спермодермой (зерновка — односемянный плод). Внутри находятся маленький зародыш и эндосперм. Зародыш состоит из первичной меристемы и имеет зачатки вегетативных органов будущего растения: *зародышевый корешок* с корневым чехликом, *корневое влагалище* — *колеоризу*, *зародышевый стебелек* (гипокотиль) и *почечку*, в которой хорошо заметен конус нарастания стебля, прикрытый зародышевыми листьями. Наружный зародышевый лист называют *колеоптилем*. Он защищает почечку при прохождении через почву. Единственная *семядоля* прилегает к эндосперму, ее называют *щитком*. На стебельке со стороны, противоположной щитку, расположен *эпибласт*, представляющий собой вторую редуцированную семядолю (у некоторых злаков эпибласт не образуется).

Эндосперм в периферической части имеет ряд клеток, содержащих гранулы белка — *алейроновые зерна*. Это *алейроновый слой*. Клетки под ним (в центре зерновки) заполнены сложными крахмальными зёрнами.

Семена с запасными продуктами в зародыше. Примером семени с запасными продуктами в зародыше служит семя фасоли (рис. 129). Снаружи имеется довольно толстая спермодерма. На узкой вогнутой стороне семени находится *рубчик* — место прикрепления семени к семяножке. На одной линии с рубчиком расположено *микропиле*, через которое вода и газы поступают внутрь семени. Небольшой бугорок над микропиле образован зародышевым корешком. С противоположной от микропиле стороны к рубчику примыкает *семенной*

* Приведенная классификация искусственная, так как основана на одном признаке и не отражает эволюцию семян. Филогенетическая классификация пока еще не создана.

шов — след от срастания семязачатка с семяножкой. Под спермодермой находится зародыш, состоящий из двух крупных семядолей почковидной формы, зародышевого корешка, зародышевого стебелька и почечки. Эндосперма в семени нет. Питательные продукты эндосперма были поглощены зародышем. Клетки семядолей заполнены крахмальными и алейроновыми зернами.

ПЛОД

Это орган, предназначенный для защиты семян, а нередко и для их распространения. Плод образуется из цветка в результате изменений, происходящих с ним после оплодотворения. В образовании плода главную роль играет гинецей. У некоторых растений плод образуется без предшествующего оплодотворения. Такие плоды называют *партенокарпическими*, они обычно не содержат семян (некоторые сорта винограда, груши, цитрусовых).

В отличие от плодов *соплодия* образуются из нескольких цветков, сросшихся между собой (свекла), или из всего соцветия (шелковица, инжир, ананас; рис. 130).

Строение. Плод состоит из околоплодника (*перикарпа*) и семян. *Околоплодник* — это стенка плода, которая формируется из стенки завязи, а часто и из других частей цветка — оснований тычинок, лепестков, чашелистиков, реже цветоложа. Околоплодник состоит из трех слоев: наружного — *экзокарпа*, среднего — *мезокарпа* и внутреннего — *эндокарпа* (см. рис. 134).

Классификация. Разнообразие плодов очень велико. Оно вызвано большим многообразием систематических групп покрытосеменных и приспособлением плодов к агентам их распространения. Это очень усложняет создание общей филогенетической классификации плодов. Существующая филогенетическая классификация основана на типе гинецея. Плоды, образованные из примитивного апокарпного гинецея, называют *апокарпиями*,

а из эволюционно продвинутого ценокарпного — *ценокарпиями*. К сожалению, дальнейшая классификация этих двух групп очень сложна и неприменима для определения растений. Поэтому приходится придерживаться морфологической классификации плодов, явно искусственной.

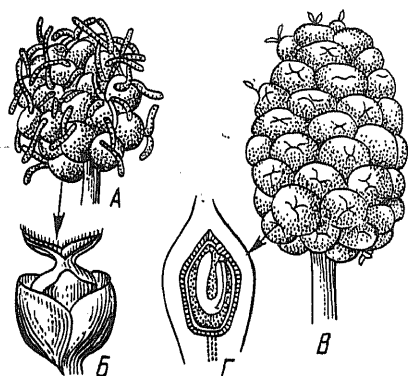


Рис. 130. Соцветие и соплодие шелковицы:

А — соцветие пестичных цветков, Б — пестичный цветок, В — соплодие, Г — плод (продольный разрез).

Плод называют *простым*, если в его образовании принимает участие только один пестик. Иногда такой плод распадается по гнездам на части, называемые *мерикарпиями* (*дробный*), или разламывается по поперечным (ложным) перегородкам на односемянные членики (*членистый*). Плод, образованный несколькими пестиками одного цветка, называют *сборным* (*сложным*; см. рис. 131—133).

В основу дальнейшей классификации простых и сборных плодов положены следующие признаки: консистенция околоплодника (сухой или сочный), число семян (много или одно), вскрывание околоплодника (нераскрывающийся или раскрывающийся, способ раскрывания), число плодолистиков, образующих плод. Выделяют следующие группы плодов.

Коробочковидные плоды. Это плоды с сухим околоплодником, многосемянные, обычно раскрывающиеся (рис. 131):

листовка — одногнездный плод, образованный одним плодолистиком, вскрывается одной щелью по брюшному шву (линии срастания краев плодолистика); из апокарпного гинецея образуется сборная листовка;

боб — одногнездный плод, образованный одним плодолистиком, вскрывается двумя щелями: по брюшному шву и по средней жилке плодолистика; бобы могут быть спирально закрученные, односемянные, нераскрывающиеся, членистые;

стручок, стручочек, — двухгнездный плод, образованный двумя плодолистиками, семена прикрепляются к продольной перепо-

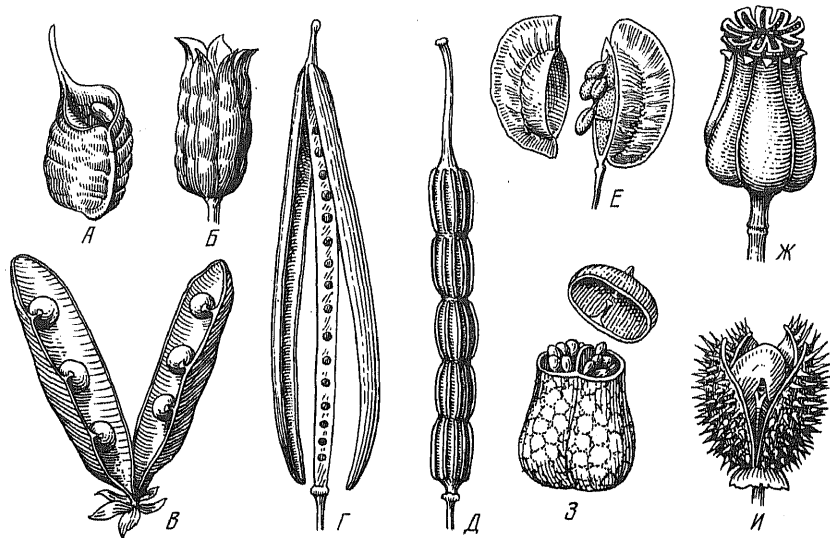


Рис. 131. Коробочковидные плоды:

А — листовка (морозник), Б — сборная листовка (водосбор), В — боб (горох), Г — стручок (капуста), Д — членистый стручок (редька), Е — стручочек (ярутка), Ж — коробочки (Ж — мак, З — белена, И — дурман).

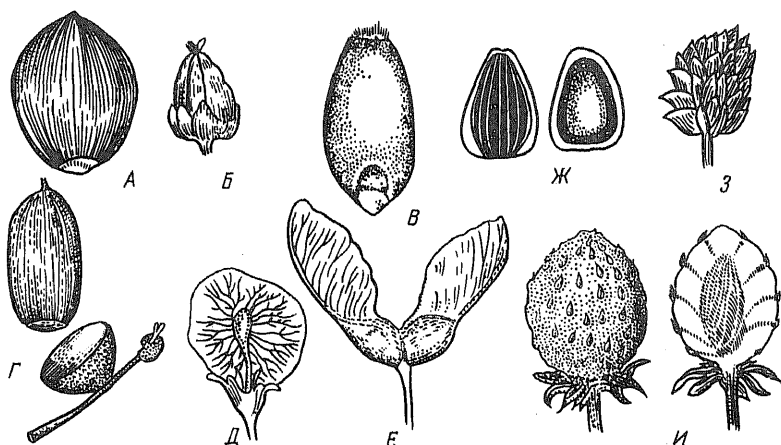


Рис. 132. Ореховидные плоды:

А — орех (лещина), Б — орешек (гречиха), В — зерновка (пшеница), Г — желудь (дуб), Д — крылатка (вяз), Е — дробная крылатка (клен), Ж — семянка (подсолнечник), З — И — сборный орешек (З — лютик, И — земляника).

родке, вскрывается двумя швами; стручок отличается от стручка соотношением длины и ширины: если у стручка длина превышает ширину в четыре и более раз, то у стручка длина превышает ширину не более чем в 2—3 раза; стручки могут быть членистыми; *коробочка* — плод, образованный несколькими плодолистиками; существуют различные способы вскрывания коробочки: дырочками, крышечкой, зубчиками, створками и т. д.

Ореховидные плоды. Это плоды с сухим околоплодником, односемянные, нераскрывающиеся (рис. 132):

орех, орешек — околоплодник жесткий, деревянистый; орешек отличается от ореха меньшим размером; из апокарпного гинецея образуется *сборный орешек*;

желудь — околоплодник менее жесткий, чем у ореха, у основания плод окружен чашевидной *плюской* (защитным покровом);

семянка — околоплодник кожистый, не слипается со спермодермой;

крылатка — семянка, околоплодник которой имеет кожистый или перепончатый крыловидный вырост;

зерновка — околоплодник кожистый, слипшийся со спермодермой.

Ягодовидные плоды. Это плоды с сочным околоплодником, большей частью многосемянные (рис. 133):

ягода — околоплодник, за исключением тонкого экзокарпа, сочный, мясистый;

яблоко — в образовании его, кроме завязи, принимают участие нижние части тычинок, лепестков, чашелистиков, а также цветоложе;

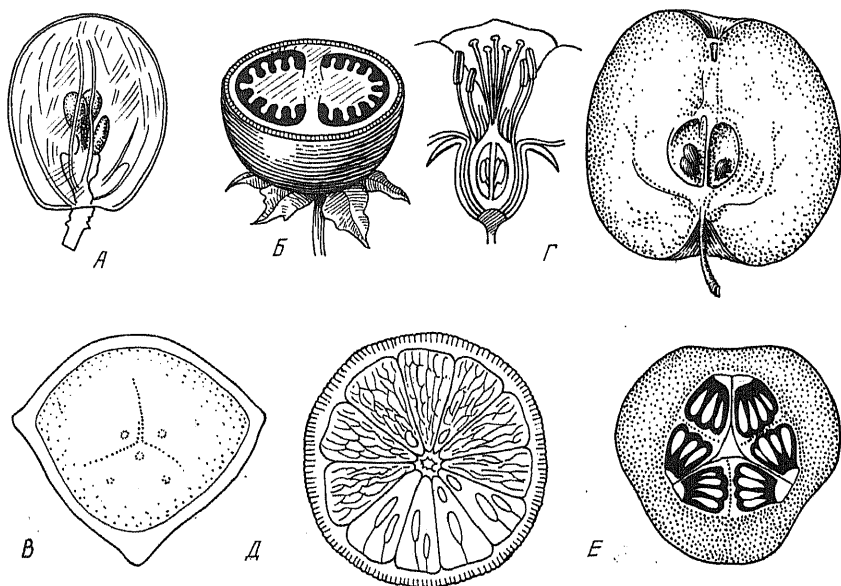


Рис. 133. Ягодovidные плоды:

А—Б — ягоды (А — виноград, Б — картофель, В — банан), Г — яблоко (яблоня), Д — гесперидий (апельсин), Е — тыква (огурец).

тыква — образуется из нижней завязи, состоящей из трех плодolistиков; экзокарп жесткий, деревянистый, мякоть плода образована в основном разросшимися плацентами;

гесперидий, или **померанец**, — экзокарп с вместилищами эфирного масла; мезокарп сухой, губчатый, белый; эндокарп сочный, мясистый.

Костянкovidные плоды. К ним относятся плоды с деревянистым эндокарпом, чаще односемянные (рис. 134):

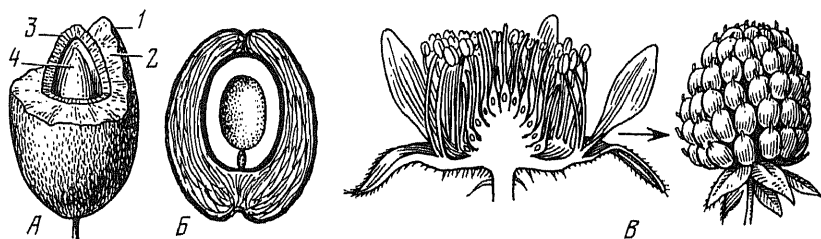


Рис. 134. Костянкovidные плоды:

А — костянка (слива), Б — сухая костянка (кокосовая пальма), В — сборная костянка (малина); 1 — экзокарп, 2 — мезокарп, 3 — эндокарп, 4 — семя.

костянка — околоплодник дифференцирован на тонкий экзокарп, мясистый мезокарп и более или менее толстый деревянистый эндокарп; из апокарпного гинецея образуется *сборная костянка*; изредка бывает *сухая костянка*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЛОДОВ И СЕМЯН

Плоды и семена многих растений распространяются воздушными течениями (*анемохория*), водой (*гидрохория*), животными (*зоохория*), людьми (*антропохория*). В процессе эволюции у плодов и семян возникло множество приспособлений, способствующих распространению определенным агентом: крылатые выросты (клен, береза), волоски (тополь, хлопчатник), воздушные полости (лотос), крючки (дурнишник), щетинки (череда), шипы (якорцы) и др. Плоды с сочным околоплодником поедают животные, но семена не перевариваются и выбрасываются с испражнениями. У некоторых растений (вика, недотрога) плоды при вскрывании разбрасывают семена. Однако расстояние, на которое отбрасываются семена, обычно не превышает 15 см, поэтому такой способ распространения значительно уступает другим.

Многообразие плодов и семян и их широкое распространение обуславливают существование и процветание вида.

Вопросы для самоконтроля

1. Каково назначение цветка? Какие части цветка имеют стеблевое происхождение, а какие — листовое?
2. В чем принципиальные различия между циклическим, ациклическим и гемнициклическим цветками?
3. Какие бывают цветки по полу? Какие растения называют однодомными, а какие — двудомными?
4. В чем различие между двойным и простым околоцветником? Какие бывают типы простого околоцветника?
5. Какие венчики называют актиноморфными, зигоморфными, асимметричными? Каковы основные типы сросшихся актиноморфных и зигоморфных венчиков?
6. Какие бывают типы андроеца?
7. Каково строение тычинки? Что такое стаминодий?
8. Какие бывают типы гинецея?
9. В чем различие между верхней, нижней и полунижней завязями?
10. Каково строение семязачатка?
11. Какие элементы структуры цветка характеризует формула и какие — диаграмма?
12. Где и как происходит микроспорогенез?
13. В чем состоит принципиальное различие между пылью и микроспорой?
14. Где и как происходит мегаспорогенез?
15. Что такое зародышевый мешок? Каково его строение?
16. Какой из способов опыления более прогрессивный?
17. Как происходит двойное оплодотворение? Какие изменения происходят с семязачатком в результате двойного оплодотворения?
18. Какие бывают способы образования зародыша без оплодотворения? В результате чего возникает полиэмбриония?
19. Каковы строение и назначение семени?
20. Какие признаки положены в основу классификации семян?

21. Из чего образуется перисперм, в чем его принципиальное отличие от эндосперма?
22. Каковы признаки сходства и различия в строении зародышей фасоли и овса?
23. Каковы происхождение, строение и назначение плода?
24. В чем разница между простым и сборным плодами? В чем принципиальное отличие плода от соплодия?
25. Какие признаки положены в основу классификации плодов?
26. Каковы принципиальные отличия простых соцветий от сложных, сложных моноподиальных соцветий от сложных симподиальных?

Глава 4. РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Одно из обязательных свойств живого организма — воспроизводство потомства, то есть способность одной особи дать начало целой серии себе подобных дочерних особей или, по крайней мере, одной.

Существует два принципиально различных способа размножения: *половое* и *бесполое*.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Различают два вида бесполого размножения: вегетативное и собственно бесполое. У некоторых низших растений четкой границы между этими видами размножения нет.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Осуществляется частями таллома*, корня, стебля, листа. Оно основано на способности растений к *регенерации* — восстановлению целого организма из его части.

У одноклеточных растений (водоросли, бактерии) вегетативное размножение происходит путем деления клетки, у колониальных и низших многоклеточных — путем расчленения таллома на части, у грибов — при помощи специализированных одноклеточных образований: хламидоспор и др.

У высших растений вегетативное размножение осуществляется частями корня, стебля, листа или их видоизменениями — корневищами, клубнями, луковичками, выводковыми почками. На основе *естественного* вегетативного размножения в практике сельского хозяйства разработаны разнообразные способы *искусственного* вегетативного размножения овощных, плодовых и декоративных растений. Для этого наиболее часто используют: клубни (картофель, батат, георгины), корневища (ирис, флокс), усы (земляника), луковички (лук, тюльпан), корневые отпрыски (малина, вишня). Многие возделываемые растения размножают черенками, отводками, а также путем прививок.

* Вегетативное тело низших растений.

Размножение черенками. Черенок — это отрезанный от материнского растения участок побега, корня, листа. При размножении черенками необходимо помнить о законе полярности.

Побеговые черенки могут быть зимними — без листьев (но с почками), длиной 20—30 см, в возрасте 1—3 года, и летними — с листьями, длиной 3—4 см, с побегов текущего года.

Листовой черенок состоит из листовой пластинки и черешка. Придаточные корни возникают чаще на морфологически нижней стороне листа в местах разветвления крупных жилок, почки, а затем и побеги — на верхней стороне. Размножать листовыми черенками можно лишь немногие растения (лилия, бегония, алоэ и др.).

Корневыми черенками размножают виды растений, корни которых легко образуют придаточные почки (малина, вишня, слива, финиковая пальма, роза, флокс и др.).

Размножение прививкой. Прививка — это срастание срезанных почек или стеблевых черенков одного растения (размножаемого) с другим (укорененным). В этом случае размножаемое растение называют *привоем*, а растение, к которому прививают, — *подвоем*.

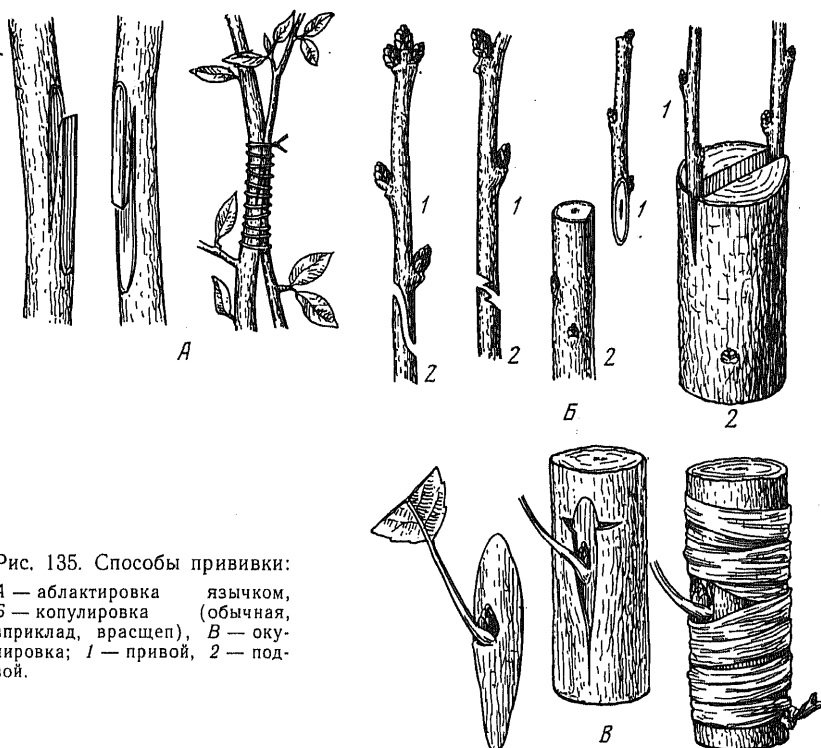


Рис. 135. Способы прививки:
 А — аблактировка язычком,
 Б — копулировка (обычная,
 вприклад, врасцен), В — оку-
 лировка; 1 — привой, 2 — под-
 вой.

Известно около 100 разнообразных способов прививок, но их можно свести к трем основным типам (рис. 135):

прививка сближением, или *аблактировка*, — привой не отчленяется от материнского растения до срастания с подвоем;

прививка черенком, или *копулировка*, — на однолетних черенках привоя с 2—3 почками и на стебле подвоя делают косые срезы и прикладывают их друг к другу, при этом стебли привоя и подвоя подбирают одинаковой толщины, чтобы их камбиальные слои совпали. Если диаметры привоя и подвоя не совпадают, то прививку делают врасщеп, под кору, вприклад или другими способами;

прививка глазком, или *окулировка*, — привоем служит спящая или растущая почка, отделенная от срединной части побега размножаемого растения, которую вставляют под кору подвоя.

Лучше всего срастание происходит, если привой и подвой принадлежат к одному виду или близким видам одного рода, если же они относятся к разным родам, срастание затруднено.

СОБСТВЕННО БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Осуществляется специализированными клетками — спорами или зооспорами. *Споры* имеют твердую стенку и распространяются ветром, *зооспоры* не имеют твердой стенки и передвигаются при помощи жгутиков. Они образуются внутри органов бесполого размножения — *спорангиев* или *зооспорангиев*. У низших растений это одноклеточный орган (см. рис. 145, 7; 164, 2), у высших — многоклеточный (см. рис. 186).

Разнообразие спор велико. По происхождению и назначению их подразделяют на две группы.

В первую группу входят споры (зооспоры), которые образуются путем митотического деления и способны непосредственно воспроизводить новую особь, сходную с материнской. При созревании они покидают материнский организм и обычно служат для размножения и распространения. Размножение такими спорами свойственно низшим растениям (водорослям, грибам и др.).

Во вторую группу входят споры, которые не могут воспроизвести материнскую особь. Они гаплоидны (n), так как образуются в результате мейоза. Такие споры бывают у высших растений, а также у некоторых водорослей. У последних из споры вначале вырастает *заросток* (*проталлий*, *протонема*), на котором происходит половое размножение.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Суть полового размножения или воспроизведения состоит в формировании растением специализированных клеток — *гамет* (n), в попарном их слиянии (*копуляция*) и образовании *зиготы* ($2n$), из которой вырастает новое растение.



Рис. 136. Формы полового процесса (схема):

А — изогамия, Б — гетерогамия, В — оогамия, Г — соматогамия; 1 — изогаметы, 2 — гетерогаметы, 3 — яйцеклетка, 4 — сперматозоид, 5 — зигота, б — копуляционный канал.

Гамета — это половая клетка, ядро которой содержит гаплоидное число хромосом. Копулирующие гаметы могут различаться между собой по структуре (форме, величине, подвижности), но обязательно физиологически, то есть по полу и по наследственности. В результате слияния гамет в новом организме объединяются материнская и отцовская наследственность. Если копулирующие гаметы одинаковы по форме, величине и подвижности, их называют *изогаметами*, а половой процесс — *изогамным*. Если гаметы одинаковы по форме, но женская гамета более крупная и менее подвижная, чем мужская, их называют *гетерогаметами*, а половой процесс — *гетерогамным*. Половой процесс называют *оогамным*, когда женская гамета крупная, шаровидная, неподвижная (*яйцеклетка*), а мужская очень маленькая и подвижная (*сперматозоид*) (рис. 136). Специализация гамет служит показателем уровня эволюции. Наиболее примитивной формой полового процесса является изогамия.

Гаметы формируются в специальных органах, называемых *гаметангиями*: мужские — в *антеридиях*, женские — у низших растений в *оогониях*, а у высших — в *архегониях* (см. рис. 164, б—7; 180, 13, 16). У низших растений гаметангии, как и спорангии, одноклеточные, а у высших — многоклеточные.

У некоторых групп водорослей и грибов органов полового размножения нет, хотя половой процесс осуществляется регулярно. Зигота у них образуется вследствие слияния неспециализированных клеток или члеников. Такой половой процесс называют *соматогамией* (см. рис. 157, Б; 174, 2—4). Разновидность соматогамии — *гологамия*, когда происходит слияние двух одноклеточных вегетативных особей без образования гамет.

ЧЕРЕДОВАНИЕ ЯДЕРНЫХ ФАЗ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ

В индивидуальном жизненном цикле высших и некоторых низших растений наблюдают последовательность и взаимную связь бесполого и полового размножения. На основе анализа

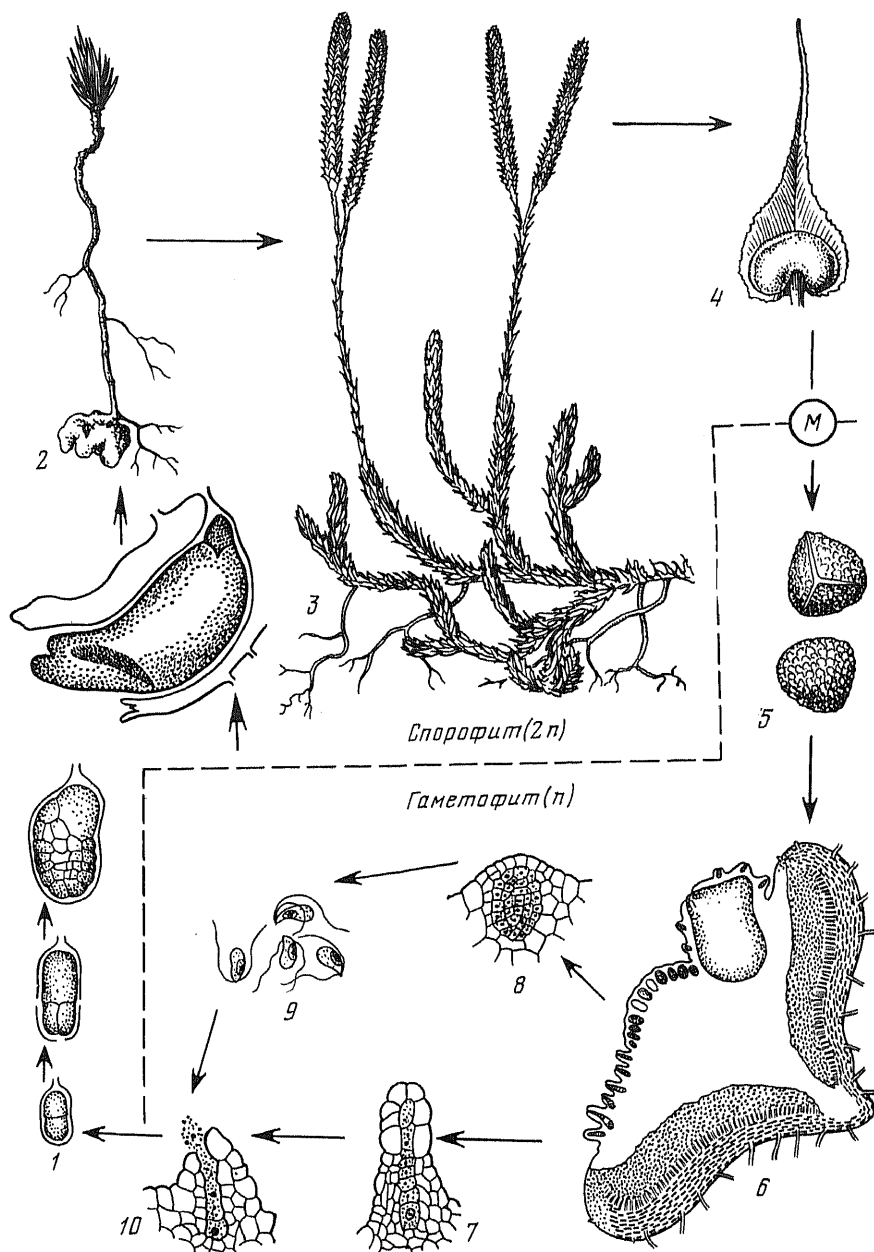


Рис. 137. Жизненный цикл плауна булавовидного:

М — мейоз; 1 — деление зиготы, 2 — зародыш спорофита, 3 — взрослый спорофит, 4 — спорофилл со спорангием, 5 — спора, 6 — таллом гаметофита с архегониями и антеридиями, 7 — архегоний с яйцеклеткой, 8 — антеридий со сперматозоидами, 9 — сперматозоид, 10 — оплодотворение.

ядерных фаз при размножении установлено, что *спорофит*, то есть особь, которая производит споры второй группы и ихместилища (спорангии), состоит из клеток, имеющих диплоидный набор хромосом ($2n$). При образовании спор происходит мейоз, так что они всегда гаплоидны (n). Из споры образуется гаметофит с органами полового размножения, продуцирующими половые клетки — гаметы. Все клетки гаметофита, в том числе и гаметы, гаплоидны (n). В результате полового процесса (копуляции гамет) возникает зигота ($2n$), а из зиготы вновь образуется спорофит ($2n$) (рис. 137).

Вопросы для самоконтроля

1. В чем принципиальное различие между половым и бесполом размножением?
2. Какие существуют способы искусственного вегетативного размножения?
3. На какие две группы делят споры при бесполом размножении?
4. В чем суть полового размножения?
5. Какие бывают типы полового процесса? Какой из них более примитивный и какой более совершенный?
6. Какая закономерность существует в чередовании бесполого и полового размножения в жизненном цикле высших растений?

Часть вторая

СИСТЕМАТИКА

Систематика — это наука, которая занимается объединением растений, населяющих нашу планету, в родственные группы и расположением этих групп в таком порядке, который бы отражал эволюцию царства растений, длившуюся сотни миллионов лет.

Общее число ныне живущих видов растений достигает приблизительно 500 тыс.

Учение о виде имеет очень большую историю, насыщенную острой борьбой противоречивых взглядов. Дискуссия о виде часто выходила за рамки только профессиональных интересов флорографов и систематиков, она всегда имела общебиологическое значение и отражала борьбу двух мировоззрений, двух концепций развития природы: материалистической и идеалистической.

Заслуживает внимания концепция вида К. А. Тимирязева: «Слово вид в применении к организмам имеет, очевидно, два значения, и от неясного различия двойственности этой точки зрения проистекают бесконечные недоразумения и разногласия ученых» *. По К. А. Тимирязеву, вид всякий раз надо рассматривать в двух аспектах: в аспекте биологического (естественноисторического) понятия — как основную форму проявления хода эволюции и существования самой жизни, и в аспекте логического, чисто формального понятия — как совокупность тождественных особей.

Биологический вид более или менее динамичен во времени и подвижен в пространстве. Его изучение сопряжено с большими трудностями, так как вид чаще всего представлен множеством рас и популяций, как-то обособленных в природе и различающихся между собой. При *естественноисторическом* подходе определение вида представляет чрезвычайные трудности. Во всяком случае, из многих десятков определений нет ни одного, исчерпывающего суть вида и общепризнанного. Одно из наиболее общеизвестных и удовлетворительных определений вида принадлежит В. Л. Комарову: «*Вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование*

* Тимирязев К. А. Избр. соч. — Т. 3. — М., 1949. — С. 456.

обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции»*.

Формально-логическое представление о виде более простое. Бесконечное и сложное разнообразие отдельностей природы организуется в легко обозримую систему на основе законов элементарной логики. Формально-логическое представление о виде абстрактно, как абстрактно, например, наше понятие о лошади, поскольку оно не включает данных о конкретной лошади: экстерьере, масти, возрасте, массе и т. д. При формально-логическом подходе определение вида не представляет трудностей: *вид — совокупность тождественных особей, практически неразличимых*. Конечно, тождество в данном случае понимают условно и относительно, как тождество, например, растений, выросших из зерновок одного колоса или одного растения пшеницы. Но для общей ориентации в природе, в созданных человеком культурных ценозах, в практической работе агронома и ботаника по определению растений мы пользуемся именно формально-логическим понятием.

По структуре виды бывают неравноценными. Различают виды *молодые (зачинающиеся)*, *угасающие (вымирающие)* и *процветающие*. Вымирающие виды с течением времени явно уменьшаются по числу индивидуумов, что обычно сопровождается и уменьшением площади их распространения. У них отсутствует внутривидовой полиморфизм, их легко различают, поскольку между смежными родственными видами большой морфолого-физиологический разрыв, нет переходных форм. Это, как правило, древние виды. Молодые виды явно экспансируют (расселяются), их численность резко увеличивается. Это полиморфные виды, в составе которых выделяют множество внутривидовых комплексов (подвидов, разновидностей, форм). Изобилие внутривидовых единиц свидетельствует о формообразовательном процессе, динамике вида. В настоящее время внутривидовая дифференциация видов достигает 5—7-й степени. Приведем наиболее современные модели: по Н. П. Дубинину — полувид, подвид, раса, микропопуляционная раса, линия; по К. М. Завадскому — полувид, подвид, местная популяция, экоэлемент, изореагент (морфобиологическая группа, биотип); по Н. И. Вавилову — для возделываемых растений применяют целую серию других внутривидовых таксонов, например группа разновидностей (пролес), сорт.

Все еще нет достаточно определенных согласованных данных о численности видов растений на планете. Предположительно общее число ныне живущих видов растений около 500 тыс. Цифра эта весьма приблизительна. Даже для одной из наиболее изученных групп растений — покрытосеменных — число видов, приводимых разными учеными, неодинаково: от 175—200 тыс. до 300 тыс. и более.

* Комаров В. Л. Учение о виде у растений. — М., — Л., 1940, — С. 212.

Бинарная номенклатура. Виды растений обозначают двумя латинскими словами: первое означает род, к которому относится данный вид, второе — видовой эпитет. После второго слова ставят фамилию ученого (сокращенно или полностью), открывшего этот вид и давшего ему название. Например, научное название пшеницы твердой — *Triticum durum* L. Бинарная номенклатура была введена шведским ученым К. Линнеем (1707—1778).

Таксоны (систематические единицы). Классификацию растений на отдельные систематические группы осуществляют на основе общепринятых единиц, называемых **таксонами**:

вид (species) — совокупность тождественных в морфологическом отношении особей;

род (genus) — совокупность близкородственных видов;

семейство (familia) — совокупность родственных родов;

порядок (ordo) — совокупность родственных семейств;

класс (classis) — совокупность родственных порядков;

отдел (divisio) — совокупность родственных классов.

Кроме основных таксонов, существуют таксоны промежуточные, вспомогательные: *подрод*, *подсемейство* и т. д. Внутри вида выделяют *подвиды* (subspecies) и *разновидности* (varietas), а применительно к культурным растениям — *сорта* (cultivar). Сорт — это результат селекционной деятельности человека, он характеризуется определенными хозяйственными качествами и передачей их по наследству.

Вне рамок официальных таксонов царство растений делят на *низшие* и *высшие*; несколько родственных отделов объединяют в *подцарство*.

Последовательность высших таксонов царства растений

Н и з ш и е р а с т е н и я — *Thallobionta*

I. Подцарство Предклеточные — *Procytobionta*

1. Отдел Вирусы — *Virophyta*

II. Подцарство Талломные предъядерные — *Thallobionta prokaryaota*

2. Отдел Бактерии — *Bacteriophyta*

3. Отдел Сине-зеленые водоросли — *Cyanophyta*

III. Подцарство Талломные ядерные беспластидные (Низшие гетеротрофные) — *Thallobionta aplastidae*

4. Отдел Грибы — *Mycophyta*

4a*. Отдел Слизевики — *Mухомycophyta*

IV. Подцарство Талломные ядерные пластидные (Низшие автотрофные) — *Thallobionta eucaryota*

5. Отдел Золотистые водоросли — *Chrysophyta*

* Одинаковой цифрой обозначены родственные систематические группы, которые иногда объединяют в один отдел.

- 5а. Отдел Желто-зеленые водоросли — *Xanthophyta*
- 5б. Отдел Диатомовые водоросли — *Diatomophyta*
- 6. Отдел Пирофитовые водоросли — *Pyrrophyta*
- 6а. Отдел КRYPTOфитовые водоросли — *Cryptophyta*
- 7. Отдел Эвгленовые водоросли — *Euglenophyta*
- 8. Отдел Бурые водоросли — *Phaeophyta*
- 9. Отдел Красные водоросли — *Rhodophyta*
- 10. Отдел Зеленые водоросли — *Chlorophyta*
- 11. Отдел Лишайники — *Lichenophyta*

Высшие растения — *Cormobionta*

- V. Подцарство Предпобеговые архегонияльные — *Procormobionta archegoniatae*
 - 12. Отдел Риниовидные — *Rhyniophyta*
 - 12а. Отдел Псилотовидные — *Psilotophyta*
 - 13. Отдел Моховидные — *Bryophyta*
- VI. Подцарство Побеговые архегонияльные — *Cormobionta archegoniatae*
 - 14. Отдел Плауновидные — *Lycopodiophyta*
 - 15. Отдел Хвощевидные — *Equisetophyta*
 - 16. Отдел Папоротниковидные — *Polypodiophyta*
 - 17. Отдел Голосеменные (Сосновые) — *Gymnospermatophyta (Pinophyta)*
- VII. Подцарство Побеговые пестичные — *Cormobionta gynoeciatae*
 - 18. Отдел Покрытосеменные (Магнолиевые) — *Angiospermatophyta (Magnoliophyta)*

Глава 5. НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ — THALLOBIONTA

Тело низших растений называют *талломом*, или *слоевищем*. Оно может быть одноклеточным, колониальным*, неклеточным**, многоклеточным, но не дифференцированным на ткани и органы (корень, стебель, листья). Органы полового размножения — оогонии и антеридии — одноклеточные. По числу видов и распространению в самых разнообразных эколого-географических условиях низшие растения стоят на первом месте.

Низшие растения могут быть *гетеротрофными* (большинство бактерий, грибы, слизевики) и *автотрофными* (в основном водоросли и лишайники).

Представителей первых двух отделов низших растений — Вирусы и Бактерии — изучают в курсе микробиологии, поэтому здесь описание низших растений начинается с отдела Сине-зеленые водоросли.

* В отличие от многоклеточного между клетками нет цитоплазматической связи (нет плазмодесм), клетки соединены только механически.

** Тело представлено как бы одной гигантской многоядерной клеткой, которая может достигать размера 30—35 см.

ПОДЦАРСТВО ТАЛЛОМНЫЕ ПРЕДЪЯДЕРНЫЕ — THALLOBIONTA PROCARIOTA

ОТДЕЛ СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ — СЯНООРНУТА

Сине-зеленые водоросли — древнейшие представители растений. Общее число видов около 1,4 тыс.

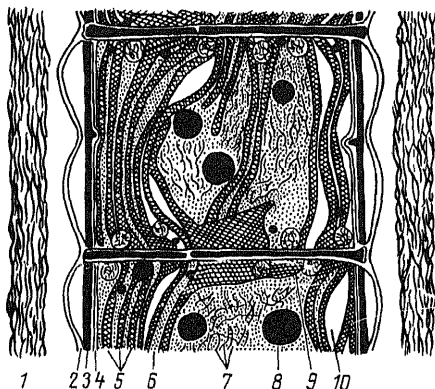
Строение. Это колониальные и многоклеточные, реже одноклеточные организмы разнообразной окраски (сине-зеленой, оливковой, темно-зеленой). Она обусловлена пигментами, которые содержатся в клетках в разных сочетаниях: *фикоцианином* (сине-зеленого цвета), *хлорофиллом*, *каротиноидами* и *фикоэритрином* (красного цвета). В клетках сине-зеленых водорослей нет обособленных ядра, хлоропластов, митохондрий и вакуолей с клеточным соком. Клеточная стенка в основном пектиновая и легко ослизывается. Полость клетки заполнена цитоплазмой, которую подразделяют на два слоя: *хроматоплазму* — плотный постенный слой, содержащий мембраны с пигментами, и *центроплазму (нуклеоид)* — бесцветную центральную часть, содержащую ДНК (рис. 138). Столь элементарная структура клетки в значительной мере сближает сине-зеленые водоросли с бактериями.

Многоклеточные сине-зеленые водоросли, как правило, имеют форму нитей. Протопласты соседних клеток соединены плазмодесмами. Рост нитей осуществляется за счет простого деления клеток. Среди однородных клеток, составляющих нить, имеются более крупные толстостенные клетки с желто-бурым содержанием — *гетероцисты* (рис. 139). Нередко одноклеточные и нитчатые сине-зеленые водоросли выделяют слизь и объединяются в довольно крупные колонии.

Питание. Питаются сине-зеленые водоросли автотрофно. Однако многие из них, живя в водоемах, загрязненных гниющими остатками, имеют миксотрофное (смешанное) питание, то есть наряду с фотосинтезом обладают способностью усваивать и органические вещества. В качестве запасных веществ об-

Рис. 138. Клетка осциллятории (*схема*):

1 — слизь, 2 — наружная мембрана, 3 — стенка клетки, 4 — внутренняя мембрана, 5 — фотосинтезирующие мембраны, 6 — гиалоплазма с рибосомами, 7 — ядерные вещества, 8 — запасной продукт — волютин, 9 — граноподобная кристаллическая структура, 10 — газовая вакуоль.



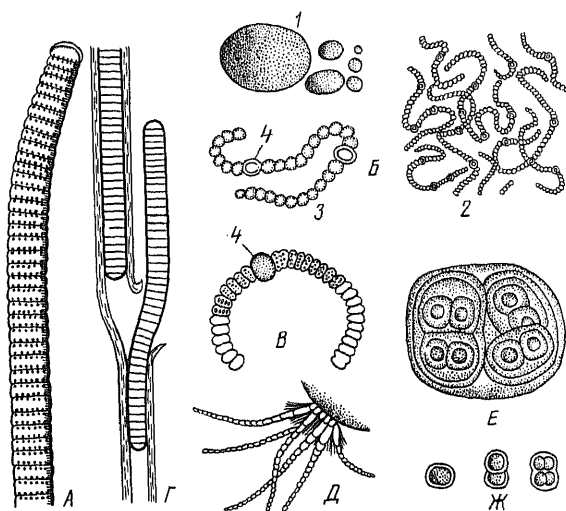


Рис. 139. Сине-зеленые водоросли:

А — осциллятория, В — носток, В — анабена, Г — лингбия, Д — ривулярия, Е — глеокапса, Ж — хроококк; 1 — общий вид, 2 — вид при малом увеличении, 3 — нить при большом увеличении, 4 — гетероциста.

разуются гликопротеид (похожий на гликоген), волютин (белок), специфический для сине-зеленых водорослей цианофицин (липопротеид).

Размножение у сине-зеленых водорослей преимущественно *вегетативное*. У одноклеточных организмов размножение осуществляется путем дробления клетки на несколько частей, у многоклеточных — путем распада нити на части. Нити распадаются у основания гетероцист или по неспециализированным отмершим клеткам. Участок нити, служащий для вегетативного размножения, называют *гормогонием*. Половое размножение отсутствует. Специализированных органов размножения нет. При неблагоприятных условиях из клеток формируются толстостенные споры. Содержимое их богато запасными продуктами. В данном случае споры правильнее именовать покоящимися клетками, поскольку они значительно устойчивее вегетативных. Сине-зеленые водоросли никогда не образуют жгутиковых форм.

Распространение и хозяйственное значение. Сине-зеленые водоросли очень пластичны и легко приспосабливаются к неблагоприятным условиям. Они живут в пресных и морских водах, на почве и в почве, на голых скалах, в снегу и в горячих источниках. Некоторые планктонные виды вызывают «цветение» воды в загрязненных водоемах (род анабена — *Anabaena*), другие очищают воду, минерализуя продукты гниения. Почвенные виды сине-зеленых водорослей из родов формидиум (*Phormidium*) и плектонема (*Plectonema*) способны усваивать атмосферный азот.

В слизи, окружающей колонии видов рода носток (*Nostoc*), могут поселяться азотфиксирующие бактерии. Многие виды вступают в симбиоз с грибами, образуя лишайники.

ПОДЦАРСТВО ТАЛЛОМНЫЕ ЯДЕРНЫЕ БЕСПЛАСТИДНЫЕ (Низшие гетеротрофные) — THALLOBIONTA APLASTIDAE

ОТДЕЛ ГРИБЫ — МУСОРНУТА

Насчитывают свыше 100 тыс. видов. Это группа родственных организмов, нередко выделяемых в особое царство. Науку о грибах называют *микологией*.

Происхождение грибов еще до конца не выяснено. Предполагают, что они имеют полифилетическое происхождение: одни группы берут начало от бесцветных жгутиковых, другие — от водорослей.

Строение. Таллом грибов называют *мицелием*, или *грибницей*. Мицелий состоит из тонких ветвящихся нитей — *гиф*. У низших грибов гифы не имеют перегородок и представляют как бы одну сильно разветвленную гигантскую клетку, у высших грибов они разделены поперечными перегородками (*септами*) на клетки. Стенка гиф содержит до 80—90 % полисахаридов, связанных с белками и липидами. Кроме того, в ее состав входят пигменты и другие вещества. Скелетные компоненты стенки (микрофибриллы) состоят из хитина или целлюлозы. Под клеточной стенкой находится протопласт. Важная особенность строения грибов — отсутствие пластид. Ядра очень мелкие, в клетке их 1—2 или много. Запасные продукты откладываются в виде гликогена или жира, крахмал никогда не образуется. Гифы нарастают верхушками. При благоприятных условиях рост происходит очень быстро. У высших грибов гифы часто плотно сплетаются и образуют ложную ткань — *плектенхиму*, из которой формируются так называемые плодовые тела. У грибов нет приспособлений для проведения воды и защиты от испарения, поэтому они живут лишь во влажных местах.

Питание. Мицелий обычно погружен в субстрат, откуда он поглощает пищу. Грибы — гетеротрофные организмы. Большинство их — *сапрофиты* — питаются остатками отмерших растений. Они образуют ферменты, разрушающие целлюлозные клеточные стенки и лигнин. Значительно меньшее число сапрофитов питается остатками животного происхождения. *Паразиты* поглощают питательные вещества из клеток живых организмов. Среди грибов-паразитов свыше 10 тыс. видов паразитируют на растениях, менее 1 тыс. — на животных и человеке. Многие грибы часть жизни проводят как паразиты, часть — как сапрофиты. Нередко грибы вступают в сожительство с водорослями

и даже высшими растениями. В процессе симбиоза возникли новые образования, например лишайники, микориза.

Размножение. У грибов половой процесс редуцирован, поэтому способы вегетативного и бесполого размножения весьма разнообразны.

Вегетативное размножение происходит частями мицелия; *хламидоспорами* — толстостенными клетками, на которые распадаются гифы, предназначенными для перенесения неблагоприятных условий; *почкованием* — образованием на гифах округлых выростов, затем отделяющихся.

Бесполое размножение осуществляется при помощи различных спор: *зооспор*, развивающихся внутри зооспорангиев; *спорангиоспор*, образующихся внутри спорангиев; *конидий*, формирующихся экзогенно на особых гифах-конидиеносцах (рис. 140, А—В). У некоторых грибов в жизненном цикле бывает несколько форм бесполого спороношения.

Половое размножение. У низших грибов формы полового процесса разнообразны: *изогамия*, *гетерогамия*, *оогамия*, *гаметангиогамия* (*зигогамия*). Зигота всегда некоторое время находится в покое, затем прорастает и образует зооспоры или короткую гифу с зооспорангием или спорангием. Перед прорастанием

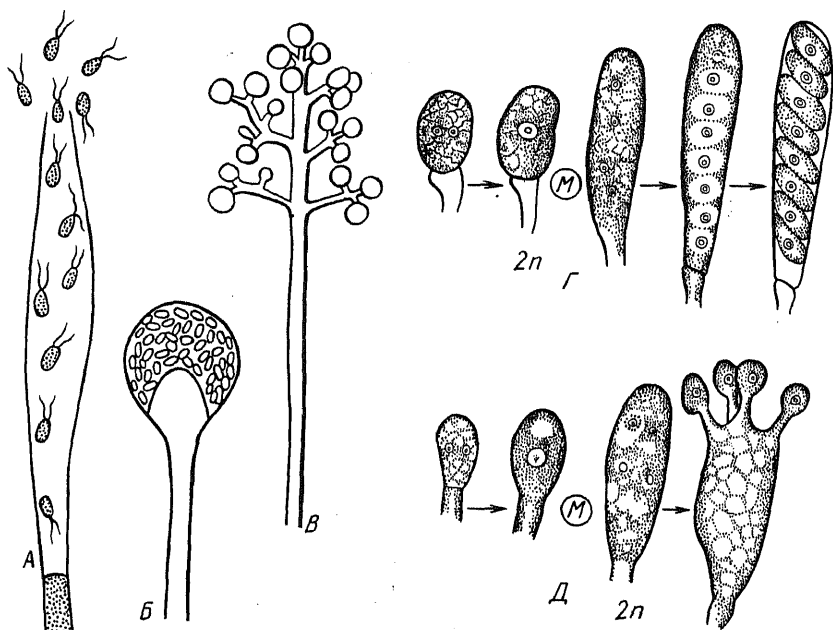


Рис. 140. Спороношение грибов (схема):

А — зооспорангий с зооспорами, Б — спорангий с спорангиоспорами, В — конидиеносец с конидиями, Г — образование аскоспор, Д — образование базидиоспор, М — мейоз.

зигота делится путем мейоза. Жизнь большинства низших грибов проходит в гаплоидной фазе (n), диплоидна лишь зигота ($2n$).

У высших грибов формы полового процесса своеобразны: *гаметангиогамия* — слияние содержимого двух внешне различных органов полового размножения, не дифференцированного на гаметы; *соматогамия* — слияние двух клеток вегетативных гиф (рис. 141). Слияние ядер (*кариогамия*), как правило, происходит не сразу. Ядра противоположных полов сначала располагаются парами, образуя *дикарионы*. Число дикарионов увеличивается в результате синхронного деления составляющих их ядер. Через некоторое время ядра, наконец, сливаются. Диплоидное ядро делится путем мейоза и гаплоидные ядра становятся ядрами спор, возникшими в результате полового процесса. Таким образом, у высших грибов в жизненном цикле чередуются три ядерные фазы: гаплоидная, дикарионная и диплоидная. Причем диплоидная фаза обычно кратковременна, а гаплоидная или дикарионная составляют основную часть жизненного цикла. Споры, возникшие в результате полового процесса, могут быть двух типов: *аскоспоры*, или *сумкоспоры*, образуются эндогенно, большей частью по восемь, в особых клетках — *асках*, или *сумках*, после слияния ядер дикариона, мейоза и последующего митоза; *базидиоспоры* образуются экзогенно, большей частью по четыре, на особых клетках — *базидиях*, также после слияния ядер дикариона и мейоза (см. рис. 140, Г, Д). Половое спороношение обычно завершает жизненный цикл.

Таким образом, по способу питания, отсутствию пластид, наличию хитина в стенках гиф, а также запасного продукта гликогена грибы приближаются к животным, а по неограниченному росту и поглощению пищи путем всасывания — к растениям. От растений и животных их отличают тело, состоящее из гиф, и наличие в жизненном цикле, кроме гаплоидной и диплоидной ядерных фаз, третьей фазы — дикарионной.

Значение грибов в природе и жизни человека. Грибы играют важную роль в круговороте веществ в

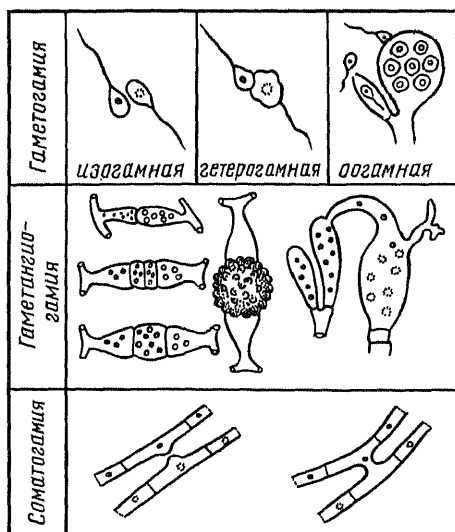


Рис. 141. Формы полового процесса у грибов (схема).

природе. Они минерализуют органические вещества, в основном остатки отмерших растений, и участвуют в образовании гумуса. Грибы, вызывающие спиртовое брожение, широко применяют в хлебопечении, для производства спирта, вина, пива, кваса, кефира. Кроме того, дрожжи используют как пищевой, кормовой и лечебный продукт. Шляпочные грибы употребляют в пищу. Однако стенки гиф плохо перевариваются, поэтому белки почти не усваиваются, и грибы имеют преимущественно вкусовое значение. Велика роль грибов в производстве антибиотиков.

С другой стороны, многие грибы вызывают болезни сельскохозяйственных растений. Огромный вред народному хозяйству наносят грибы, разрушающие древесину. Некоторые виды вызывают болезни человека, животных, а также отравления. Грибы паразитируют в теле организмов, имеющих кислую реакцию, которую не выдерживает большинство патогенных бактерий.

Классификация. Грибы делят на шесть классов: Хитридиомицеты, Оомицеты, Зигомицеты, Аскомицеты, Базидиомицеты, Дейтеромицеты. Представителей первых трех классов относят к низшим грибам, так как они имеют неклочный мицелий или совсем его не имеют. Представителей остальных классов относят к высшим грибам, так как их мицелий состоит из гиф, разделенных на клетки.

КЛАСС ХИТРИДИОМИЦЕТЫ — CHYTRIDIOMYCETES

Объединяет 300 видов. Мицелия нет. Вегетативное тело представлено либо *плазмодием* — голый многоядерной цитоплазматической массой, либо клеткой, от которой отходят безъядерные, не разделенные перегородками зачаточные гифы. Бесполое размножение осуществляется зооспорами с одним жгутиком. Формы полового процесса разнообразны — изогамия, гетерогамия, оогамия и др. Обитают преимущественно в водной среде. Многие паразитируют на водорослях и высших растениях.

Ольпидий капустный (*Olpidium brassicae*) — паразитирует на капусте. У рассады капусты, пораженной ольпидиумом, корень и часть подсемядольного колена имеют черную морщинистую поверхность, поэтому болезнь называют черной ножкой (рис. 142). В клетках коры находятся талломы ольпидиума в виде многоядерных плазмодиев. Плазмодий увеличивается в размерах, одевается оболочкой и целиком превращается в зооспорангий шаровидной формы. При этом каждое ядро с частью цитоплазмы становится зооспорой, имеющей длинный гладкий жгутик. Через трубчатый отросток зооспоры выходят наружу, приближаются к новому растению, прикрепляются к эпидерме и переливают в ее клетки содержимое. Ядро паразита многократно делится, и из зооспоры образуется новый плазмодий, а затем зооспорангий. При благоприятных условиях жизненный цикл длится 2—3 дня. Половой процесс изогамный. При задержке прора-

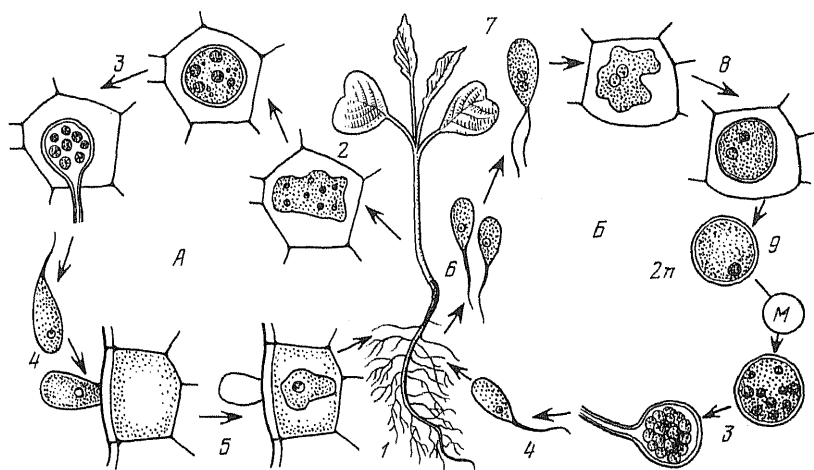


Рис. 142. Жизненный цикл ольпидия:

А — бесполое размножение, *Б* — половое размножение, *М* — мейоз; 1 — рассада капусты, пораженная ольпидием, 2 — плазмодий ольпидия в клетке корневой шейки, 3 — образование зооспорангия, 4 — зооспора, 5 — проникновение зооспоры в клетку эпидермы, 6 — изогаметы, 7 — зигота, 8 — двухъядерный зимующий плазмодий, 9 — прорастание зиготы.

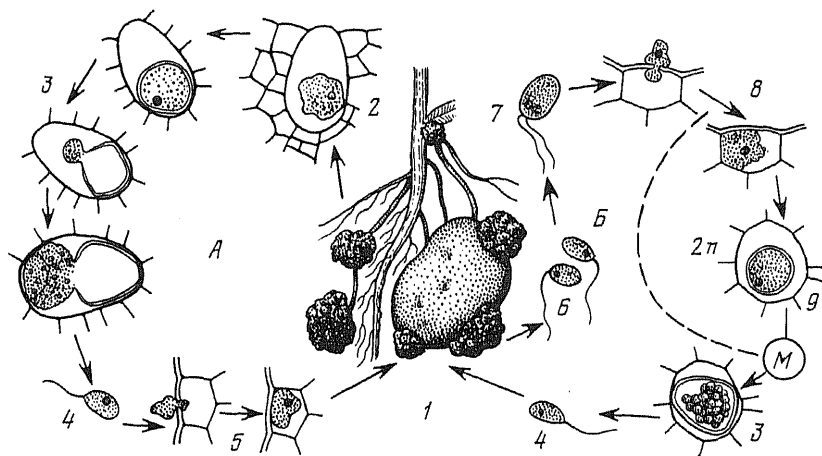


Рис. 143. Жизненный цикл синхитрия:

А — бесполое размножение, *Б* — половое размножение, *М* — мейоз; 1 — клубни картофеля, пораженные синхитрием, 2 — плазмодий синхитрия в клетке клубня, 3 — образование сория зооспорангиев, 4 — зооспора, 5 — проникновение зооспоры в клетку эпидермы молодого клубня, 6 — изогаметы, 7 — зигота, 8 — проникновение зиготы в клетку эпидермы клубня, 9 — образование цисты.

стания зооспорангия зооспоры, выходящие из него, ведут себя, как гаметы: сливаясь, они образуют зиготу, которая передвигается с помощью двух жгутиков. Зигота заражает растение так же, как и зооспора, но затем покрывается толстой стенкой, превращается в *цисту* и зимует. При прорастании зигота делится путем мейоза и образует плазмодий, который вскоре превращается в зооспорангий.

Синхитрий (*Synchytrium endobioticum*) — паразитирует на картофеле. Зооспоры, проникая в клетки клубня, вызывают их сильное увеличение. Клетки, окружающие пораженные участки ткани, многократно делятся, стенки их одревесневают. В результате на клубнях образуются бугристые опухоли (рис. 143). Болезнь называют раком. Пораженные клубни часто бывают мелкими и содержат мало крахмала. При бесполом размножении из плазмодия в отличие от ольпидия образуется не один, а группа (сорус) из 5—9 зооспорангиев. Половое размножение происходит осенью. Половой процесс изогамный. Зигота, снабженная двумя жгутиками, проникает в клубень картофеля, покрывается толстой стенкой, превращается в цисту и зимует. Жизнеспособность цисты сохраняется в течение 20 лет. При прорастании зиготы происходит мейоз и образуется один зооспорангий.

КЛАСС ООМИЦЕТЫ — ООМYCETES

Включает 300 видов. Мицелий состоит из сильно разветвленных неклеточных гиф, содержащих много ядер. Поперечные перегородки возникают только при отчленении органов размножения. Стенка гиф состоит из целлюлозы, хитина нет. Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор с двумя жгутиками. Половой процесс оогамный. Зигота диплоидна, при ее прорастании происходит мейоз. Большая часть жизни проходит в гаплоидной фазе. Жизненный цикл большинства видов в значительной мере связан с водной средой.

Фитофтора (*Phytophthora infestans*) — паразитирует на картофеле (рис. 144). Мицелий находится в мезофилле листа. Гифы разрастаются по межклетникам и с помощью гаусторий проникают внутрь клеток, вызывая их отмирание. На листьях появляются темные пятна, а при сильном поражении погибает весь лист. Выросты гиф (спорангиеносцы) выходят наружу через устьица, ветвятся и во влажную погоду образуют белый налет вокруг пятен с нижней стороны листьев. На их концах формируются лимонovidные зооспорангии, которые отделяются от спорангиеносцев и, попадая на листья картофеля, прорастают или в новые гифы, проникающие в ткани листа через устьица, или (при наличии капельной влаги) в зооспоры. Последние также поражают здоровые листья. Темп размножения зооспорами выше, чем зооспорангиями. Зооспорангии или зооспоры, попадая на почву, могут заражать клубни картофеля. Половое размноже-

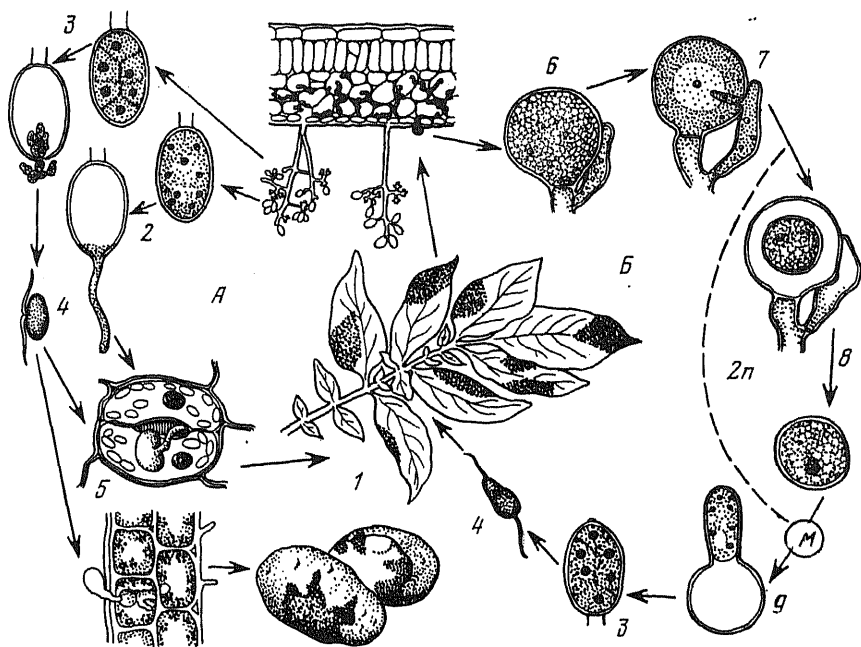


Рис. 144. Жизненный цикл фитифторы:

А — бесполое размножение, *Б* — половое размножение, *М* — мейоз; 1 — лист и клубни картофеля, пораженные фитифторой, 2 — конидия и ее прорастание, 3 — зооспорангии и выход зооспор, 4 — зооспора, 5 — прорастание зооспоры на листе и клубне, 6 — оогоний и антеридий, 7 — оогамия, 8 — образование ооспоры, 9 — прорастание ооспоры.

ние обнаружено лишь на родине гриба — в Мексике, оно происходит на почве в отмирающих листьях. Оогонии и антеридии образуются лишь тогда, когда имеются два физиологически различных мицелия (*гетероталлизм*). Оогоний имеет шаровидную форму, внутри формируется яйцеклетка. Гифа с антеридием растет в сторону оогония. Выросты антеридия через поры врастают внутрь оогония, достигают яйцеклетки, и часть содержимого с одним ядром сливается с яйцеклеткой. Оплодотворенная яйцеклетка покрывается оболочкой и превращается в *ооспору*. По окончании периода покоя ооспора делится мейозом и прорастает в гифу с зооспорангием. Зимуют ооспоры и мицелий на растительных остатках и в клубнях. Заражение происходит через почву и клубни.

КЛАСС ЗИГОМИЦЕТЫ — ZYGOMYCETES

Число видов 400. Мицелий неклеточный. В стенках гиф имеется хитин. Бесполое размножение осуществляется при помощи спорангиоспор или конидий. Зооспор нет. Почти все виды ведут

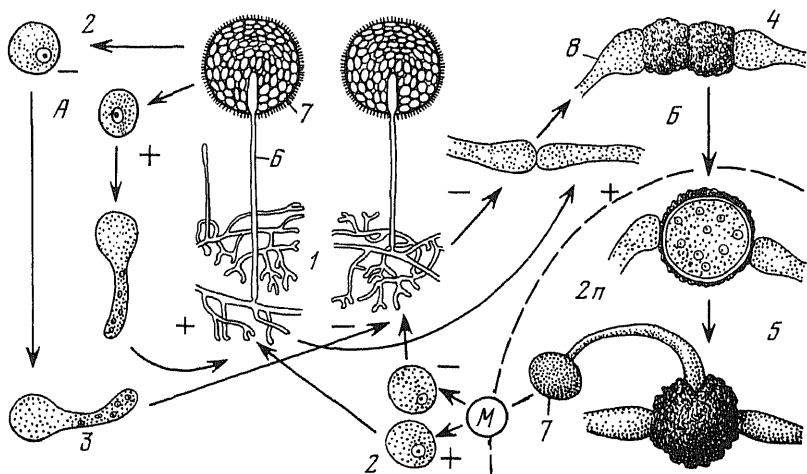


Рис. 145. Жизненный цикл мукора:

А — бесполое размножение, Б — половое размножение, М — мейоз; 1 — гетероталлические мицелии, 2 — споры, 3 — прорастание спор, 4 — конъюгация гаметангиев, 5 — зигота и ее прорастание, 6 — спорангионоситель, 7 — спорангий, 8 — подвесок.

наземный образ жизни. Половой процесс — гаметангиогамия (зигогамия).

Мукор (*Mucor mucedo*) — обычный сапрофит, поселяющийся на хлебе, овощах, а также на навозе и многих других органических субстратах (рис. 145). Гифы неклеточные, сильно ветвистые, с множеством ядер. Бесполое размножение происходит при помощи спорангиоспор, образующихся в шаровидных спорангиях. Попадая на увлажненный субстрат, споры прорастают. Половой процесс наблюдается сравнительно редко. Он возможен лишь тогда, когда рядом окажутся два физиологически различных (гетероталлических) мицелия. Гифы мицелиев растут навстречу друг другу. Концы их утолщаются, приходят в соприкосновение, и от них отделяются перегородками гаметангии. Стенки гаметангиев в месте соприкосновения растворяются, и многоядерное содержимое их сливается. Образовавшаяся зигота с диплоидными ядрами покрывается толстой темной оболочкой, превращаясь в *зигоспору*. После периода покоя она делится мейозом и прорастает. Образуется зародышевая гифа со спорангием, содержащим гаплоидные споры.

КЛАСС АСКОМИЦЕТЫ — ASCOMYCETES

Объединяет около 30 тыс. видов. Мицелий аскомицетов состоит из клеточных гиф, погруженных в субстрат. На поверхности образуются лишь органы полового размножения. Большинство видов — сапрофиты. Они живут в почве, питаются остат-

ками отмерших растений, на пищевых продуктах. Однако известны и паразиты растений, реже животных и даже человека. Некоторые начинают жизненный цикл как паразиты, а заканчивают как сапрофиты.

Бесполое размножение осуществляется конидиями. Половой процесс — гаметангиогамия. У примитивных представителей он заключается в слиянии двух гаметангиев разного пола, морфологически сходных или малоразличимых, представляющих собой выросты гиф. Сразу же происходит кариогамия. В многоядерных гаметангиях сливаются только два ядра. Зигота не имеет периода покоя, диплоидное ядро делится путем мейоза, а затем еще раз — митозом. В результате образуется восемь гаплоидных аскоспор. У большинства высокоорганизованных аскомицетов образу-

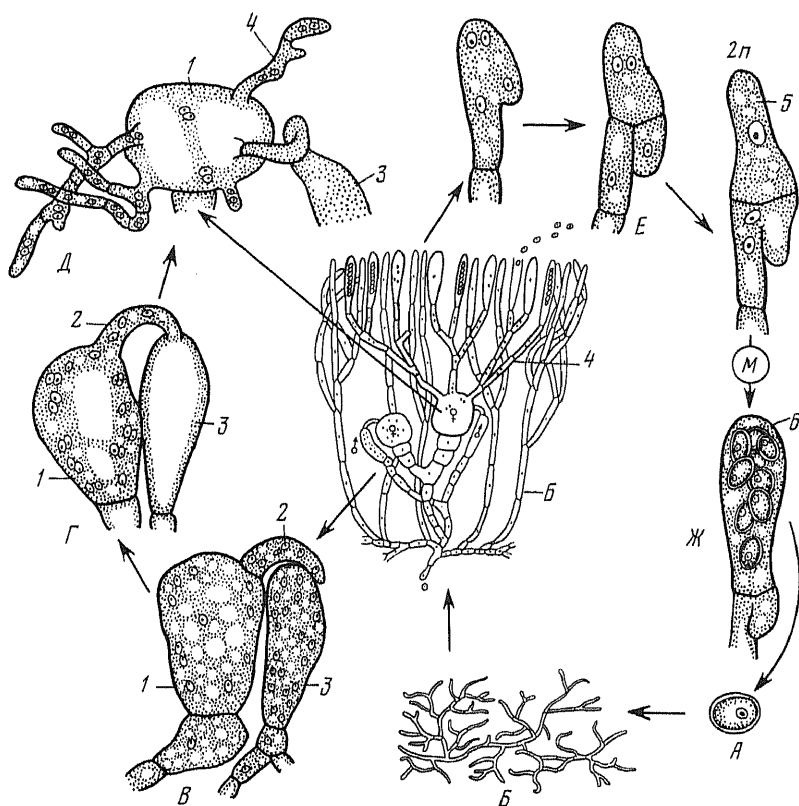


Рис. 146. Половой процесс аскомицетов:

А — аскоспора, Б — гаплоидный мицелий, В — органы полового размножения, Г — срастание трихогинии с антеридием, переход протопласта в аскогон, образование дикарионов, Д — образование аскогенных гиф, Е — формирование аска на конце аскогенной гифы, Ж — образование аскоспор, М — мейоз; 1 — аскогон, 2 — трихогина (1—2 — архикарп), 3 — антеридий, 4 — аскогенная гифа, 5 — зигота, 6 — аск с аскоспорами.

ются дифференцированные органы полового размножения: женский — архикарп и мужской — антеридий (рис. 146). *Архикарп* состоит из двух клеток: нижней вздутой — *аскогона*, и верхней цилиндрической — *трихогины*. *Антеридий* — из одной цилиндрической клетки. Оба органа обычно многоядерные. Антеридий примыкает к трихогине, содержимое его переливается в архикарп, где и происходит слияние цитоплазмы. Ядра разного происхождения — аскогонного (женского) и антеридиального (мужского) — не сливаются, а сближаются попарно, образуя *дикарионы*. После этого из аскогона образуются ветвящиеся *аскогенные гифы*. В них переходят дикарионы, которые размножаются делением. Каждая клетка аскогенных гиф содержит по одному дикариону. В завершающей фазе полового процесса в верхушечных клетках аскогенных гиф ядра дикарионов сливаются. Образуется зигота, в которой сразу же происходит мейоз, а затем — митоз. В результате получается восемь (иногда четыре) гаплоидных клеток — *аскоспор*. Верхушечная клетка, в которой содержатся аскоспоры, разрастается и превращается в *аск*, или *сумку*. Следовательно, у высокоорганизованных аскомицетов в жизненном цикле чередуются три фазы: гаплоидная (большая часть цикла), дикарионная и очень непродолжительная диплоидная. Между асками всегда находятся стерильные гифы — *парафизы*. Они выполняют буферную роль, но возможно способствуют также рассеиванию аскоспор. Аски и парафизы образуют *гимениальный слой*, или *гимений*. Гимениальный слой высокоорганизованных аскомицетов расположен на *плодовом теле*, состоящем из ложной ткани — *плектенхимы*. У более примитивно организованных представителей аскомицетов плодовые тела не формируются, аски образуются в любом месте мицелия, состоящего из аскогенных гиф.

В зависимости от наличия или отсутствия плодового тела и способа его образования класс Аскомицеты подразделяют на три подкласса: Гемиаскомицеты, Эуаскомицеты, Локулоаскомицеты.

ПОДКЛАСС ГЕМИАСКОМИЦЕТЫ — NEMIASCOMYCETIDAE

Плодовое тело и гимениальный слой отсутствуют. Аски образуются на аскогенных гифах мицелия или из отдельных специализированных клеток.

Дрожжи пекарские (*Saccharomyces cerevisiae*). Используются в хлебопечении, пивоварении и в производстве спирта. Известны только в культуре (рис. 147).

Дрожжи винные (*S. ellipsoideus*) распространены в природе, их используют в виноделии.

Дрожжи вызывают спиртовое брожение, при котором глюкоза превращается в винный спирт и выделяется углекислый газ. Таллом у дрожжей одноклеточный. Вегетативное

Рис. 147. Дрожжи пивные (схема):

1 — ядро, 2 — митохондрия, 3 — вакуоль, 4 — аппарат Гольджи, 5 — эндоплазматический ретикулум, 6 — выделительные пузырьки, 7 — липидные включения, 8 — плазмалемма, 9 — стенка, 10 — след отделившейся при почковании клетки, 11 — фагосомы, 12 — пиноцитозные пузырьки.

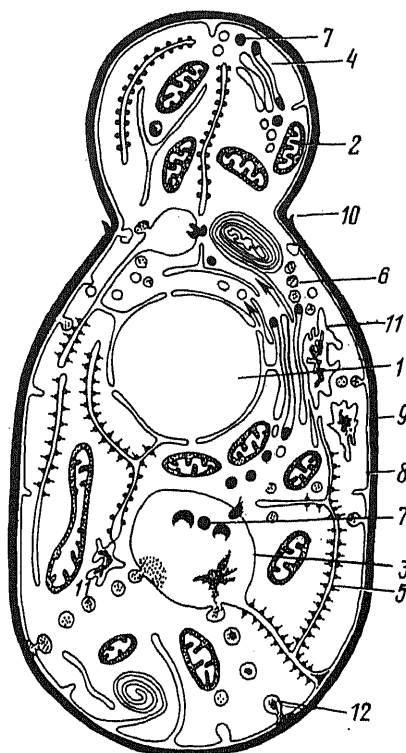
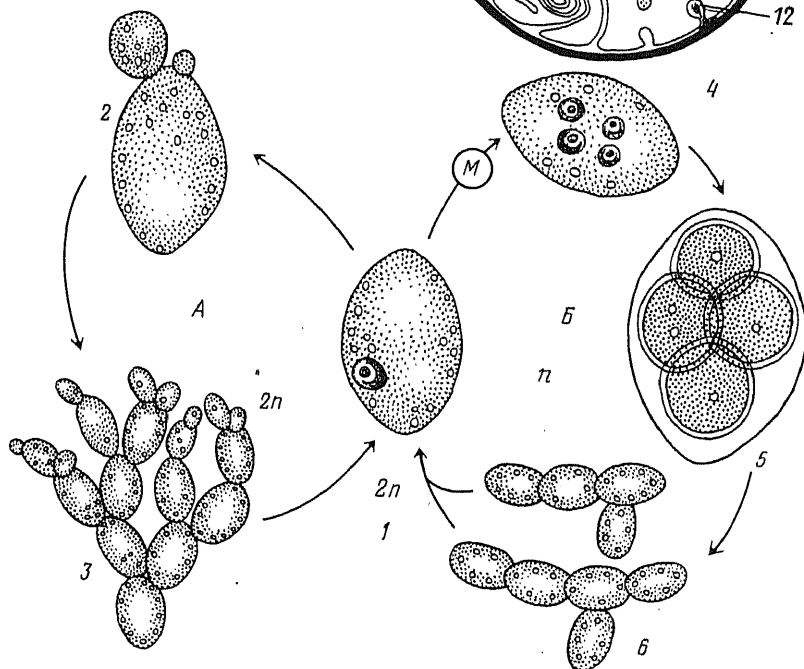


Рис. 148. Жизненный цикл дрожжей пивных:

А — почкование, Б — половой процесс, М — мейоз; 1 — вегетативная особь, 2—3 — почкующиеся клетки, 4—5 — образование аска с аскоспорами, 6 — почкующиеся аскоспоры.



размножение происходит путем почкования (рис. 148). При благоприятных условиях оно идет так быстро, что клетки не успевают делиться. Через сутки от одной клетки можно получить миллионное потомство. При неблагоприятных условиях роста наступает половой процесс: ядро делится путем мейоза, и клетка превращается в аск с четырьмя гаплоидными аскоспорами. Аскоспоры некоторое время размножаются почкованием, затем копулируют попарно, образуя диплоидные клетки, которые длительное время размножаются почкованием.

ПОДКЛАСС ЭУАСКОМИЦЕТЫ — EUASCOMYCETIDAE

Самый обширный подкласс. Основной признак — образование плодовых тел, имеющих *гимениальный* слой. Различают три основных типа плодовых тел (рис. 149): *клеистотеций* — полностью замкнутое, обычно шаровидной формы, аски находятся внутри, они освобождаются в результате разрушения стенки плодового тела; *перитеций* — имеет сверху выходное отверстие, внутри содержит гимениальный слой; *апотеций* — открытое, блюдцевидной или чашевидной формы, гимениальный слой расположен на поверхности.

Пеницилл (род *Penicillium*). Виды этого рода обитают в почве, где минерализуют органические остатки, некоторые вызывают порчу пищевых продуктов — хлеб, овощи (рис. 150). Отдельные представители служат сырьем для получения антибиотика пенициллина. Другие используют при производстве сыра сортов рокфор и камамбер. Гифы разделены на клетки, содержащие по одному ядру. Бесполое размножение происходит при помощи

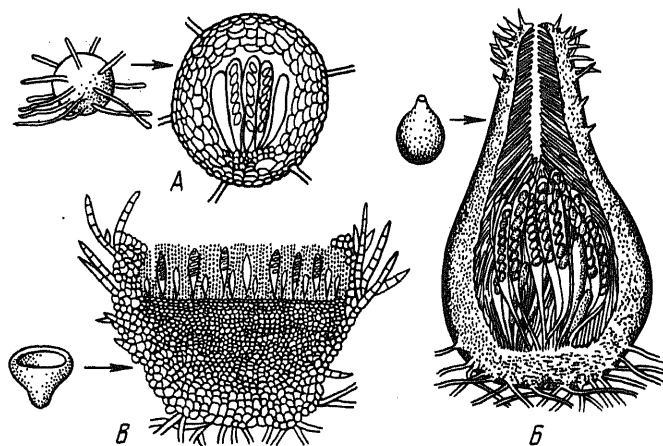


Рис. 149. Плодовые тела эуаскомицетов:
А — клеистотеций, Б — апотеций, В — перитеций.

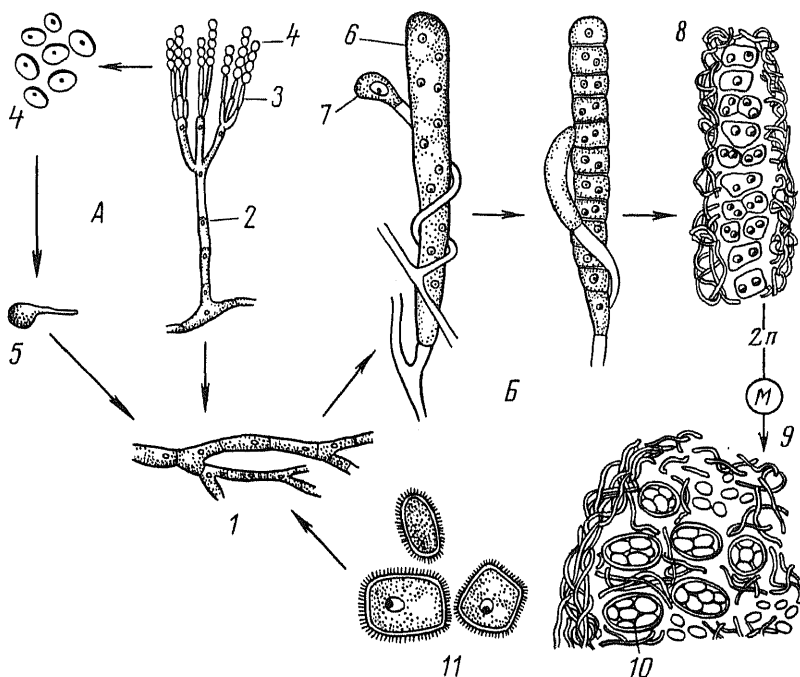


Рис. 150. Жизненный цикл пеницилла:

А — бесполое размножение, Б — половое размножение, М — мейоз; 1 — мицелий, 2 — конидиеносец, 3 — фиалида, 4 — конидия, 5 — прорастание конидии, 6 — аскогон, 7 — антеридий, 8 — формирование клейстотеция, 9 — часть клейстотеция, 10 — аск с аскоспорами, 11 — аскоспоры.

конидий. Конидиеносцы многоклеточные, заканчиваются на верхушке разветвлениями, имеющими форму кисточек. От конечных разветвлений (*фиалид*) отделяются цепочки конидий. Наиболее молодые конидии расположены в основании цепочки, а наиболее старые (созревшие) — на ее конце. Отделившиеся конидии разносятся токами воздуха и, попав в благоприятные условия, образуют новые мицелии. Половое размножение известно у немногих видов этого рода. Плодовое тело — клейстотеций.

Спорынья (*Claviceps purpurea*) — злостный паразит ржи и многих дикорастущих злаков (рис. 151). На колосьях образуются темно-фиолетовые *склероции* (рожки). На периферии их гифы толстостенные, темноокрашенные, в центре — с тонкими стенками, заполнены запасными продуктами (маслом и гликогеном). Склероций зимует в почве, а к началу цветения ржи прорастает, и на нем образуются головчатые *стромы* с погруженными в них перитециями. Они содержат удлинненные аски, в каждом из которых по восемь тонких аскоспор. Созревшие аскоспоры выбрасываются наружу и, попав на цветущ-

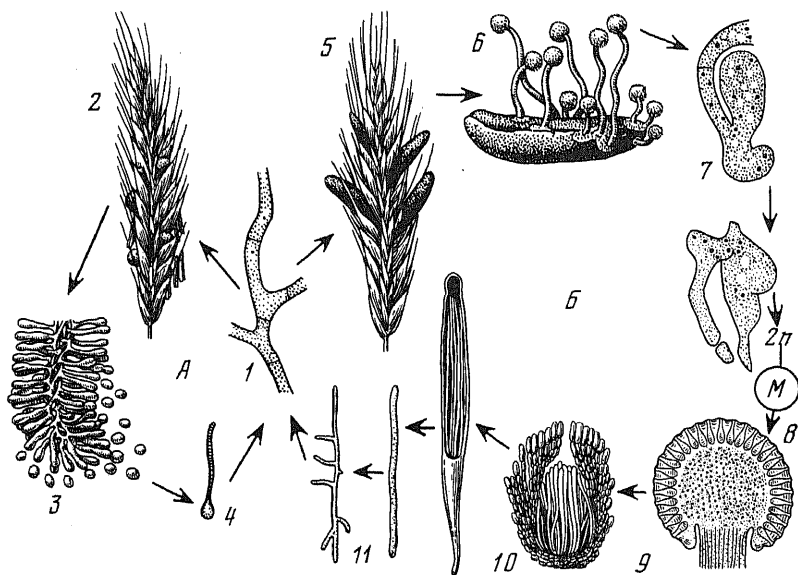


Рис. 151. Жизненный цикл спорыньи:

А — бесполое размножение, Б — половое размножение, М — мейоз; 1 — мицелий, 2 — медвяная роса на пораженном спорыньей колосе, 3 — конидиеносец с конидиями, 4 — прорастание конидий, 5 — колос ржи со склеротиями, 6 — проросший склеротий с головчатыми стромами на ножках, 7 — половой процесс, 8 — строма (продольный разрез), 9 — перитеций с асками, 10 — аск с нитевидными аскоспорами, 11 — аскоспора и ее прорастание.

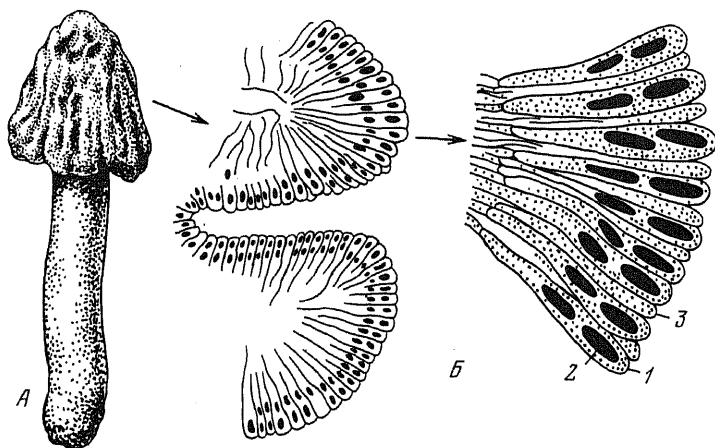


Рис. 152. Сморчковая шляпка:

А — плодовое тело — апотеций, Б — гимениальный слой; 1 — аск, 2 — аскоспора, 3 — парафиза.

щие колосья ржи, прорастают и образуют в завязях мицелий. От гиф мицелия отшнуровываются конидии, которые переносятся с колоса на колос насекомыми, привлеченными сладковатой жидкостью — медвяной росой, выделяемой мицелием гриба на поверхность колосьев в виде капель. Конидия, прорастая, внедряется в завязь и образует мицелий, который к осени уплотняется и превращается в новый склероций. Склероций несет на своей верхушке отмершую завязь с рыльцами, а в теле его накапливаются запасные продукты и ядовитое вещество — *эрготин*.

Сморчковая шапочка (*Verpa bohemica*) — сапрофит, обитающий в лесу (рис. 152). Мицелий находится в почве, а на поверхность весной вскоре после освобождения почвы от снега выходит плодовое тело — апотеций, имеющий вид конической шляпки бурого цвета, 3—5 см в диаметре, на цилиндрической ножке. Оно образовано плектенхимой. Наружная поверхность шляпки морщинистая, выстлана гимениальным слоем, состоящим из удлинённых асков, расположенных перпендикулярно к поверхности. Аски содержат по две крупные удлинённо-овальные аскоспоры (остальные ядра дегенерируют), погруженные в цитоплазматическую массу — экиплазму. Между асками находятся парафизы, придающие упругость гимениальному слою. При созревании асков гликоген в экиплазме превращается в сахар, поэтому они всасывают воду, тургор увеличивается и через образовавшееся на верхушке отверстие аскоспоры с силой выбрасываются наружу на расстояние до 30 см. При благоприятных условиях они прорастают и образуют новые мицелии.

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ — BASIDIOMYCETES

Общее число видов около 30 тыс. Мицелий состоит из клеточных гиф. Бесполое размножение происходит при помощи конидий, но встречается редко. Половой процесс — соматогамия. Он осуществляется путем слияния клеток двух гаплоидных гиф, специальных органов полового размножения не образуется. У гетероталлических видов, составляющих большинство, сливаются гифы противоположных по знаку мицелиев (+ и —). При этом образуются дикарионы, ядра которых затем синхронно делятся. Половой процесс завершается слиянием ядер дикарионов, мейозом и образованием базидии с четырьмя *базидиоспорами* (рис. 153). Базидии по строению бывают разные: *холобазидия* — одноклеточная, булабовидная; *гетеробазидия* состоит из двух частей — нижней расширенной (гипобазидия) и верхней, являющейся выростом нижней (*эпибазидия*); *фрагмобазидия* (*телиобазидия*) — разделена поперечными перегородками на четыре клетки, обычно образуется из толстостенной покоящейся клетки, называемой *телиоспорой* (рис. 154).

В жизненном цикле базидиомицетов доминирует дикарионная

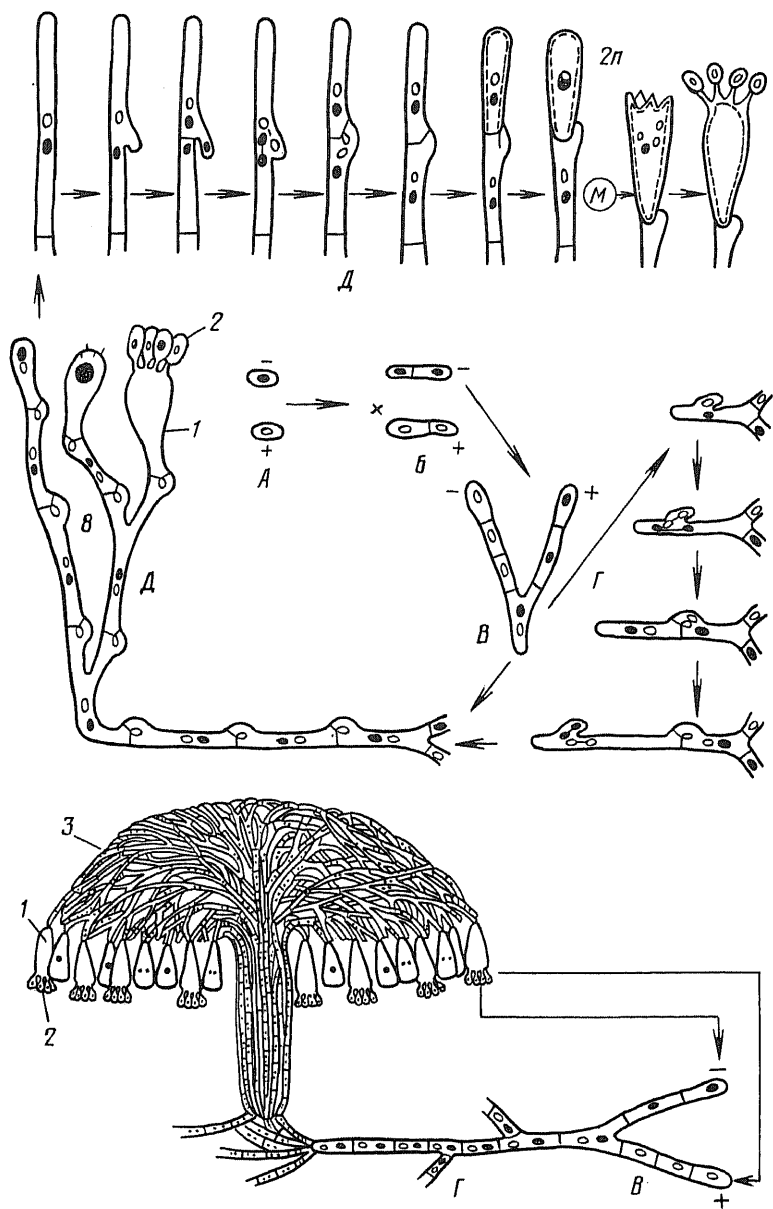


Рис. 153. Половой процесс базидиомycетов (схема):

а — базидиоспора, Б — гаплоидные гифы, В — соматогамия, Г — рост дикарионных гиф, Д — формирование базидии, М — мейоз; 1 — базидия, 2 — базидиоспора, 3 — плодовое тело.

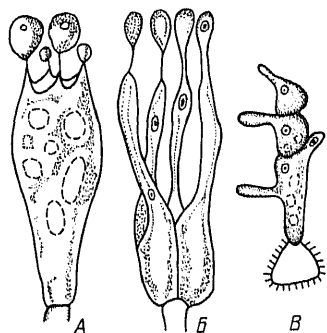


Рис. 154. Типы базидий:

А — холобазидия, Б — гетеробазидия,
В — фрагмобазидия.

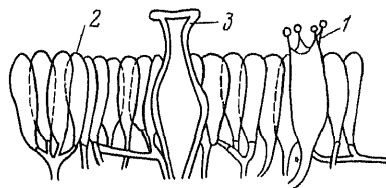


Рис. 155. Гименальный слой базидиомycетов (схема):

1 — базидия с базидиоспорами, 2 — парафиза, 3 — цистид.

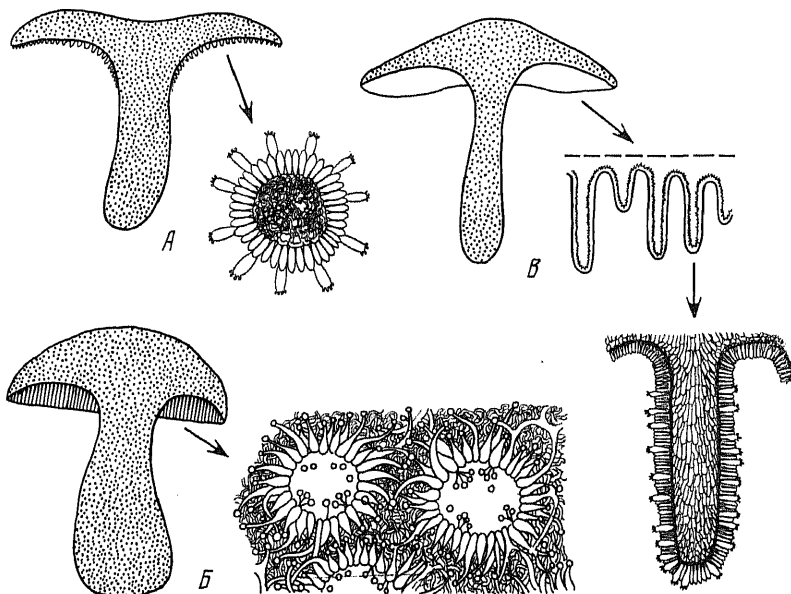


Рис. 156. Типы гименофоров базидиомycетов (схема):

А — шиповидный (поперечный разрез), Б — трубчатый (поперечный разрез). В — пластинчатый (продольный разрез).

фаза, а гаплоидная и диплоидная очень кратковременны. У большинства видов базидиоспоры образуются на плодовых телах, разнообразных по форме и размеру. По консистенции плодовые тела могут быть рыхлыми, паутинистыми, плотно-войлочными, кожистыми и даже деревянистыми. Гимений чаще всего располагается на нижней стороне плодового тела. Он состоит из базидий, парафиз и цистид. *Цистид* — более крупная, чем парафиза, клетка, возвышающаяся над гимениальным слоем (рис. 155). Поверхность плодового тела, несущую гимений, называют *гименофором*. У примитивных представителей он гладкий, а у высокоорганизованных имеет форму шипов, пластинок, трубочек, что значительно увеличивает поверхность гимениального слоя (рис. 156). У некоторых видов базидии с базидиоспорами образуются прямо на гифах мицелия.

Базидиальные грибы подразделяют на три подкласса: Хлобазидиомицеты, Гетеробазидиомицеты, Телиобазидиомицеты.

ПОДКЛАСС ХОЛОБАЗИДИОМИЦЕТЫ — HOLOBASIDIOMYCETIDAE

Объединяет грибы, образующие холобазидии.

Шампиньон (*Agaricus campestre*) — сапрофит, живет на хорошо унавоженной почве (рис. 157). Плодовое тело образуется на сильно разветвленном мицелии, расположенном в почве и состоящем из клеточных гиф. Оно имеет *шляпку* и *ножку*. У молодых плодовых тел нижняя сторона шляпки затянута *покрыва-*

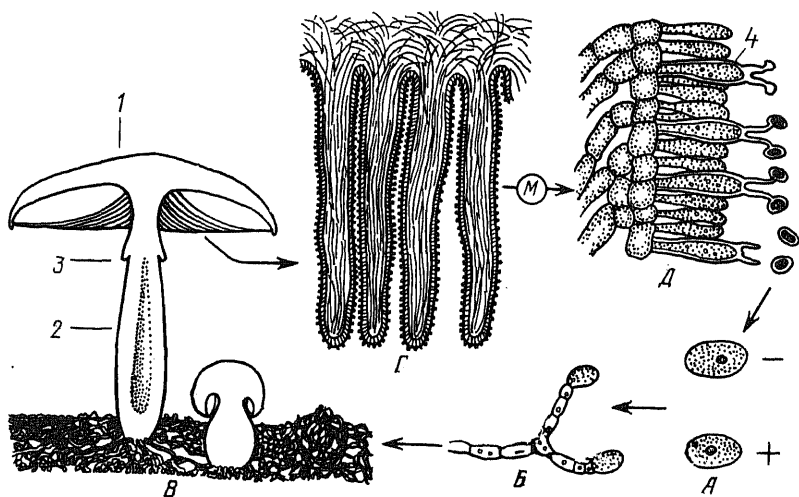


Рис. 157. Жизненный цикл шампиньона:

А — базидиоспоры, Б — соматогамия, В — мицелий, Г — пластинчатый гименофор, Д — гимениальный слой, М — мейоз; 1 — шляпка, 2 — ножка, 3 — покрывало, 4 — базидия.

лом — белой пленкой, прикрепленной к краю шляпки и ножке, выполняющей защитную роль. На старых плодовых телах от покрывала остаются только обрывки пленки в виде белого кольца на ножке. Ножка плодового тела, кожица, покрывающая шляпку, мякоть и пластинчатый гименофор, расположенный на нижней поверхности шляпки, состоят из плектенхимы. Поверхность пластинок гименофора имеет розоватый цвет у молодых шампиньонов и более темный — у старых. Гимениальный слой состоит из одного ряда базидий. Базидиоспоры сидят на стеригмах — выростах базидий. Отделяясь от стеригм, они попадают в пространство между пластинками, падают вниз и разносятся токами воздуха.

К холобазидиомицетам относят также следующие хорошо известные виды грибов: с *пластинчатым гименофором*: лисичка (род *Cantharellus*), опенок (род *Armillariella*), сыроежка (род *Russula*), рыжик (*Lactarius deliciosus*), груздь (*L. piperatus*); с *трубчатым гименофором*: трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*), белый гриб (*Boletus edulis*), подберезовик (*B. scaber*), подосиновик (*B. versipellis*).

ПОДКЛАСС ТЕЛИОБАЗИДИОМИЦЕТЫ — TELIOBASIDIOMYCETIDAE

Имеют фрагмобазидии.

Возбудитель твердой головни пшеницы (*Tilletia caries*) (рис. 158). Пораженный колос более легкий, чем здоровый, так как многие его зерновки заполнены *телиоспорами*. Телиоспоры имеют шаровидную форму, темную окраску и ячеистую поверхность. Во время обмолота они прилипают к зерновкам и при посеве попадают в почву. Прорастают весной одновременно с зерновкой. Перед прорастанием ядра дикариона сливаются, а затем зигота делится путем мейоза. Затем образуется фрагмобазидия с гаплоидными базидиоспорами. Базидиоспоры неспособны заражать растения. Две гетероталлические базидиоспоры сливаются и образуют двухъядерную клетку. Из такой клетки вырастает дикарионная гифа. Она внедряется в околоплодник зерновки, а затем в проросток, растет вместе с растением, проникает в соцветие, сильно разрастается внутри зерновки и поглощает их содержимое. Околоплодник и спермодерма не разрушаются, зерновка сохраняет внешнюю форму, но внутри она заполнена телиоспорами.

Такой же жизненный цикл имеют возбудители головни ржи (*T. secalis*) и ячменя (*T. hordei*), пыльной головни кукурузы (*Sorosporium reilianum*) и др.

Возбудитель пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*) имеет более сложный жизненный цикл (рис. 159). У пораженного колоса чешуйки колосков и зерновки разрушены и покрыты черными телиоспорами. Они мельче, чем телиоспоры твердой головни пшеницы, поверхность их не ячеистая. Телиоспоры попадают на здоровые колосья. На рыльце пестика они про-

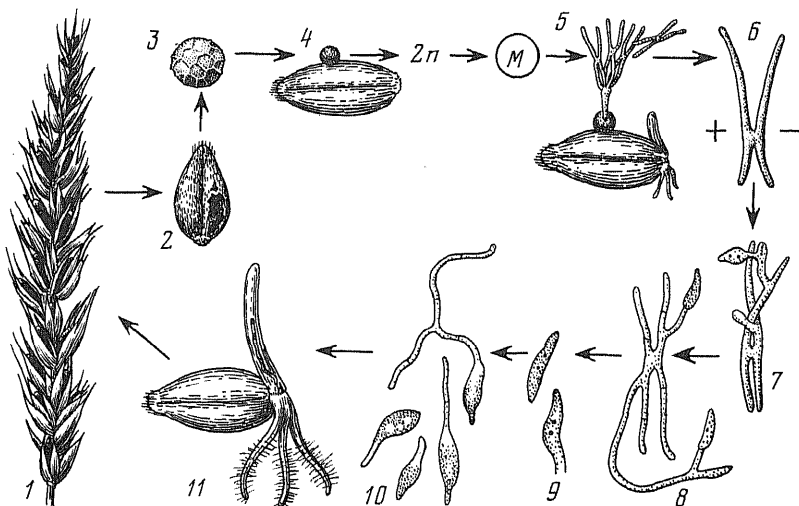


Рис. 158. Жизненный цикл твердой головни пшеницы:

M — мейоз; 1 — колос пшеницы, пораженный твердой головней, 2 — зерновка, заполненная телиоспорами, 3 — телиоспора, 4 — телиоспора, прилипшая к здоровой зерновке, 5 — прорастание телиоспоры и образование базидиоспор, 6 — копуляция базидиоспор, 7—10 — образование гиф с дикарионами и внедрение их в зерновку, 11 — гифа гриба в проростке пшеницы.

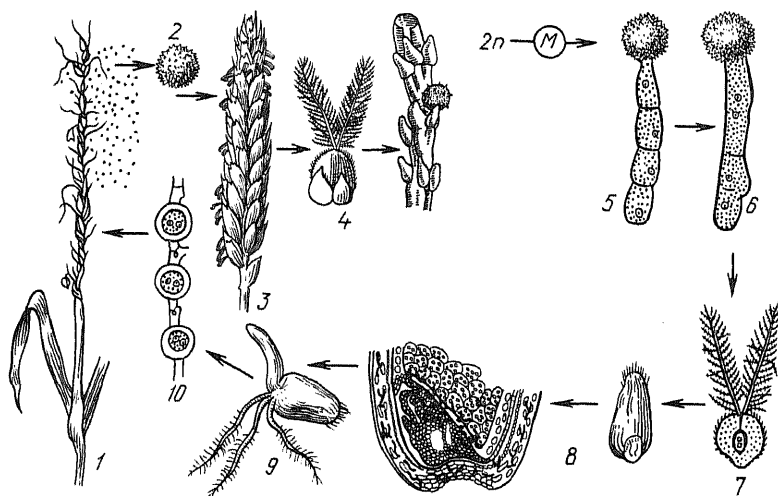


Рис. 159. Жизненный цикл пыльной головни пшеницы:

M — мейоз; 1 — колос пшеницы, пораженный пыльной головней, 2 — телиоспора, 3 — цветущий колос пшеницы, 4 — телиоспора на пестике, 5 — прорастание телиоспоры и образование базидиоспор, 6 — копуляция члеников фрагмобазидии, 7—8 — внедрение гифы в зародыш, 9 — прорастание пораженной зерновки, 10 — образование телиоспор.

растают и образуют фрагмобазидии. Однако базидиоспоры не формируются, а происходит попарная копуляция члеников фрагмобазидий, которые затем прорастают в дикарионные гифы. Последние проникают в завязь, разрастаются внутри эндосперма и зародыша, но не разрушают их. Пораженные зерновки не отличаются от здоровых ни формой, ни массой и способны прорасти. Следовательно, здесь заражение происходит не в почве, а во время цветения и формирования зерновки. При посеве, когда зародыш трогается в рост, начинается и интенсивный рост мицелия. Особенно сильно разрастается мицелий в соцветии, где накапливается много питательных веществ. Здесь он распадается на отдельные клетки, которые покрываются толстой стенкой и превращаются в телиоспоры. При этом соцветие деформируется и представляет собой черную пылящую массу.

Пукциния злаковая, или **возбудитель линейной ржавчины** (*Puccinia graminis*), паразитирует на двух растениях: злаках и барбарисе (рис. 160). Злак служит основным растением-хозяином, а барбарис — промежуточным. На стеблях и листьях пораженных злаков в середине лета появляются удлиненные выпуклые пятна (подушечки) ржаво-бурого цвета. Они состоят из множества летних спор, называемых *уредоспорами*. Во второй половине лета образуются пятна черного цвета. Это кучки *телиоспор*. Они появляются на тех же местах, где были уредоспоры. Оба вида спор образуются на дикарионном мицелии, который находится в тканях стеблей и листьев злака. Уредоспора — это двухъядерная клетка, имеющая цвет ржавчины вследствие наличия в ней капель масла. Она овальной формы и расположена на одноклеточной ножке. Уредоспоры разносятся ветром и заражают другие растения. Телиоспора также расположена на ножке. Она удлиненной формы, имеет толстую бурую стенку и состоит из двух клеток. Вначале в каждой клетке имеется по два ядра. Затем ядра дикариона сливаются и двухъядерные клетки превращаются в диплоидные одноядерные.

Телиоспоры перезимовывают на почве или на стерне. Весной они прорастают. Перед прорастанием ядра делятся путем мейоза. Из каждой клетки вырастает фрагмобазидия с четырьмя гаплоидными базидиоспорами на коротких стеригмах. Базидиоспоры разносятся ветром. Попадая на листья барбариса, они прорастают и образуют мицелий в тканях листа. На верхней стороне пораженного листа появляются *пикниды*. Это овальные образования, состоящие из гаплоидных гиф, от верхушек которых отделяются *пикноспоры*. Развиваясь, пикнида разрывает верхнюю эпидерму листа, и часть гиф высывается наружу. Роль пикноспор сводится к своеобразному «опылению» пикнид другого знака (+ или —) и снабжению последних недостающими ядрами для образования дикарионного мицелия. Только на таком мицелии возникают *эцидии*. Они находятся на нижней стороне листа. Молодые эцидии имеют шаровидную

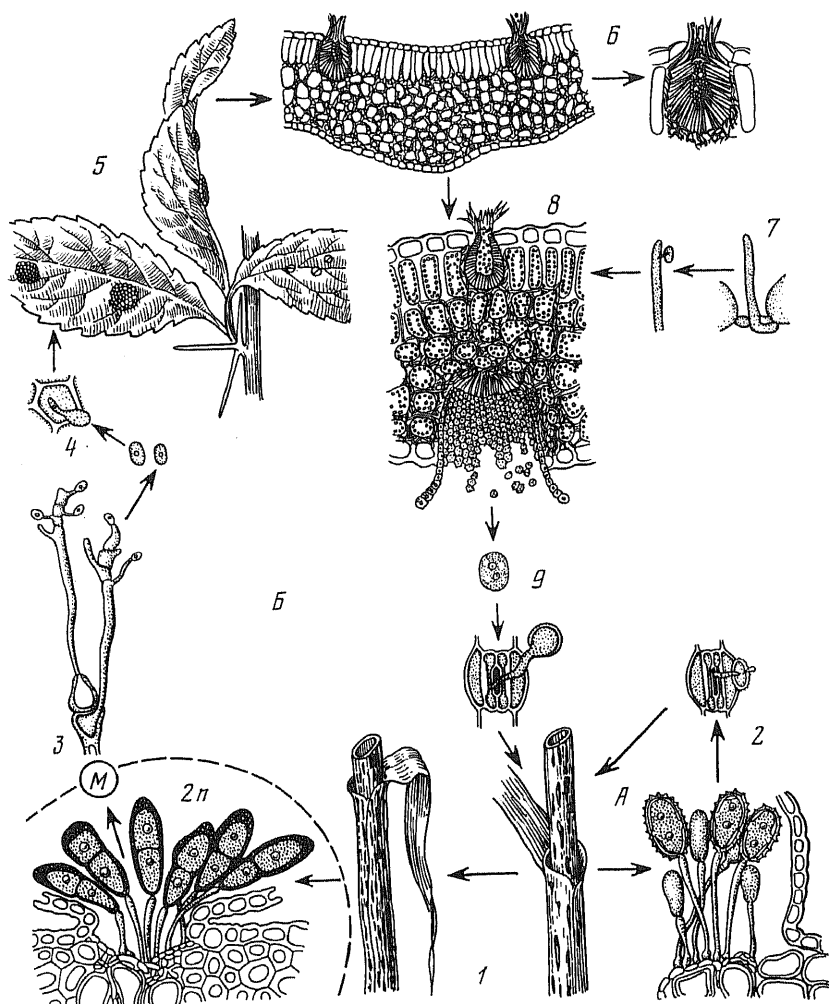


Рис. 160. Жизненный цикл пукции:

А — бесполое размножение, Б — половое размножение, М — мейоз; 1 — листья и стебли злака, пораженные пукцией, 2 — уредоспоры и их прорастание, 3 — телиоспоры и их прорастание, 4 — базидиоспоры, 5 — листья барбариса, пораженные пукцией, 6 — лист барбариса с пикнидами, 7 — образование дикарионного мицелия, 8 — лист барбариса с эцидиями, 9 — эцидиоспора и ее прорастание.

форму и погружены в паренхиму листа. Внутри созревают эцидиоспоры, окруженные покровом — *перидием*. Более старые эцидии прорывают нижнюю эпидерму и приобретают бокаловидную форму. Эцидиоспоры расположены в них правильными вертикальными рядами. Они отделяются от удлиненных клеток, находящихся на дне эцидия и являющихся продолжением гиф, которые пронизывают межклетные пространства тканей листа. Эцидиоспоры переносятся ветром на стебли и листья злаков.

Пукция злаковая паразитирует как на культурных злаках, так и на дикорастущих. Для некоторых луговых злаков промежуточный хозяин — крушина ломкая.

КЛАСС ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ, ИЛИ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ, — DEUTEROMYCETES

Общее число видов около 30 тыс. Гифы клеточные. Бесполое размножение осуществляется посредством конидий. Половое размножение отсутствует. Это паразиты и сапрофиты. Многие виды очень широко распространены в природе, нередко вызывают заболевания и гибель сельскохозяйственных растений.

Классификация дейтеромицетов основана на расположении конидиеносцев и форме конидий. Конидиеносцы могут располагаться поодиночке или небольшими пучками — *коремиями* (ботритис — род *Botrytis*; рис. 161, А), на поверхности переплетения гиф — *ложе*, или *строме* (коллетотрихум — род *Colletotrichum*; рис. 161, Б), внутри шаровидного или овального вместилища с отверстием на вершине — *пикниды* (диплодина — род *Diplodina*; рис. 161, В).

Характеристика отдела Грибы представлена в таблице 3.

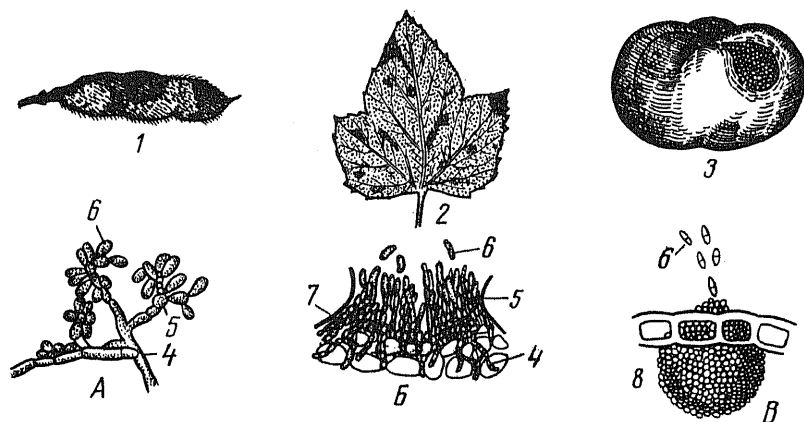


Рис. 161. Дейтеромицеты:

А — ботритис, Б — коллетотрихум, В — диплодина; 1 — пораженный плод гороха, 2 — пораженный лист смородины, 3 — пораженный плод томата, 4 — мицелий, 5 — конидиеносец, 6 — конидия, 7 — ложе, 8 — пикнида.

3. Характеристика отдела Грибы (*Mycophyta*)

Класс и число видов	Низшие грибы				Высшие грибы		
	Хитридиомицеты — <i>Chytridiomycetes</i> , 300	Оомикеты — <i>Oomycetes</i> , 300	Зигомикеты — <i>Zygomycetes</i> , 400	Аскомицеты — <i>Ascomycetes</i> , 30 000	Базидиомицеты — <i>Basidiomycetes</i> , 30 000		Дейтеромицеты — <i>Deuteromycetes</i> , 30 000
Подкласс	—	—	—	Гемиаскомицеты — <i>Hemiascomycetidae</i>	Эуаскомицеты — <i>Euascomycetidae</i>	Телиобазидиомицеты — <i>Teliobasidiomycetidae</i>	
Представители	Ольпидий (<i>Olpidium brassicae</i>), синхитрий (<i>Synchytrium endobioticum</i>)	Фитофтора (<i>Phytophthora infestans</i>)	Мукор (<i>Mucor mucedo</i>)	Дрожжи пекарские (<i>Saccharomyces cerevisiae</i>), дрожжи винные (<i>S. ellipsoideus</i>)	Пеницилл (род <i>Penicillium</i>), спорынья (<i>Claviceps purpurea</i>), сморчковая шапочка (<i>Verpa bohemica</i>)	Шампиньон (<i>Agaricus campestris</i>), белый гриб (<i>Boletus edulis</i>)	Ботритис (род <i>Botrytis</i>), коллетотрихум (род <i>Colletotrichum</i>), диплодина (род <i>Diplodina</i>)
Строение таллома	Плазмодий, зачаточные неклеточные гифы. Стенка гиф содержит хитин	Мицелий из неклеточных гиф. Стенка гиф не содержит хитин	Мицелий из неклеточных гиф. Стенка гиф содержит хитин	Мицелий из клеточных гиф	Мицелий из клеточных гиф. Стенка гиф содержит хитин		

Способы размножения							
вегетативное	—	Частями мицелия	Частями мицелия, хламидоспорами, почкованием	Частями мицелия, склероциями	Частями мицелия	Частями мицелия, телиоспорами, почкованием	Частями мицелия
бесполое	Зооспорами с одним жгутиком	Зооспорами с двумя жгутиками	Спорангио-спорами	Спорангиоспорами, конидиями	Конидиями		Конидиями
половое	Изогамия, гетерогамия, оогамия	Оогамия	Соматогамия	Гаметангиогамия с последующим образованием аскоспор	Соматогамия с последующим образованием базидиоспор	Соматогамия, копуляция базидиоспор	Нет
Соотношение ядерных фаз в жизненном цикле	Гаплофаза доминирует, диплоидна лишь зигота (имеет период покоя), мейоз при прорастании зиготы			Гаплофаза доминирует, дикариофаза непродолжительна, диплоидна лишь зигота (периода покоя нет), мейоз при прорастании зиготы			Только гаплофаза

ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ — МУХОМУСОРНУТА

В составе отдела около 500 видов. Таллом представляет собой многоядерную цитоплазматическую массу, не дифференцированную на клетки и не имеющую постоянной формы, — *плазмодий*. Он может достигать значительных размеров — несколько десятков сантиметров.

Слизевики — гетеротрофные организмы, преимущественно сапрофиты, реже паразиты. Плазмодии сапрофитов часто окрашены в желтые, красноватые и другие тона или бесцветные. Они способны перемещаться по субстрату к источникам пищи и воды путем перетекания, избегая открытых, освещенных мест. Скорость движения до 0,4 мм в секунду. После накопления запасных продуктов (масла, гликогена, белка) плазмодий перемещается на открытые, более сухие места и распадается на большое число спорангиев, каждый из которых имеет плотную стенку.

У некоторых видов спорангии образуют подушковидные скопления — *эталии*, имеющие общий плотный покров. При этом стенки отдельных спорангиев целиком или частично разрушаются. Содержимое эталиев и спорангиев распадается на одноклеточные споры, которые возникают путем мейоза. У многих видов при этом из цитоплазмы формируется *капиллиций* — особые нити, обладающие гигроскопичностью и способствующие разбрасыванию спор после разрыва покрова эталия или спорангия.

Споры в благоприятных условиях прорастают, причем из каждой образуется от одной до четырех зооспор с двумя гладкими жгутиками неравной длины, способных к делению. Утрачивая жгутики, зооспоры превращаются в *миксамёбы*, также способные к размножению. Половой процесс осуществляется путем слияния миксамёб (иногда зооспор) и образования диплоидных миксамёб, формирующих диплоидный плазмодий.

У слизевиков-паразитов спорангии отсутствуют. Вместилищем спор служат клетки растения-хозяина.

Плазмодиофора капустная (*Plasmodiophora brassicae*) — один из наиболее распространенных паразитов капусты, брюквы и других крестоцветных (рис. 162). Плазмодии паразита поселяются на корнях и вызывают болезнь, называемую капустной килой.

Пораженные растения имеют болезненный вид, корни их утолщены у основания, листья пожелтевшие, увядшие. Перед образованием спор происходит мейоз.

После отмирания корней споры остаются в почве. На следующий год споры прорастают и образуют подвижные зооспоры с двумя жгутиками. Теряя жгутики, они превращаются в миксамёб.

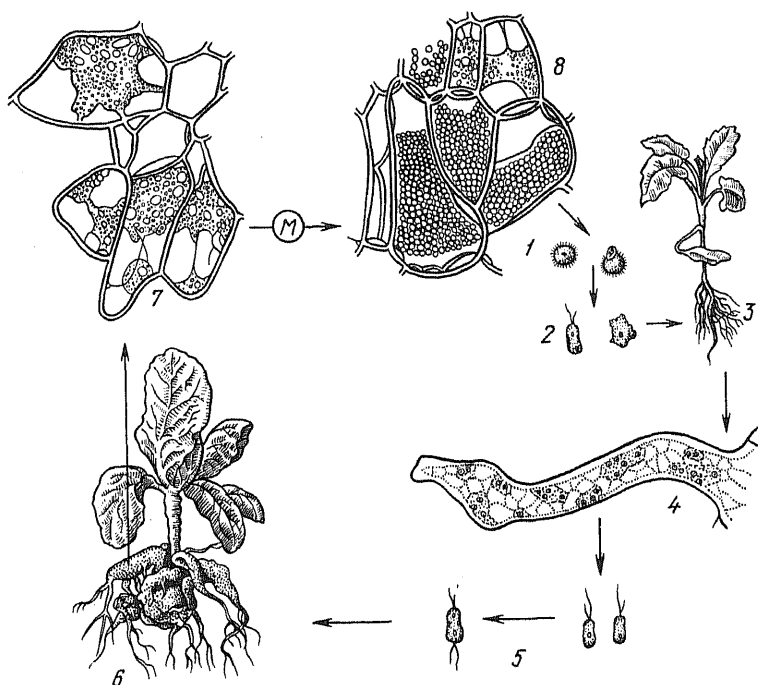


Рис. 162. Жизненный цикл плазмодиофоры:

М — мейоз; 1 — прорастание спор, 2 — зооспора и миксамёба, 3 — проникновение зооспор и миксамёб в корневые волоски растения капусты, 4 — корневой волосок и клетки корня с первичными плазмодиями, 5 — зооспоры или гаметы и их слияние, 6 — растение капусты, пораженное плазмодиофорой, 7 — клетки корня с вторичными плазмодиями, 8 — споры в клетках корня.

Зооспоры и миксамёбы проникают в корневые волоски, сливаются и дают начало первичным гаплоидным плазмодиям, так как слияния ядер не происходит. Из такого плазмодия образуются гаметангии или зооспорангии. Гаметы или зооспоры выходят из них в почву и сливаются попарно, образуя двухъядерные клетки, которые внедряются в корень и дают начало более крупным вторичным плазмодиям. Их многочисленные ядра сливаются попарно, затем наступает мейоз, и плазмодий распадается на споры. Жизненный цикл этого злостного паразита овощных растений впервые был изучен русским ученым М. С. Ворониным (1878).

Таким образом, слизевки по структуре тела и образу жизни имеют много общего как с амёбоидными животными, так и с группой грибов, тело которых представлено плазмодием. Поэтому одни ученые объединяют слизевки с простейшими животными, другие — с грибами.

ПОДЦАРСТВО ТАЛЛОМНЫЕ ЯДЕРНЫЕ ПЛАСТИДНЫЕ (Низшие автотрофные) THALLOBIONTA EUCARYOTA

В состав подцарства входят около 10 отделов растений, живущих преимущественно в воде, иногда в сырых местах, которые объединяют общим названием «водоросли» (см. с. 137), а также отдел Лишайники.

ВОДОРΟΣЛИ — ALGAE

Водоросли — древние представители растительного царства. Благодаря постоянству условий жизни в водной среде, в которой они возникли и пережили целые геологические эпохи, многие из них сохранились до наших дней в формах, мало отличающихся от первоначальных. Это одноклеточные и колониальные водоросли, близкие к простейшим животным. В процессе филогенеза водоросли эволюционировали от одноклеточных и колониальных к многоклеточным, сложно организованным формам, иногда достигающим в длину десятков метров, с телом, состоящим из дифференцированных тканей.

Современная наука предполагает происхождение водорослей от жгутиковых (*Flagellatae*) — одноклеточных организмов, живущих в воде и имеющих 1—2 жгутика. Среди них имеются хлорофиллоносные (автотрофные) и бесцветные (гетеротрофные) организмы. Первые стоят ближе к растениям, вторые — к животным. Многие систематики рассматривают жгутиковых как исходную группу, связывающую растительные организмы с животными.

Питание. Большинство водорослей содержит хлорофилл и питается автотрофно, но нередко зеленая окраска их маскируется другими пигментами.

Строение. Таллом может быть одноклеточным, колониальным, неклеточным и многоклеточным, в зависимости от расположения клеток — нитчатым или пластинчатым. Вегетативные клетки таллома снаружи покрыты твердой стенкой, состоящей из целлюлозы и пектиновых веществ. Иногда снаружи клеточная стенка покрыта или инкрустирована кремнеземом. Цитоплазма заполняет всю полость клетки или расположена периферически. Имеются одна крупная или несколько мелких вакуолей с клеточным соком. В клетке находятся одно или несколько ядер. Форма хлоропластов (хроматофоров) очень разнообразна — пластинчатая, цилиндрическая, лентовидная, чашевидная, звездчатая и т. д. (см. рис. 9), что служит важным признаком при определении водорослей. В хлоропластах расположены белковые тельца — *пиреноиды*, вокруг которых откладываются запасные продукты в виде крахмала или близ-

кого к нему углевода. Кроме крахмала, в качестве запасных продуктов могут накапливаться жирное масло, липопроteid лейкозин, белок волютин.

Размножение. Водоросли имеют все типы размножения: вегетативное, собственно бесполое и половое. *Вегетативное* размножение у одноклеточных происходит путем деления клетки, у колониальных — распадением колонии, у многоклеточных — частями таллома, а иногда путем образования специальных органов вегетативного размножения (например, клубеньков у харовых). *Собственно бесполое* размножение осуществляется с помощью зооспор или спор — одноклеточных образований, возникающих внутри вегетативных клеток или в особых органах — зооспорангиях или спорангиях путем деления их содержимого. Вскоре после выхода в воду через отверстия в стенке спорангия зооспоры сбрасывают жгутики, покрываются клеточной оболочкой и прорастают в новую особь.

Половой процесс возможен в различных формах: изо-, гетеро- и оогамии. Изо- и гетерогаметы образуются в обычной вегетативной клетке, яйцеклетки — в оогониях, сперматозоиды — в антеридиях. Яйцеклеток бывает одна или несколько, а сперматозоидов — много. Нередко у водорослей наблюдают половой процесс в виде соматогамии (конъюгации) — слияния протопластов двух вегетативных клеток. Конечный результат любой из названных форм полового процесса — образование зиготы ($2n$). После некоторого периода покоя из зиготы образуются зооспоры, дающие начало новым особям, или зигота сразу же прорастает в новую неподвижную особь.

Особи, формирующие споры, — *спорофиты*, а образующие гаметы — *гаметофиты* (могут быть обоеполыми и раздельнополыми). У большинства водорослей это самостоятельные растения. Однако у некоторых видов споры и гаметы образуются на одних и тех же растениях, их называют *спорогаметофитами*. Спорофит и гаметофит могут иметь одинаковое строение (*изоморфная смена поколений*) или разное (*гетероморфная смена поколений*).

Наступление бесполого или полового размножения у водорослей зависит от внешних условий, поэтому у большинства видов в жизненном цикле нет регулярного чередования спорофита и гаметофита, то есть регулярной смены ядерных фаз (диплоидной и гаплоидной).

Строго упорядоченные жизненные циклы существуют лишь у эволюционно продвинутых видов (рис. 163).

Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле зависит от того, когда происходит мейоз: если при прорастании зиготы — тогда вся жизнь проходит в гаплоидной фазе, диплоидна лишь зигота; при образовании гамет — тогда вся жизнь проходит в диплоидной фазе, гаплоидны лишь гаметы; если при образовании спор — тогда в жизненном цикле чередуются диплоидная и гаплоидная фазы.

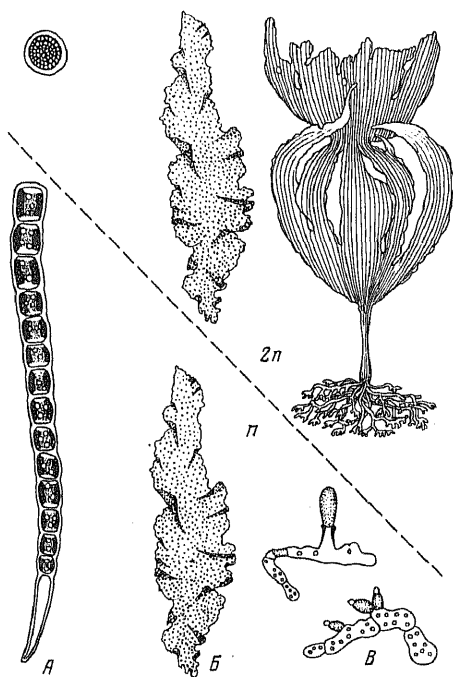


Рис. 163. Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле некоторых водорослей:

А — улотрикс, Б — ульва, В — ламинария.

Распространение и хозяйственное значение. Большинство водорослей живет в воде, преимущественно морской. Одни из них свободно плавают в ней, составляя существенную часть планктона, другие свободно лежат на дне или прикрепляются к нему, составляя значительную часть *бентоса* (подводных лугов). В морях массовое распространение водорослей наблюдают на глубине до 30 м. Однако наиболее теневыносливые бурые и красные водоросли достигают глубины 100—200 м, а отдельные виды — 500 м и более.

Некоторые водоросли сохраняют жизнеспособность при очень низких температурах. Так, в полярной и высокогорной зонах они живут на снегу, нередко окрашивая его в красный, зеленый, бурый, желтый цвета (снежная хламидомонада).

Водоросли живут на почве, в почве и даже в атмосферном воздухе (некоторые виды хлореллы). Отдельные виды, попадая вместе с бактериями на бесплодные субстраты, становятся пионерами их заселения. Многие из них активно участвуют в процессе почвообразования. Азотфиксирующие водоросли накапливают в почве азот. Некоторые виды зеленых водорослей входят в состав комплексных организмов — лишайников.

Водоросли не только обогащают воду кислородом, но и служат кормом для рыб и водоплавающих птиц. Муку из водорослей используют на корм сельскохозяйственным животным. Водоросли могут служить удобрением. Бурые и красные водоросли — источник получения агара, употребляемого в кондитерской промышленности и в микробиологии, а их зола — сырье для получения брома и йода.

ОТДЕЛ ЖЕЛТО-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — ХАНТНОРНУТА

Объединяет около 2,5 тыс. видов. Талломы их разнообразны — одноклеточные, колониальные, многоклеточные, неклеточные. Распространены желто-зеленые водоросли в водоемах с пресной, реже

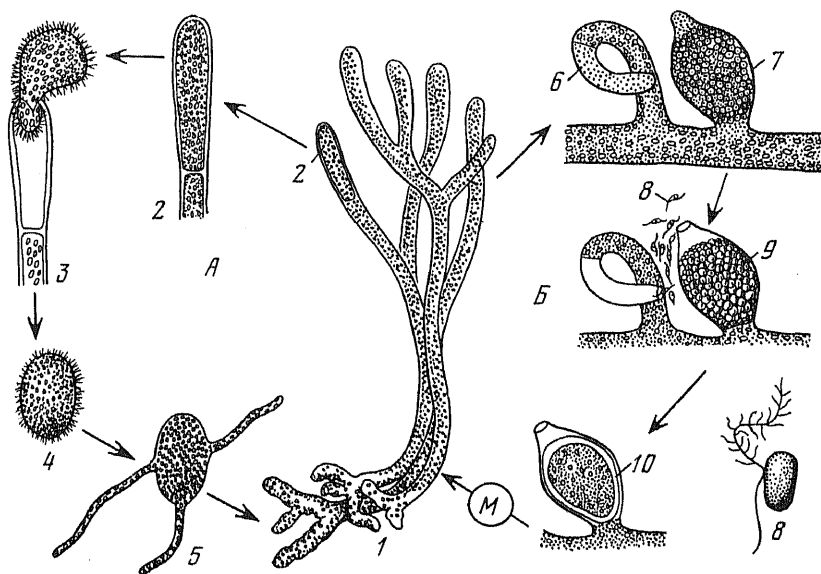


Рис. 164. Жизненный цикл вошерии:

А — бесполое размножение, Б — половое размножение, М — мейоз; 1 — сифональный таллом, 2 — зооспорангий, 3 — выход зооспоры, 4 — зооспора, 5 — прорастание зооспоры, 6 — антеридий, 7 — оогоний, 8 — сперматозоид, 9 — яйцеклетка, 10 — зигота.

соленой водой, где они служат важным компонентом планктона, а иногда и бентоса, живут в почве, на камнях. Стенки их клеток чаще пектиновые, реже целлюлозные. Ядро в большинстве случаев одно, у неклеточных форм ядер много. Хлоропласты, кроме хлорофилла, содержат каротиноиды, придающие таллому желто-зеленую окраску. Пиреноиды встречаются редко. Запасные продукты накапливаются в виде жирного масла, иногда еще и в виде глыбок лейкозина и волютина. Вегетативное размножение осуществляется путем деления клеток или частями таллома. Половое размножение известно у немногих видов. Половой процесс преимущественно изогамный, изредка оогамный. Одноклеточные особи, а также ооспоры и сперматозоиды имеют два жгутика неодинаковой длины: один из них короткий, прямой, гладкий, а другой — длинный, перистый.

Вошерия (род *Vaucheria*) (рис. 164). В природных условиях виды этого рода образуют скопления нитевидных темно-зеленых талломов в пресной стоячей и проточной воде, а также по берегам высыхающих водоемов, прикрепляясь к почве с помощью ризоидов*. Таллом неклеточный, ветвистый, многоядерный, с многочисленными мелкими хлоропластами дисковидной формы. При

* Выросты базальных клеток таллома, прикрепляющие его к субстрату.

бесполом размножении на конце нити образуется зооспорангий с одной большой зооспорой, снабженной многочисленными парными жгутиками. Зооспора некоторое время плавает в воде, а затем сбрасывает жгутики и прорастает в новый таллом. Половой процесс оогамный. Антеридии и оогонии одноклеточные. После периода покоя зигота делится путем мейоза и прорастает, образуя новую особь.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — ДИАТОМОРНУТА

Общее число видов более 10 тыс. Это одноклеточные организмы микроскопических размеров, иногда объединяющиеся в колонии (рис. 165). Диатомовые водоросли распространены повсеместно. Они обитают в соленых и пресных водоемах, на влажной почве, скалах, корке стволов деревьев и т. д. Много их в иле, на дне водоемов. Клеточные стенки диатомовых водорослей состоят в основном из кремнезема (SiO_2), образующего защитный панцирь, который имеет две отдельные части (теки), плотно надеваемые друг на друга: верхнюю — *эпитеку* и нижнюю — *гипотеку*. Каждая из этих частей состоит из *створки* — плоской стороны с немного загнутыми краями, и *пояска* — узкого кольца, плотно соединенного со створкой (рис. 166). Поясок эпитеки плотно надвинут на поясск гипотеки. В створках имеются сквозные отверстия — *поры*, а также пустоты. Скульптура поверхности створок очень разнообразна и имеет систематическое значение.

Внутри клетки расположены протопласт и вакуоли. Ядро одно. Хлоропласты имеют бурую окраску, так как хлорофилл в них за-

маскирован бурыми пигментами — каротиноидами и диатомином. Запасные продукты откладываются в виде жирного масла, волютина и лейкозина.

Вегетативное размножение осуществляется митотическим делением протопласта. Затем дочерние протопласты расходятся, и каждый достраивает новую гипотеку. При этом оставшаяся от ма-

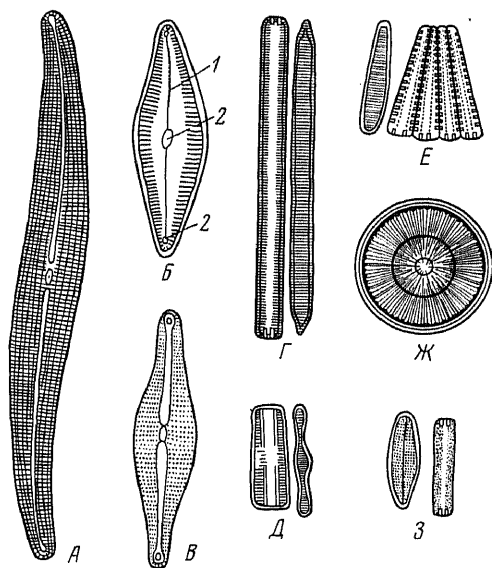


Рис. 165. Диаомовые водоросли:

А — плеуросигма, Б — цимбелла, В — навикула, Г — синедра, Д — табеллария, Е — меридион, Ж — циклотелла, З — диатома; 1 — шов, 2 — узелок.

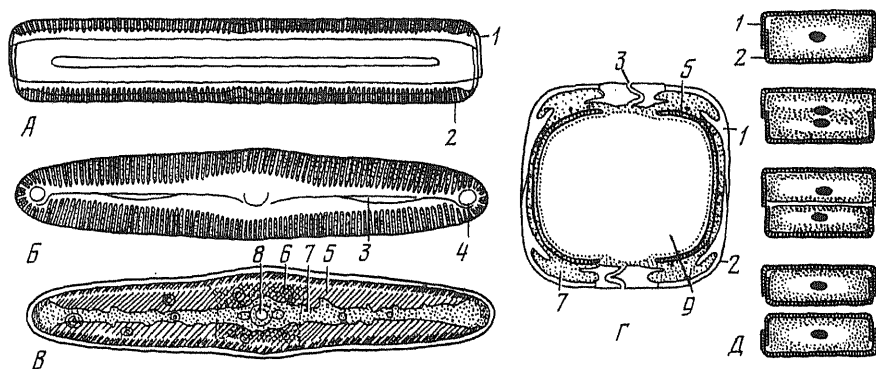


Рис. 166. Пиннулярия:

А — вид со стороны пояса, Б — вид со стороны створки, В — продольный разрез, Г — поперечный разрез, Д — вегетативное размножение; 1 — эпитека, 2 — гипотека, 3 — шов, 4 — узелок, 5 — хроматофор, 6 — пиреноиды, 7 — цитоплазма, 8 — ядро, 9 — вакуоль.

теринской клетки гипотека становится эпитекой дочерней клетки (рис. 166, Д). Серия таких делений ведет к последовательному измельчению особей. Половой процесс прекращает измельчение.

В данном случае он приводит не к численному увеличению особей, а к восстановлению их нормальных размеров. Форма полового процесса очень своеобразна: измельченные особи приближаются одна к другой, сбрасывают теки и покрываются слизью. Каждая из клеток делится путем мейоза, в результате образуются четыре гаплоидные клетки — тетрада. Две или три клетки у каждой особи отмирают, а остальные сливаются попарно. Зиготу называют *ауксоспорой*. Из нее вырастает новая особь нормальных размеров. Жизненный цикл диатомовых водорослей проходит в диплоидной фазе.

Из отмерших диатомовых водорослей образовались мощные отложения горных пород — диатомита и трепела. Их используют при производстве взрывчатого вещества — динамита, материалов для звуковой и тепловой изоляции, при шлифовке металлов, изготовлении фильтров.

Пиннулярия (род *Pinnularia*) (см. рис. 166). Виды этого рода — одноклеточные водоросли, в большом количестве накапливаются в иле на дне водоемов. Клетка имеет продолговатую форму с закругленными концами и более широкой средней частью. Посредине створки расположен *шов* (щель), у концов его и в средней части имеются три утолщения, называемые *узелками*. Благодаря движению цитоплазмы, соприкасающейся через шов с водой, пиннулярия может передвигаться. На створке имеются поперечные *штрихи*, образовавшиеся вследствие неравномерного отложения кремнезема. Клетка содержит ядро, вакуоль и два хлоропласта пластинчатой формы и бурой окраски.

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ — РНАЕОРНУТА

Общее число видов около 1,5 тыс. Распространены главным образом в морях и океанах всего мира, преимущественно в прибрежном мелководье, но иногда и вдали от берегов. Считаются важным компонентом бентоса. Характерная окраска таллома — от оливково-желтоватой до темно-бурой — обусловлена смесью разных пигментов: хлорофилла, каротиноидов, особенно фукоксантина (бурого цвета). Таллом бурых водорослей многоклеточный. У них можно наблюдать эволюцию от микроскопических организмов до гигантов, достигающих иногда 30—50 м (род *Macrocystis*). У низкоорганизованных видов таллом нитчатый, состоит из одного ряда клеток. У высокоорганизованных клетки делятся в разных плоскостях и отчасти дифференцируются, формируя обособленные комплексы клеток, напоминающие ассимиляционную, запасную, механическую и проводящую ткани. Такая дифференциация обусловлена расчленением таллома на участки, выполняющие различные функции: ризоиды, осевую («стеблевую») часть и филлоиды («листовую» часть) (рис. 167).

Клетки бурых водорослей одноядерные. Многочисленные хлоропласты чаще дисковидные. Запасные продукты накапливаются в виде ламинарина (полисахарид), маннита (сахароспирт) и жирного масла. Пектиново-целлюлозные клеточные стенки легко

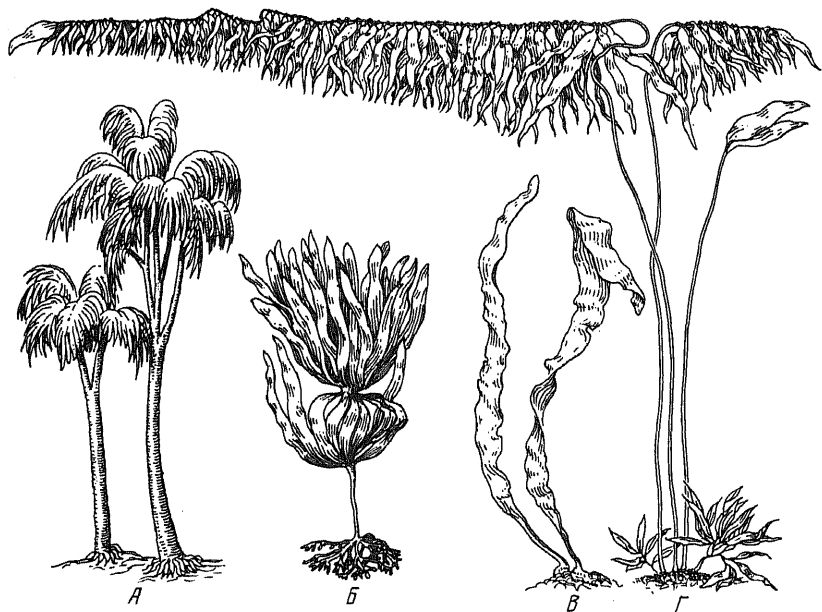


Рис. 167. Бурые водоросли:

А — лессония, Б — ламинария пальчатая, В — ламинария сахарная, Г — макроцистис.

ослизняются. Рост таллома вершущечный или интеркалярный. Продолжительность жизни достигает нескольких лет.

Вегетативное размножение может осуществляться обрывками таллома. *Бесполое размножение* (отсутствует у фукусовых — пор. *Fucales*) происходит при помощи многочисленных двухжгутиковых зооспор, образующихся в одногнездных, изредка многогнездных зооспорангиях, или неподвижных тетраспор, образующихся в одногнездных тетраспорангиях (у диктиотовых — пор. *Dictyotales*).

Половой процесс изогамный, гетерогамный и оогамный. Изо- и гетерогаметы формируются в многогнездных гаметангиях; оогонии и антеридии одногнездные (кроме диктиотовых). У всех бурых водорослей, кроме фукусовых, в жизненном цикле хорошо выражена смена ядерных фаз. Мейоз происходит в зооспорангиях или тетраспорангиях. Зооспоры или тетраспоры дают начало гаметофиту (n), который бывает обоеполым или раздельнополым. Зигота без периода покоя прорастает в спорофит ($2n$). У видов разных родов характер смены фаз различный: у одних спорофит и гаметофит по внешнему виду не различаются (роды: эктокарпус — *Ectocarpus*, диктиота — *Dictyota*), у других спорофит более мощный и более долговечный, чем гаметофит (роды: ламинария — *Laminaria*, макроцистис — *Macrocystis*).

Бурые водоросли образуют подводные луга с огромной фитомассой. Они приобретают всевозрастающее значение как кормовые, пищевые, лекарственные и технические растения.

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — RHODOPHYTA

Общее число видов 4 тыс. Они распространены в морях тропических и субтропических стран, иногда в области умеренного климата, и лишь немногие обитают в пресноводных бассейнах и в почве. Их таллом имеет вид кустиков, составленных из многоклеточных ветвящихся нитей, реже пластинчатый или листовидный, длиной до 2 м. Как и у бурых водорослей, имеются признаки дифференциации на ткани (рис. 168). Рост диффузный (специализированных зон роста нет) или вершущечный (зоны роста сосредоточены на верхушках разветвлений таллома). Наиболее примитивные виды имеют таллом одноклеточный или колониальный. Подвижные формы в жизненном цикле отсутствуют. Красные водоросли имеют разнообразнейшую окраску, что обусловлено различным количественным соотношением пигментов: хлорофилла, каротиноидов, фикозеритрина, фикоцианина. Хлоропласты чаще в форме дисков без пиреноидов. Запасные вещества в виде полисахарида — багрянкового крахмала. Пектиново-целлюлозные клеточные стенки вместе с межклеточным веществом у некоторых видов ослизняются настолько сильно, что весь таллом приобретает слизистую консистенцию. Поэтому их используют как сырье для получения агара (роды: анфельция — *Ahnfeltia*, гелидиум — *Geli-*

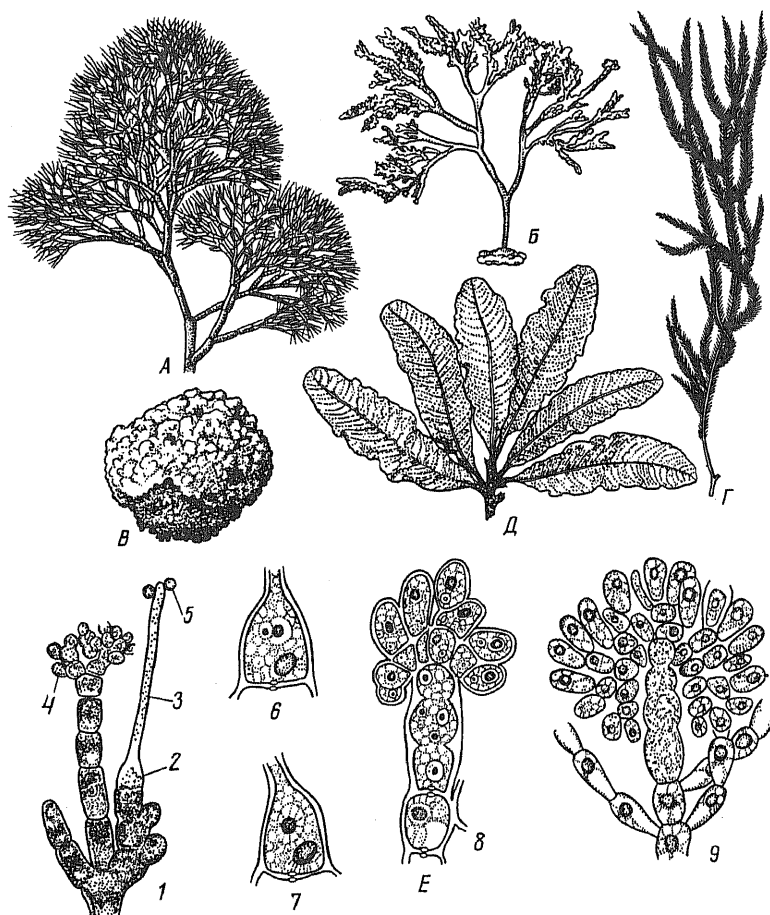


Рис. 168. Красные водоросли:

А — каллитамнион, Б — гигартина, В — литотамнион, Г — диазия, Д — делессерия, Е — половой процесс у немалиона; 1 — карпогон, 2 — брюшко, 3 — трихогина, 4 — антеридии, 5 — сперматии, 6 — копуляция, 7 — зигота, 8 — образование карпоспор, 9 — карпоспоры.

dium, грацилярия — *Gracilaria*). У других видов клеточные стенки инкрустированы известью, придающей таллусу твердость камня (роды: литотамнион — *Lithothamnion*, литофиллум — *Lithophyllum*). Такие виды принимают участие в образовании коралловых рифов.

Половой процесс оогамный (рис. 168, Е). Женский репродуктивный орган называют *карпогоном*. Это одна клетка, имеющая расширенную нижнюю часть — *брюшко*, где находится яйцеклетка, и тонкую трубчатую верхнюю часть — *трихогину*. Антеридии собраны в группы и продуцируют только по одной неподвижной гамете, называемой *сперматием*. Большинство красных водорос-

лей — двудомные растения. Спермации выпадают из антеридиев и током воды переносятся на трихогину. Их стенки в месте соприкосновения ослизняются, спермаций проникает в брюшко карпوغона и сливается с яйцеклеткой. Обычно у водорослей из зиготы образуется новое растение или зооспоры. У красных водорослей в отличие от всех остальных зигота, прежде чем дать начало новому растению, претерпевает сложное развитие, заканчивающееся формированием особых спор, называемых *карпоспорами*. Клетки, в которых образуются карпоспоры, называют *карпоспорангиями*. Процесс оплодотворения влияет на вегетативные клетки таллома, примыкающие к карпогону. Они также интенсивно делятся и окружают карпоспорангии, образуя шаровидное тело — *цистокарпий*.

При *бесполом* размножении на талломе образуются спорангии, которые содержат по одной споре — *моноспоры*, или по четыре споры — *тетраспоры*. У моноспоровых видов вся жизнь проходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота. У тетраспоровых видов существует чередование гаметофита и спорофита, хотя по внешнему виду они неразличимы. Перед образованием тетраспор происходит мейоз. Гаплоидная тетраспора прорастает в гаметофит с гаметангиями, а диплоидная карпоспора прорастает в спорофит с тетраспорангиями.

Многие красные водоросли служат сырьем для получения агара и йода, их используют как корм для животных, употребляют в пищу.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — CHLOROPHYTA

Общее число видов около 15 тыс. Распространены повсеместно, преимущественно в пресных водоемах, некоторые в морях и очень немногие в условиях периодического увлажнения на почве, стволах деревьев, заборах, цветочных горшках и т. д.

На примере представителей этого отдела можно проследить два направления эволюции: от одноклеточных одноядерных форм до неклеточных многоядерных, высшая ступень этой линии — каулерпа (род *Caulerpa*; см. рис. 173); от одноклеточных форм через колониальные к многоклеточным нитчатым и далее к многоклеточным с более или менее дифференцированным талломом, имитирующим по внешнему виду органы высших растений, высшая ступень этой линии — хара (род *Chara*; см. рис. 175).

Органы движения у подвижных форм — два, реже четыре жгутика одинаковой длины и формы. Клетки одноядерные, но могут быть и многоядерными (сем. кладофоровые — *Cladophoraceae*). Хлоропласты в большинстве случаев с пиреноидами, разнообразные по форме, величине и по числу их в клетке. Пигменты — хлорофилл, каротиноиды. Запасные продукты — крахмал и масло. Размножение *вегетативное, бесполое и половое*. Половой процесс известен почти у всех видов и отличается большим разнообразием:

изогамия, гетерогамия, оогамия, соматогамия (гологамия, конъюгация).

Зеленые водоросли делят на три класса: Равножгутиковые, Конъюгаты и Харовые.

КЛАСС РАВНОЖГУТИКОВЫЕ — ISOCONTORHUSAE

Самый большой класс по числу видов. Таллом одноклеточный, колониальный, многоклеточный. В жизненном цикле имеется более или менее длительная подвижная фаза.

Хламидомонада (род. *Chlamydomonas*) (рис. 169). Виды этого рода живут обычно в мелких загрязненных водоемах и

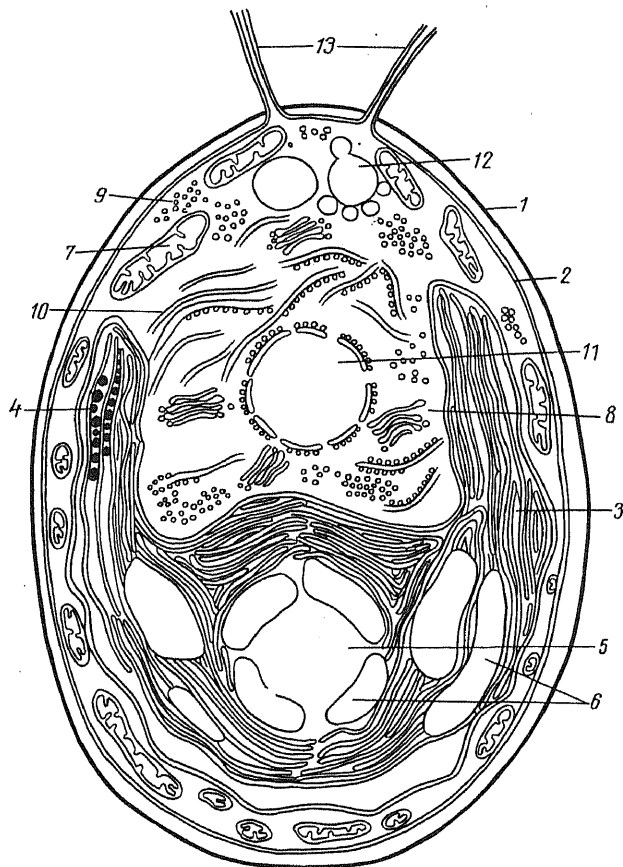


Рис. 169. Хламидомонада:

1 — стенка клетки, 2 — плазмалемма, 3 — хроматофор, 4 — глазок, 5 — пиреноид, 6 — крахмал, 7 — митохондрия, 8 — аппарат Гольджи, 9 — рибосомы, 10 — эндоплазматический ретикулум, 11 — ядро, 12 — пульсирующая вакуоль, 13 — жгутики.

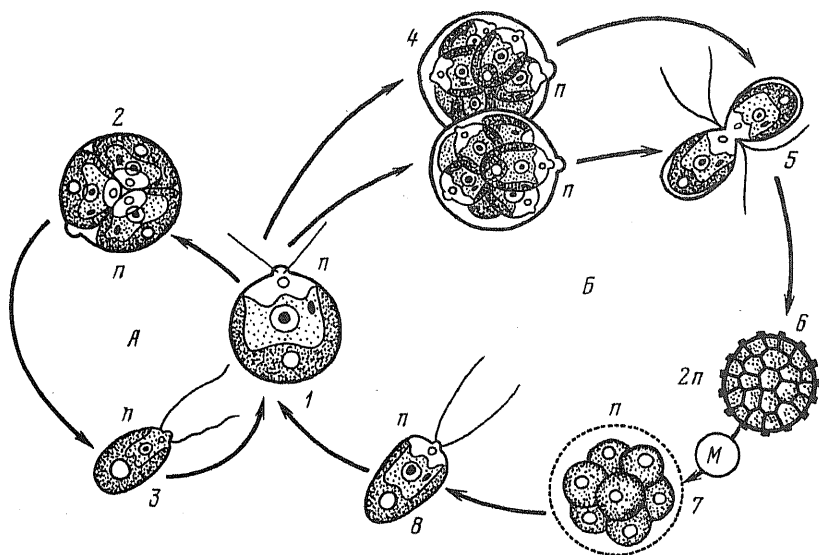


Рис. 170. Жизненный цикл хламидомонады:

А — бесполое размножение, Б — половое размножение, М — мейоз; 1 — вегетативная особь, 2 — образование зооспор, 3 — зооспора, 4 — образование гамет, 5 — копуляция гамет, 6 — зигота, 7 — прорастание зиготы, 8 — зооспора.

лужах и часто вызывают «цветение» воды. Это одноклеточные водоросли разнообразной формы: округлой, овальной, яйцевидной. Стенка пектиново-целлюлозная. На переднем конце имеются два цитоплазматических жгутика. Хлоропласт чашевидный, вогнутой поверхностью обращен к переднему концу клетки. В базальной части хлоропласта имеется довольно крупный пиреноид, окруженный гранулами запасного крахмала, а в верхней части — *стигма* («глазок»). В цитоплазме, заполняющей углубление хлоропласта, находится ядро, а у основания жгутиков — пульсирующая вакуоль.

При благоприятных условиях хламидомонада размножается бесполым способом: протопласт делится митотически на два, четыре или восемь частей, из которых еще в материнской клетке формируются зооспоры, по общей структуре тождественные взрослым особям, но меньшего размера и без целлюлозной стенки. Вследствие ослизнения стенки материнской клетки они освобождаются, вырастают до размеров взрослых особей и строят новую клеточную стенку (рис. 170, А). При недостатке воды и кислорода хламидомонада сбрасывает жгутики и выделяет слизь. При этом протопласт сохраняет способность к делению. С наступлением благоприятных условий вновь образовавшиеся клетки формируют жгутики, освобождаются от слизи и вырастают до обычных размеров. Половой процесс чаще изогамный, однако у некоторых

видов отмечена гетерогамия и даже оогамия. Сформировавшаяся зигота наполняется запасными продуктами и вырабатывает толстую стенку. Затем наступает период покоя. При благоприятных условиях содержимое зиготы делится путем мейоза, в результате формируются четыре гаплоидные зооспоры (рис. 170, Б).

Хлорелла (род *Chlorella*; рис. 171). Виды этого рода широко распространены в пресных водоемах, морях, в почве, на корке стволов деревьев. Иногда входят в состав лишайников. Таллом одноклеточный. Клетка округлой формы, по структуре напоминает хламидомонаду, но без жгутиков и пульсирующей вакуоли. Споры не имеют жгутиков. Их называют *апланоспорами*. В материнской клетке образуются восемь спор, которые, разрастаясь, освобождаются и пассивно переносятся током воды. Бесполое размножение у хлореллы осуществляется очень быстро. Половой процесс отсутствует. В клетках хлореллы накапливается много запасных продуктов, витаминов, антибиотиков, поэтому ее культивируют для использования в различных направлениях.

Улотрикс (род *Ulothrix*; рис. 172). Виды этого рода распространены в реках. Таллом нитчатый, неветвящийся, состоит



Рис. 171. Хлорелла:

1 — вегетативная особь, 2 — образование апланоспор.

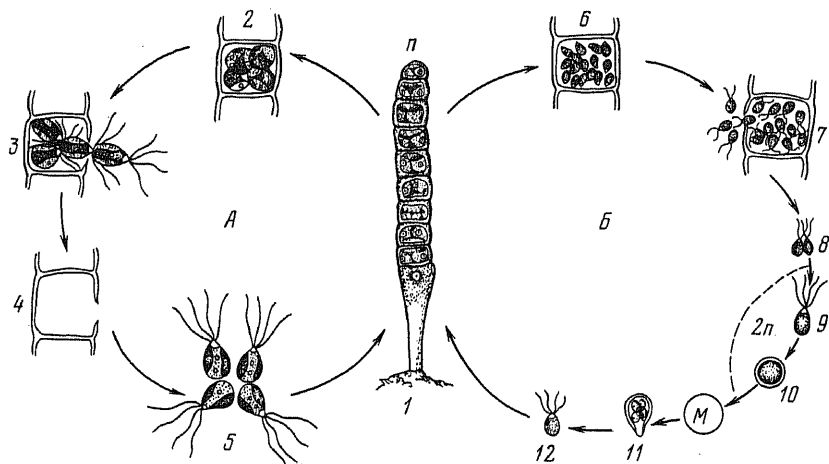


Рис. 172. Жизненный цикл улотрикса:

А — бесполое размножение, Б — половое размножение, М — мейоз; 1 — вегетативная особь, 2 — образование зооспор, 3 — выход зооспор, 4 — пустая клетка, 5 — зооспоры, 6 — образование гамет, 7 — выход гамет, 8 — изогамия, 9—10 — зигота, 11 — прорастание зиготы, 12 — зооспора.

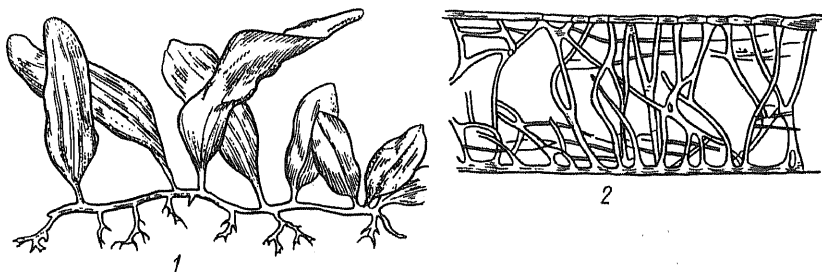


Рис. 173. Каулерпа:

1 — внешний вид таллома, 2 — таллом в поперечном разрезе.

из одного ряда одинаковых клеток, нарастает верхушкой, прикрепляется к субстрату бесцветной базальной клеткой. Хлоропласт имеет форму кольца или полукольца и занимает постенное положение. Ядро одно. При бесполом размножении в любой из клеток, кроме базальной, образуются четырехжгутиковые зооспоры. Половой процесс изогамный. Гаметы мелкие, двухжгутиковые, образуются также в любой из клеток. Копулируют только гаметы от разных особей (гетероталлизм). Зигота делится путем мейоза. В результате образуются четыре гаплоидные зооспоры, прорастающие во взрослые нити. Весь жизненный цикл проходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота.

Каулерпа (род *Caulerpa*; рис. 173). Виды этого рода — морские водоросли, имеющие стелющийся по субстрату неклеточный таллом, длиной до 50 см, а иногда и больше. Внешне он напоминает корневище с придаточными корнями и крупными листьями. Это как бы одна гигантская клетка с единым протопластом, с множеством ядер и хлоропластов. Полость таллома не имеет перегородок, но пересекается целлюлозными опорными тяжами. Собственно бесполого размножения нет, иногда бывает вегетативное размножение частями таллома. Половой процесс изогамный. Весь жизненный цикл проходит в диплоидной фазе. Мейоз осуществляется перед образованием изогамет.

КЛАСС КОНЬЮГАТЫ — CONJUGATORPHYCEAE

Таллом многоклеточный нитчатый или одноклеточный без жгутиков. Половой процесс в виде соматогамии (конъюгации). Зооспор и гамет нет.

Спирогира (род *Spirogyra*; рис. 174). Многочисленные виды этого рода живут в пресных водоемах — в реках, прудах, озерах и торфяных болотах. Нитчатый таллом состоит из одного ряда клеток. Хлоропласты по 1—2 в клетке расположены в постенном слое цитоплазмы. Они имеют вид спирально закрученных лент с пиреноидами, края лент часто бывают зазубренные. Ядро на-

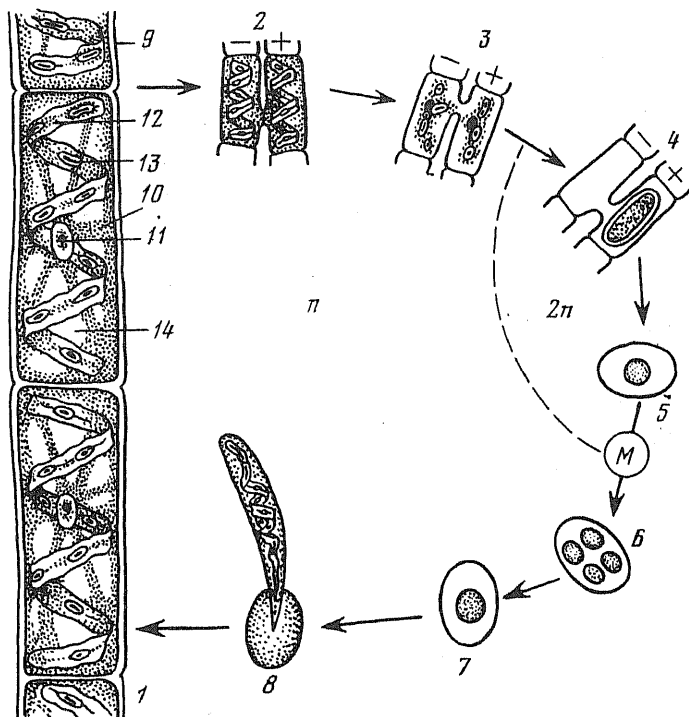


Рис. 174. Жизненный цикл спирогиры:

1 — часть таллома, 2—3 — последовательность соматогамии (конъюгации), 4—5 — зигота, 6—7 — мейоз зиготы и отмирание трех гаплоидных ядер, 8 — прорастание зиготы, 9 — клеточная стенка, 10 — цитоплазма, 11 — ядро, 12 — хроматофор, 13 — пиреноид, 14 — вакуоль.

ходится в центре клетки и погружено в цитоплазму, тончайшие нити которой тянутся к ее постенному слою. Вакуолей несколько. Растет спирогира за счет деления клеток. Вегетативное размножение происходит обрывками таллома. Половой процесс осуществляется следующим образом: две гетероталлические особи располагаются параллельно; в их клетках возникают выпячивания стенок, растущие навстречу друг другу; в месте стыка стенки раслизываются, образуется копуляционный канал, по которому протопласт из клетки одной особи, предположительно мужской, переходит в клетку женской особи. Половой процесс завершается образованием крупной шаровидной зиготы, которая вырабатывает толстую стенку и запасные продукты в виде масла. После периода покоя зигота делится мейозом. При этом образуются четыре гаплоидные клетки, три из них отмирают, а одна прорастает в новую особь. Таким образом, жизненный цикл проходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота.

Крупные водоросли со сложно расчлененным талломом. Они живут чаще всего в водоемах с пресной водой (озерах, старицах рек), где образуют густые заросли. Бесполое размножение с помощью зооспор отсутствует. Вегетативное осуществляется специальными клубеньками, образующимися на ризоидах, или частями таллома. Органы полового размножения — оогонии и антеридии — многоклеточные. Харовые — эволюционно наиболее продвинутые зеленые водоросли.

Хара (род *Chara*; рис. 175). У видов этого рода таллом достигает нескольких десятков сантиметров в длину. Он расчленен как бы на узлы и междоузлия, от узлов отходят ответвления. Осевая часть таллома состоит из срединной крупной длинной клетки, которая окружена более мелкими. Длинные клетки вдоль таллома чередуются с более короткими. С помощью ризоидов таллом прикрепляется ко дну водоема.

Вегетативное размножение осуществляется *клубеньками*, образующимися на ризоидах. При половом размножении в пазухах некоторых боковых одноклеточных ответвлений образуются оогонии и антеридии. Оогоний имеет продолговато-шаровидную форму. Стенка его состоит из спирально закрученных удлиненных клеток, заканчивающихся на вершине пятью короткими клетками (коронкой). Внутри находится яйцеклетка. Антеридии мельче оогониев и имеют шаровидную форму. В зрелом состоянии они окрашены в оранжевый цвет. Стенка антеридия состоит из восьми треугольных клеток — *щитков*. От каждого щитка внутрь отходит длинная клетка (*рукоятка*) с шаровидной клеткой на верхушке (*головка*), которая образует *спермагенные нити*. В клетках последних формируются сперматозонды с двумя одинаковыми жгутиками. Оплодотворенная яйцеклетка разрастается в зиготу (*ооспору*), которая вступает в период покоя. Прорастанию ее предшествует мейоз. Затем образуется гаплоидная корот-

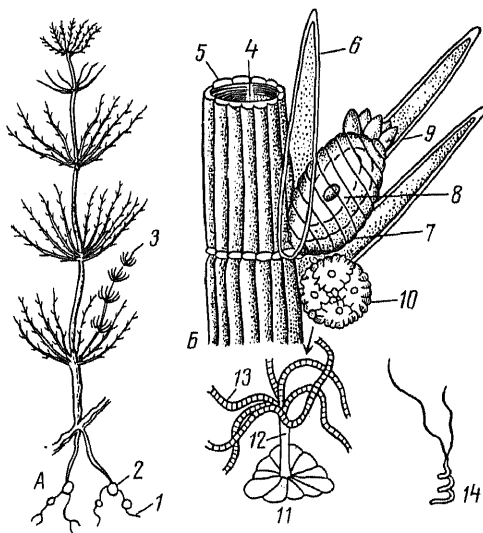


Рис. 175. Хара:

А — общий вид, Б — часть таллома; 1 — ризоиды, 2 — клубеньки, 3 — боковое разветвление, 4 — центральная клетка, 5 — наружные клетки, 6 — одноклеточное разветвление, 7 — оогоний, 8 — яйцеклетка, 9 — коронка, 10 — антеридий, 11 — щиток, 12 — подставка, 13 — спермагенные нити, 14 — сперматозонд.

4. Характеристика отделов водорослей (*Algae*)

Показатели	Отделы водорослей, число видов						
	Сине-зеленые, 1400	Желто-зеленые, 2500	Диатомовые, 10 000	Бурые, 1500	Красные, 4000	Зеленые, $\approx 15\ 000$	
Тип таллома	Одноклеточный, колониальный, многоклеточный нитчатый	Одноклеточный, колониальный, многоклеточный нитчатый, неклеточный	Одноклеточный, колониальный	Многokлеточный; нитчатый, расчлененный на осевую и пластинчатые или нитчатые части	Одноклеточный, колониальный, многоклеточный; нитчатый, пластинчатый, расчлененный на осевую и пластинчатые части	Одноклеточный, колониальный, многоклеточный; нитчатый, пластинчатый, сложнорасчлененный, неклеточный	
Вещества клеточной стенки	Пектин, целлюлоза	Пектин, целлюлоза	Пектин, кремнезем	Пектин, целлюлоза	Пектин, целлюлоза, известь	Целлюлоза, пектин	
Форма хлоропластов	—	Пластинчатая, дисковидная	Пластинчатая, дисковидная	Дисковидная	Дисковидная, лентовидная	Чашевидная, кольцевидная, дисковидная, лентовидная и др.	
Пигменты	Хлорофилл <i>a</i> , каротиноиды, фиксиантин, фикоэритрин	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>c</i> , каротиноиды	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>c</i> , каротиноиды, фукоксантины (диатомин)	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>c</i> , каротиноиды, фукоксантины	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>d</i> , каротиноиды, фикоэритрин, фикоцианин	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>b</i> , каротиноиды	
Запасные продукты	Гликопротеид, волютин, цианофитин	Масло, лейкозин, волютин	Масло, волютин, лейкозин	Ламинарин, маннит, масло	Багрянковый крахмал, сахар, масло	Крахмал, масло	

Показатели		Отделы водорослей, число видов					
		Сине-зеленые, 1400	Желто-зеленые, 2500	Диатомовые, 10 000	Бурые, 1500	Красные, 4000	Зеленые, ≈ 15 000
Способы размножения	вегетативное	Делением клеток, частями таллома	Делением клеток, частями таллома	Делением клеток	Частями таллома	Частями таллома (редко)	Делением клеток, частями таллома, клубеньками
	бесполое	—	Зооспорами	—	Зооспорами, тетраспорами	Моноспорами, тетраспорами	Зооспорами, аплоноспорами
	половое	—	Изогамия, оогамия	Изогамия, гетерогамия, оогамия	Изогамия, гетерогамия, оогамия	Оогамия	Изогамия, гетерогамия, оогамия, соматогамия
Местообитание		Пресные водоемы, моря, почва. Планктон, бентос	Пресные водоемы, реже соленые. Планктон	Моря, пресные водоемы. Планктон	Моря. Бентос	Моря, редко пресные водоемы, почва. Бентос, планктон	Пресные водоемы, моря, почва. Бентос, планктон
Представители		Осциллятория, носток	Вошерия, ботридиум	Пиннулярия, навикула	Ламинария, фукус	Анфельция, порфира	Хламидомонада, улотрикс, спирогира, хара

кая неветвистая нить — *предросток*, из которой вырастает новое растение. Жизненный цикл проходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота.

Характеристика отделов водорослей представлена в таблице 4.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ — LICHENOPHYTA

Известно более 20 тыс. видов.

Строение. Это комплексные симбиотические организмы. Они состоят из двух компонентов: водоросли и гриба. Водоросль вырабатывает нужные для жизни организма углеводы, которые накапливаются в талломе, а гифы гриба поглощают и задерживают воду, столь же необходимую для жизни.

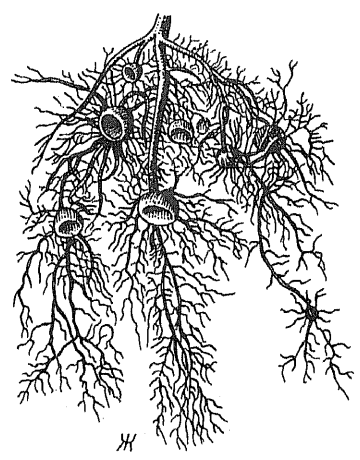
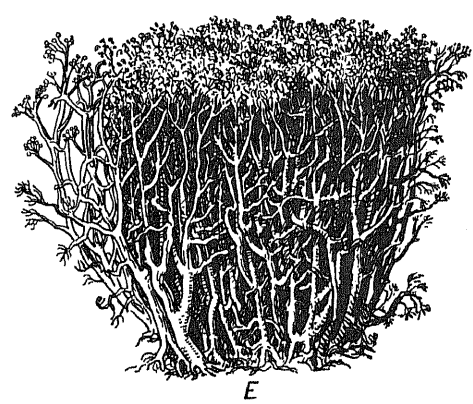
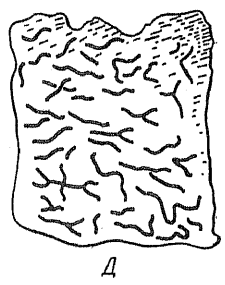
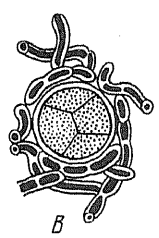
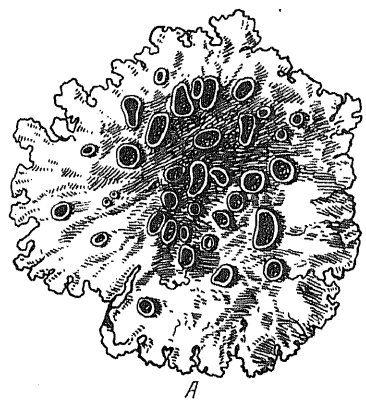
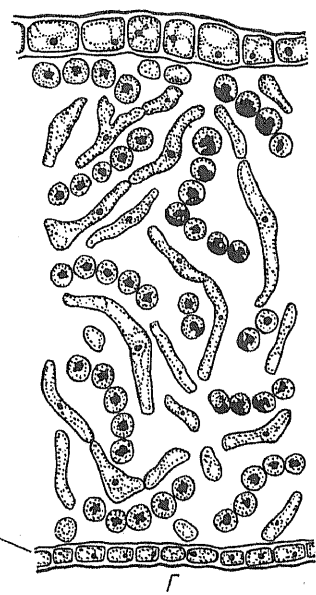
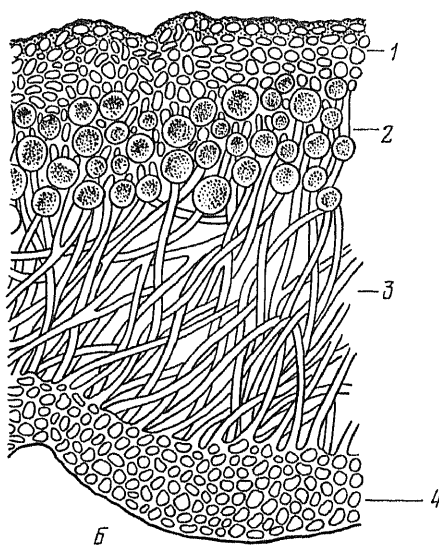
Таллом лишайников образован переплетающимися гифами гриба, между которыми находятся зеленые или сине-зеленые водоросли. Различают два вида таллома: *гомеомерный* — более древний и структурно более примитивный, когда клетки водоросли расположены без какого-либо порядка или же более или менее равномерно по всей толще таллома (рис. 176, Г); *гетеромерный* — когда водоросли сосредоточены в одном слое, называемом *гонидиальным* (см. рис. 176, Б). Еще А. С. Фаминцин и О. В. Баранецкий (1867) показали, что выделенные из лишайника водоросли ничем не отличаются от свободноживущих. С другой стороны, у лишайников проявляются биологические особенности, не свойственные его компонентам вне симбиоза. Это выражается, например, в способности лишайников жить в таких местах, где не могут жить отдельно ни водоросли, ни грибы. Лишайники поселяются даже на стекле и металле. Разнообразные формы их можно увидеть на скалах, на поверхности почвы, на корке стволов деревьев. Особенно большие территории они занимают в тундре. Таллом лишайников находится не в самом субстрате, а на его поверхности. Лишайники способны переносить длительное обезвоживание, во время которого жизнедеятельность их, в частности фотосинтез, приостанавливается.

Нарастает таллом очень медленно. Он окрашен в сероватый, бурый, зеленый, оранжевый, ярко-желтый или почти черный цвет. Окраска зависит от специфических пигментов, солей железа, состава и концентрации разнообразных кислот, число которых у лишайников достигает 230.

По форме таллома различают лишайники: *накипные* — таллом в виде корочек, плотно сросшихся с субстратом — камнями,

Рис. 176. Лишайники:

А—В — листоватый лишайник пармелия (А — общий вид таллома с апотециями, Б — поперечный разрез гетеромерного таллома, В — начальная фаза образования соредии), Г — листоватый лишайник лептогия (поперечный разрез гомеомерного таллома), Д — накипный письменный лишайник на корке дерева, Е — кустистый олений лишайник ягель, Ж — кустистый бородачатый лишайник; 1 — верхний коровой слой, 2 — гонидиальный слой, 3 — сердцевинный слой из гиф, 4 — нижний коровой слой.



деревьями, почвой (род леканора — *Lecanora*); *листоватые* — таллом в виде листовидных пластинок, прикрепленных к почве или деревьям при помощи ризин, состоящих из пучков гиф (роды: пармелия — *Parmelia*, пельтигера — *Peltigera*); *кустистые* — таллом имеет вид более или менее разветвленных кустиков, достигающих высоты 12—15 см (олений лишайник — *Cladonia rangiferina*, исландский лишайник — *Cetraria islandica*).

Размножение. Лишайники размножаются только вегетативно, чаще всего просто обломками таллома, иногда специализированными образованиями — соредиями и изидиями. *Соредии* — это микроскопические комочки, которые состоят из двух или нескольких клеток одноклеточной водоросли, оплетенных гифами гриба (рис. 176, В). Они формируются в большом количестве преимущественно в гонидиальном слое у листоватых лишайников, реже в более глубоких слоях. *Изидии* — выросты на поверхности таллома. Они также содержат оба компонента лишайника. Соредии и изидии распространяются ветром, водой, животными. Попадая в соответствующие условия, они дают начало новому таллomu.

Бесполое и половое размножение бывает только у одного из компонентов лишайника — гриба. Образование таллома лишайника происходит лишь в том случае, если гифы гриба, выросшие из спор, встречают водоросль, соответствующую данному виду лишайника.

Хозяйственное использование. Лишайники имеют немаловажное народнохозяйственное значение. Прежде всего они служат кормом для северных оленей. Их используют в медицине и парфюмерии. Некоторые виды идут на изготовление глюкозы и химического индикатора — лакмуса.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое вид? В чем сущность бинарной номенклатуры? Каковы таксономические единицы царства растений?
2. В чем принципиальное различие между низшими и высшими растениями?
3. Каковы особенности строения сине-зеленых водорослей? Каково их значение в природе и жизни людей?
4. Как устроено тело грибов?
5. Каковы способы вегетативного и бесполого размножения грибов?
6. Какие формы полового размножения имеются у низших и высших грибов?
7. В каких ядерных фазах проходит жизненный цикл низших и высших грибов?
8. Каково строение мицелия низших грибов?
9. Каковы особенности структуры мицелия у хитридиомицетов? Как происходит бесполое и половое размножение этой группы? Каков жизненный цикл ольпидия и синхитрия?
10. Каковы особенности бесполого и полового размножения оомицетов? Каков жизненный цикл фитотрофы?
11. Как происходит бесполое размножение зигомицетов? Каковы особенности их полового процесса?
12. Каково строение мицелия высших грибов?
13. Какова смена ядерных фаз в жизненном цикле аскомицетов? Какова особенность дикариофазы? В какой фазе проходит большая часть жизни аскомицетов?
14. Каковы особенности строения и размножения дрожжей?
15. Какие типы плодовых тел у аскомицетов?

16. Каков жизненный цикл спорыньи? Что такое склероций, какое вещество он содержит?
17. В какой ядерной фазе проходит большая часть жизни базидиомицетов?
18. Какие бывают типы базидий?
19. Каковы жизненные циклы возбудителей твердой головни и пыльной головни пшеницы? В чем их сходство и различие?
20. Каков жизненный цикл пукцинии злаковой, в чем его особенность?
21. Каковы отличительные признаки дейтеромицетов? На чем основана их классификация?
22. Что представляет собой таллом слизевиков?
23. На каких растениях паразитирует плазмодиофора? Каков ее жизненный цикл?
24. Какие отделы объединяют под названием «водоросли»?
25. Как осуществляется размножение водорослей?
26. Каково строение таллома желто-зеленых водорослей?
27. Как происходит бесполое и половое размножение вошериин?
28. Каковы особенности химического состава и строения клеточных стенок у диатомовых водорослей?
29. Каковы особенности вегетативного и полового размножения диатомовых водорослей?
30. Как происходит бесполое и половое размножение бурых водорослей?
31. Каковы особенности химического состава стенки клеток красных водорослей?
32. Каковы особенности строения репродуктивных органов и полового процесса у красных водорослей? Как происходит у них бесполое размножение?
33. Каковы направления эволюции зеленых водорослей?
34. Каковы способы полового размножения у хламидомонады и улотрикса?
35. Как происходит соматогамия (конъюгация) и у каких водорослей она бывает?
36. Каковы особенности строения таллома и органов полового размножения харовых?
37. В какой ядерной фазе проходит большая часть жизни водорослей? У каких водорослей в жизненном цикле имеется правильное чередование диплоидной и гаплоидной фаз — спорофита и гаметофита?
38. В чем особенность организации лишайника как целого организма? Где обитают лишайники?
39. Какие талломы лишайников называют гетеромерными и какие гомеомерными? Что такое гонидиальный слой?
40. Какие имеются способы размножения лишайников, общие для обоих компонентов и раздельные?

Глава 6. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ — CORMOBIONTA

У большинства высших растений тело дифференцировано на органы — корень, стебель и листья, состоящие из хорошо обособленных тканей. В жизненном цикле высших растений четко выражено чередование спорофита ($2n$) и гаметофита (n). Органы полового размножения многоклеточные. Женский — архегоний — состоит из расширенной нижней части — брюшка, где формируется яйцеклетка, и верхней суженной — шейки, раскрывающейся при созревании яйцеклетки. Мужской орган полового размножения — антеридий — имеет вид мешка, внутри которого образуется множество сперматозоидов. У голосеменных антеридии подверглись редукции, а у покрытосеменных редуцированы и антеридии, и архегонии. По структуре органов полового размножения высшие растения делят на две группы: Архегониальные (*Archegoniatae*) и Пестичные (*Gynoeciatæ*). Архегониальные включают семь

отделов высших растений (см. с. 137), а пестичные только один отдел — Покрытосеменные. Из зиготы у высших растений образуется зародыш — зачаток спорофита. У архегонияльных он развивается за счет гаметофита (n), а у пестичных — за счет запасной ткани спорофита — эндосперма ($3n$) и не зависит от гаметофита.

ПОДЦАРСТВО ПРЕДПОБЕГОВЫЕ АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ — PROCORMOBIONTA ARCHEGONIATAE

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ — BRYOPHYTA

Общее число видов около 35 тыс.

Строение. В жизненном цикле моховидных, как и других высших растений, имеется чередование двух фаз: спорофита и гаметофита. Однако доминирует (преобладает) гаметофит, в то время как у всех других высших растений доминирует спорофит. Именно поэтому моховидные рассматривают как самостоятельную боковую ветвь в эволюции высших растений.

Гаметофит обычно многолетний. Он представляет собой листовидный таллом или растение в виде побега, расчлененного на стебель и листья. Корней нет, их функцию выполняют ризоиды — выросты поверхностных клеток тела. Органы полового размножения многоклеточные. Спорофит, называемый у моховидных *спорогоном*, играет подчиненную роль. Он представляет собой цилиндрическую *ножку*, заканчивающуюся шаровидной, эллиптической или цилиндрической *коробочкой*, внутри которой образуется спорангий со спорами. Спорогон паразитирует на гаметофите, так как получает от него воду и необходимую пищу. Максимальная длина тела (гаметофита и спорогона) 60 см.

Моховидные по своей организации и экологии еще близки к водорослям. Как и у водорослей, у них нет сосудов и корней. Некоторые примитивные представители имеют вегетативное тело в виде стелющегося таллома с верхушечным (дихотомическим) ветвлением, похожего на таллом водорослей. Оплодотворение связано с водой. Среди моховидных, как и среди водорослей, нет одревесневающих форм.

Распространение. Моховидные распространены на всех континентах мира, но неравномерно. В тропических странах — преимущественно в горах. Незначительное число видов растет в засушливых условиях, например в степях. Некоторые виды ведут эпифитный образ жизни на корке деревьев или водный. Основное же разнообразие видов сосредоточено во влажных местах Северного полушария, в областях с умеренным и холодным климатом. В сложении растительного покрова, особенно тундр, болот и лесов, им принадлежит видная роль.

Классификация. Моховидные подразделяют на три класса: Антоцеротовые, Печеночники, Листостебельные мхи. Наибольшее значение имеют два последних класса.

КЛАСС ПЕЧЕНОЧНИКИ — HEPATICOPSIDA

Общее число видов около 10 тыс. Распространены повсеместно. Примитивность строения тела печеночников свидетельствует об их древности.

Маршанция обыкновенная (*Marchantia polymorpha*; рис. 177) — типичный представитель класса. Гаметофит в виде пластинчатого таллома, длиной 10—12 см, ветвление верхушечное. С обеих сторон он покрыт эпидермой. Верхняя эпидерма имеет вентиляционные отверстия — устьища. Они окружены специальными клетками, расположенными в четыре ряда. Под устьищами имеются воздушные камеры. Нижняя эпидерма дает выросты — одноклеточные ризоиды и красноватые или зеленоватые чешуйки, которые иногда принимают за редуцированные листья. Под верхней эпидермой расположена ассимиляционная ткань, состоящая из вертикальных столбиков паренхимных клеток с хлоропластами. Ниже находится слой тонкостенных бесхлорофильных паренхимных клеток. Следовательно, таллом маршанции имеет дорсивентральное строение.

На верхней стороне таллома образуются особые веточки — *подставки*, а на них — органы полового размножения. Маршанция — двудомное растение. На одних экземплярах подставки имеют форму сидящей на ножке девятилучевой звездочки, между лучами которой на нижней стороне расположены архегонии. На других — подставки имеют форму сидящего на ножке восьмиугольного щитка, на верхней стороне которого расположены антеридии, погруженные в антеридиальные полости. В брюшке архегонии образуется яйцеклетка. После ее слияния со сперматозоидом из зиготы образуется спорогон. Он представляет собой коробочку на короткой ножке, которая прикреплена к гаметофиту гаусторией. Внутри коробочки из спорогенных клеток в результате мейоза образуются гаплоидные споры, а также *элатеры* — мертвые удлинённые клетки со спирально утолщенной стенкой, служащие для разрыхления массы спор, а также для выбрасывания их из коробочки. В благоприятных условиях из споры развивается *предросток*, или *протонема*. Это небольшая нить. Из ее верхушечной клетки вырастает таллом маршанции.

Вегетативное размножение осуществляется *выводковыми тельцами* линзовидной формы, имеющими зеленый цвет (рис. 178). Они образуются на верхней стороне таллома в особых *корзинках* в результате деления клеток, выстилающих их дно.

Виды маршанции имеют широкое распространение. Наиболее часто их можно встретить во влажных местах: на берегах озер и рек, по оврагам и в травянистом покрове под пологом леса.

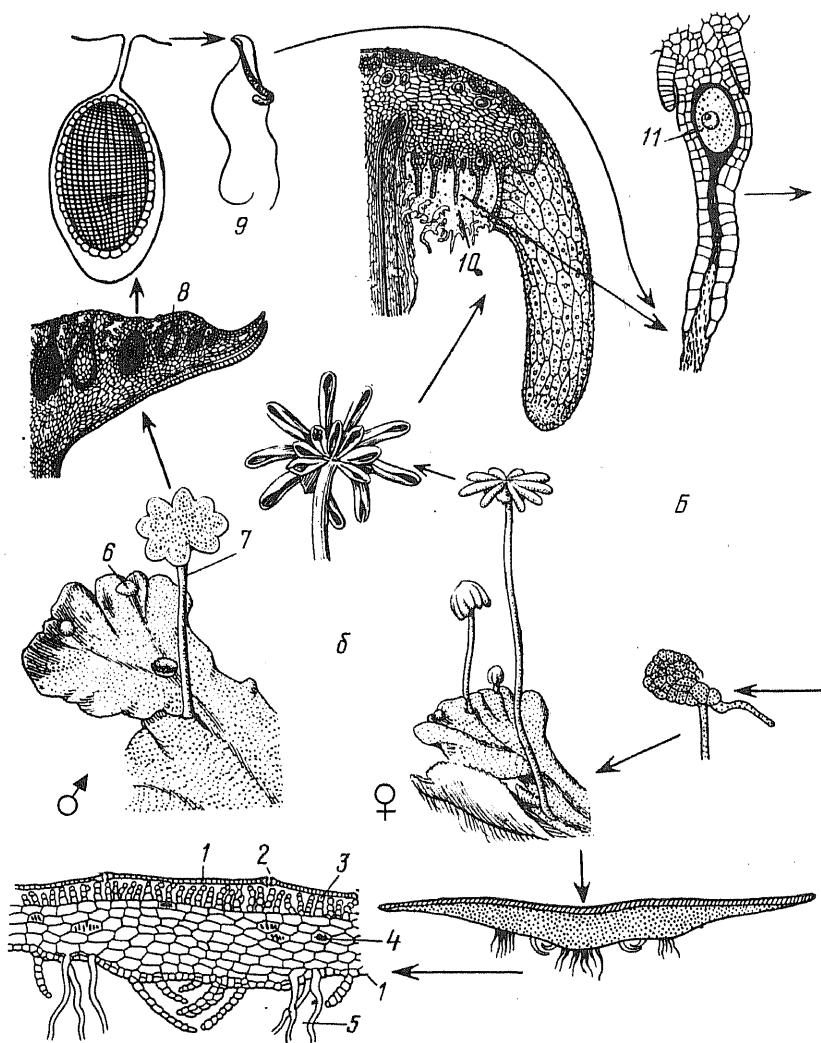
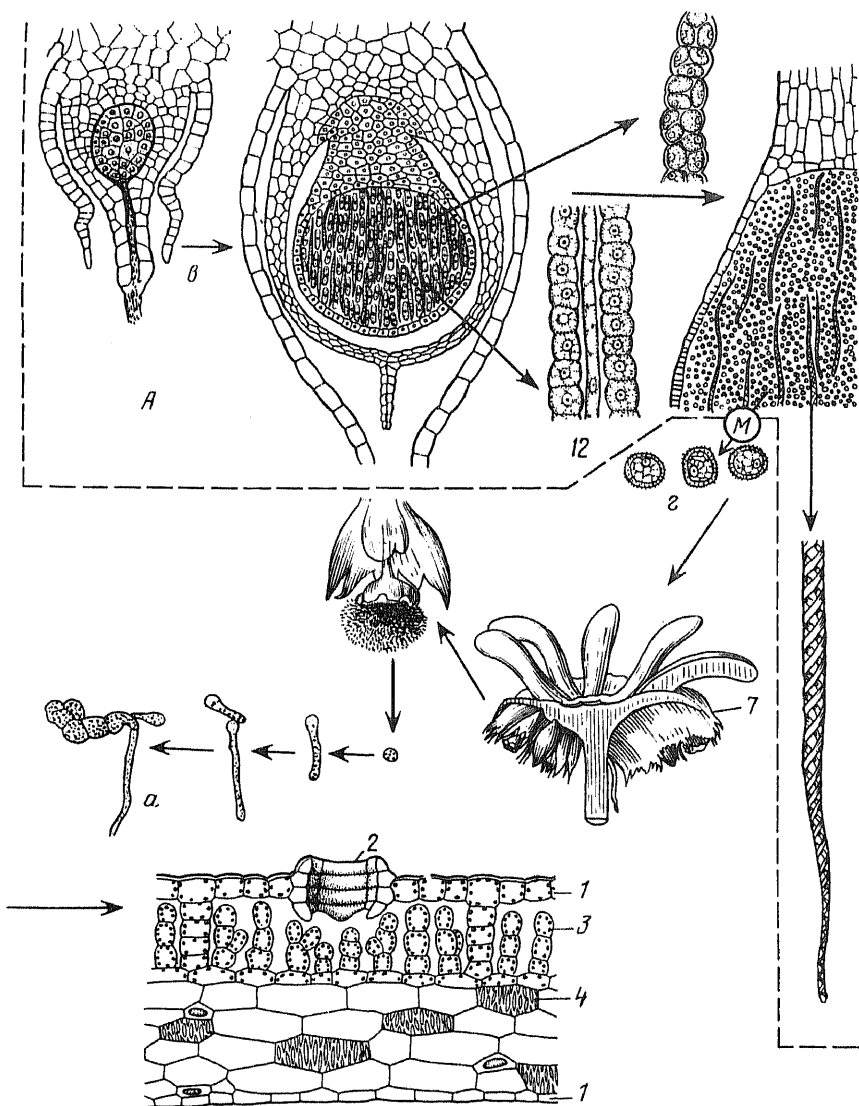


Рис. 177. Жизненный цикл маршанции:

А — спорогон, Б — гаметофит, М — мейоз; а — прорастание споры и образование устьице, 3 — ассимиляционная ткань, 4 — утолщенная стенка, 5 — ризоиды, 6 — корзинка, 12 — спорогенные клетки и часть элатеры.



протонемы, б — таллом, в — образование спорогония, г — споры; 1 — эпидерма, 2 —
ночка, 7 — подставка, 8 — антеридий, 9 — сперматозоид, 10 — архегоний, 11 — яйце-

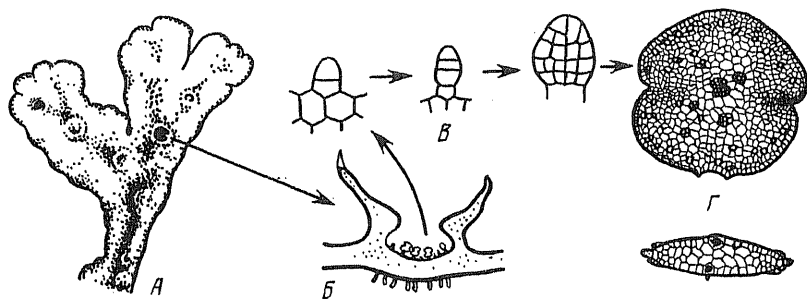


Рис. 178. Вегетативное размножение маршанции обыкновенной:

А — часть таллома с корзиночками, Б — корзиночка (в продольном разрезе), В — образование выводкового тельца, Г — выводковое тельце (внешний вид и разрез).

КЛАСС ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ — BRYOPSIDA

Общее число видов около 25 тыс. Многие виды распространены в приполярных странах Северного полушария. На огромных территориях в тундре, на болотах, в лесах они доминируют в растительном покрове, значительно влияя на обеспеченность суши влагой.

Гаметофит представляет собой прямостоячую стеблевидную ось — *каулидий*, покрытую листовидными выростами — *филлидиями*. Условно их можно называть стебель и листья. На нижней части стебля образуются многоклеточные ризоиды. Ветвление боковое. Нарастание осей происходит в результате деления пирамидальной верхушечной клетки. Оно может быть моноподиальным или симподиальным. В соответствии с этим органы полового размножения и спорогон размещаются на вершине гаметофита или на боковых разветвлениях.

Класс подразделяют на три подкласса: Андреевые мхи, Сфагновые мхи, Бриевые (Зеленые) мхи. Наибольшее значение имеют два последних подкласса.

ПОДКЛАСС СФАГНОВЫЕ МХИ — SPHAGNIDAE

Сфагновые мхи имеют довольно однообразное строение и поэтому трудны для определения. Гаметофит их представляет собой сильноветвящееся, особенно в верхней части, растение (рис. 179, Б). Разветвления густо покрыты листьями. Сфагновые мхи живут в очень влажной среде. В связи с этим у них нет ризоидов и влага поступает непосредственно в стебель, который при основании с течением времени отмирает. Строение стебля несложное. В центре его находится сердцевина из тонкостенных паренхимных клеток, выполняющих проводящую и запасающую функции. Она окружена корой, состоящей из двух слоев: *склеродермы*, выполняющей механическую функцию, и *гялодермы*, выполняющей во-

дозапасающую функцию. Клетки гиалодермы крупные, мертвые, стенки их имеют круглые отверстия, через которые полости смежных клеток сообщаются друг с другом, а также с внешней средой. Иногда эти клетки несут спиральные утолщения. Лист состоит из одного ряда клеток, резко различающихся как по структуре, так и по выполняемой функции. Одни из них живые, хлорофиллоносные, другие — мертвые, относительно более крупные, со спирально утолщенными стенками, пронизанные отверстиями, по строению сходные с водапасающими клетками гиалодермы, их называют *гиалиновыми*. Гиалиновые клетки способны накапливать и долго удерживать огромное количество воды, в 30—40 раз превышающее массу самого растения.

Гаметофиты — однодомные и двудомные. Антеридии образуются в пазухах листьев на разветвлениях стебля. Около них листья окрашены в красноватый цвет. Архегонии на укороченных разветвлениях. В результате слияния сперматозоида с яйцеклеткой возникает зигота, которая представляет собой начало диплоидной фазы — спорогона (см. рис. 179, А). Спорогон состоит из ножки и коробочки. Ножка сильно укорочена, луковичеобразная, но ко времени созревания спор верхушка стебля гаметофита сильно вырастает и выносит коробочку вверх (ложная ножка). В центре коробочки помещается округлая *колонка*, над которой размещен в виде свода спорангий со спорогенной тканью. Стенка коробочки прочная, многослойная. Наружный хлорофиллоносный слой содержит большое число недоразвитых устьиц. Коробочка имеет крышечку, которая во время созревания спор отскакивает, и споры рассеиваются. Элатер нет. Из спор образуется сначала зеленая пластинчатая протонема, а затем из почек, расположенных на ней, — взрослый гаметофит, который и доминирует в жизненном цикле.

Структура новых отличается примитивностью: пластинчатая протонема отличается от стебля проводящего пучка и ризоидов, слабая дифференциация коробочки.

Значение сфагновых в природе очень велико. Накапливая огромное количество воды и разрастаясь плотными дернинами, они вызывают заболачивание огромных пространств, достигающих зоны тундры. Для осушения их осуществляют агрономелиоративные работы. С другой стороны, старые болота имеют важное хозяйственное значение для разработки залежей торфа. Нарастание пласта торфа в наиболее благоприятных условиях происходит медленно — слой толщиной 1 см образуется примерно за 10 лет.

ПОДКЛАСС БРИЕВЫЕ (ЗЕЛЕННЫЕ) МХИ — BRYIDAE

Число видов 24,6 тыс. Распространены более широко, чем сфагновые мхи. Живут в разнообразных экологических условиях от тундры и лесотундры до степей и пустынь. Наиболее типичные местообитания бриевых мхов, где они доминируют или формируют

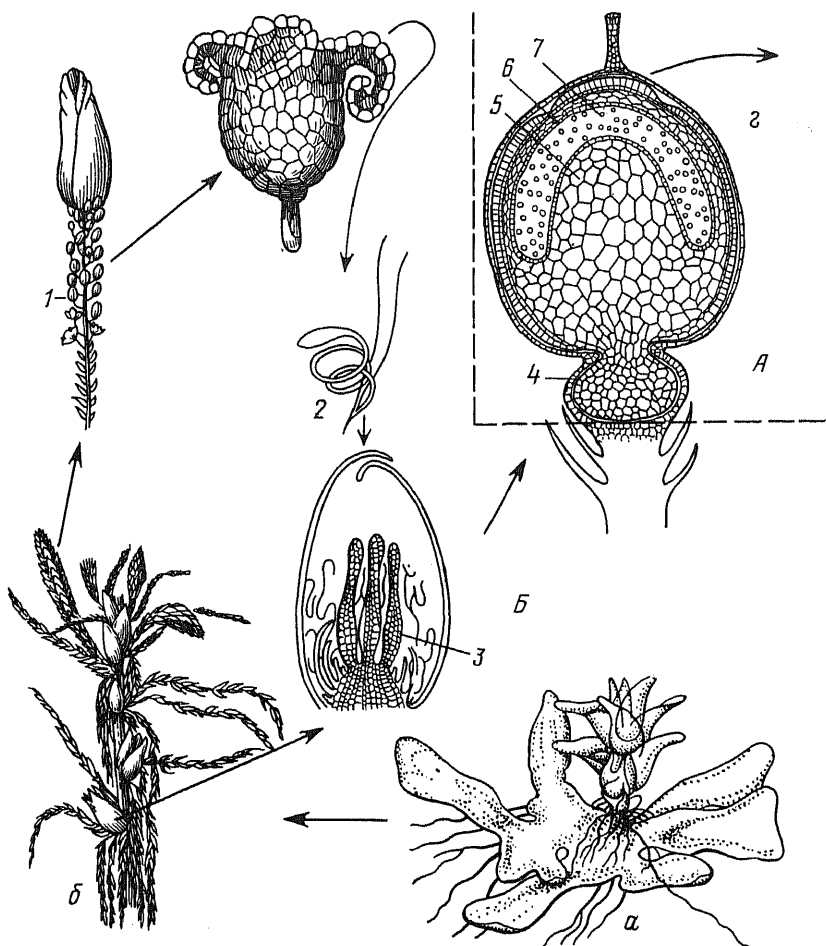
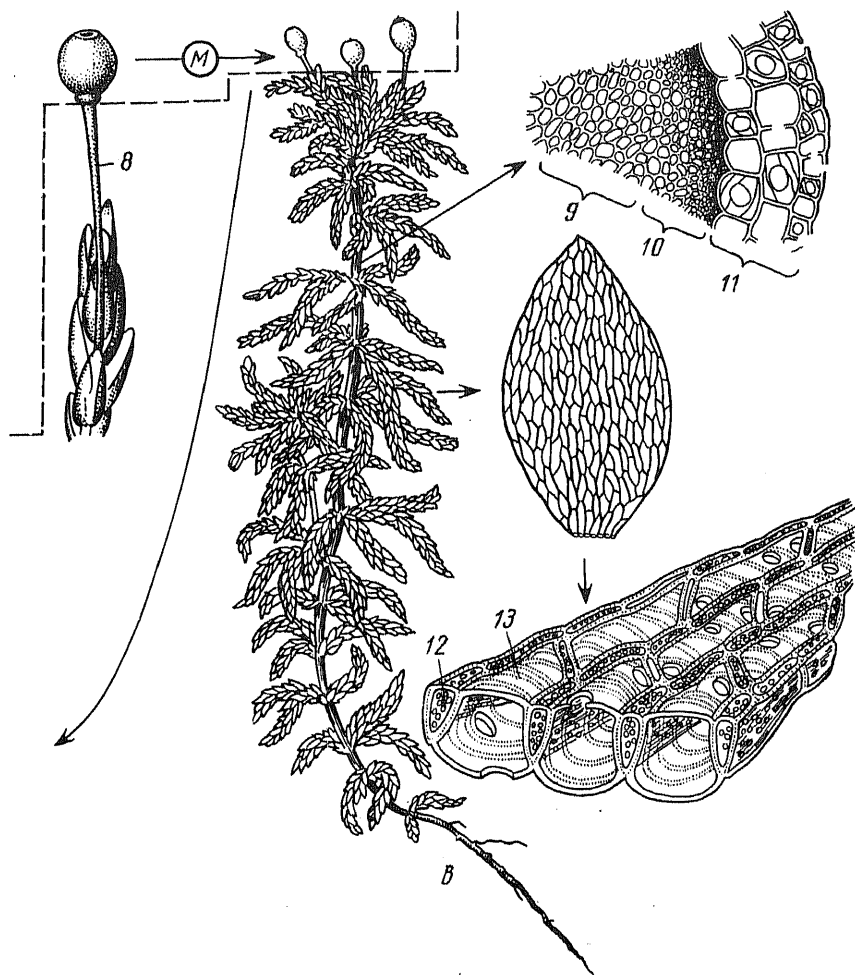


Рис. 179. Жизненный цикл сфагнума:

А — спорогон, Б — гаметофит, М — мейоз; а — протонема, б — часть побега гаметофита, тозоид, 3 — архегоний, 4 — ножка, 5 — колонка, 6 — спорангий, 7 — спорогенная ткань, филлоносная ткань, 13 — гнабиновая клетка.

сплошной покров, — тундра, болота и некоторые типы лесов. Каждому местообитанию свойственны свои виды. Бриевые мхи по сравнению со сфагновыми отличаются большим разнообразием строения. Органы полового размножения закладываются у одних видов на главной оси, у других — на боковых. У некоторых видов ветвление не выражено.

Политрих обыкновенный, кукушкин лен (*Polytrichum commune*; рис. 180) — это один из распространенных представителей бриевых мхов. Он растет в лесу, на полянах, окраинах болот.



a — гаметофит со спорогонами, *c* — спорогон; 1 — вскрывшийся антеридий, 2 — сперма, 8 — ложная ножка, 9 — сердцевина, 10 — склеродерма, 11 — гяалодерма, 12 — хлоро-

Стебель гаметофита прямостоячий, неветвистый, высотой 15 см и более, густо покрыт листьями. Подземная часть его простирается в почве почти горизонтально, на ней образуются ризонды. В центре стебля находится концентрический проводящий пучок, состоящий из вытянутых клеток, сходных с трахеидами и ситовидными трубками. Он окружен паренхимой, также выполняющей проводящую функцию. С наружной стороны паренхима граничит со склеродермой (корой). Внешний слой ее, состоящий из бесцветных клеток, называют гяалодермой.

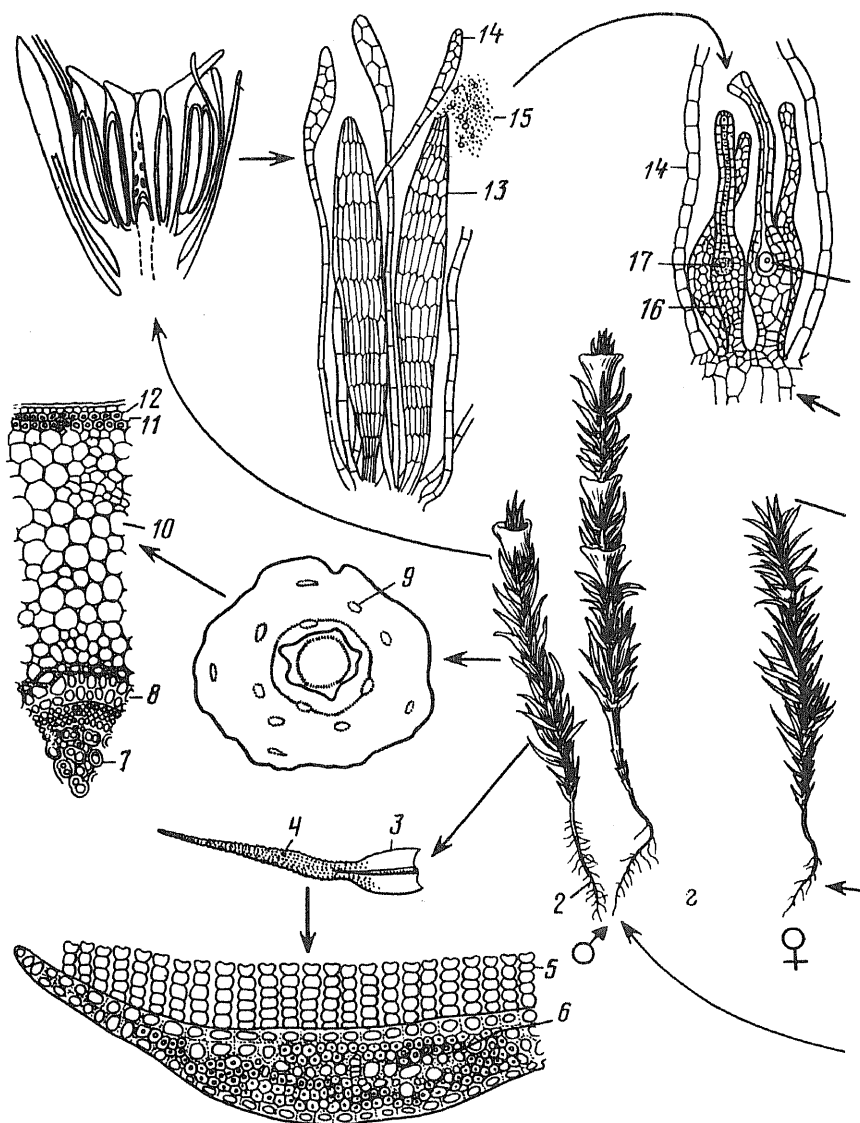
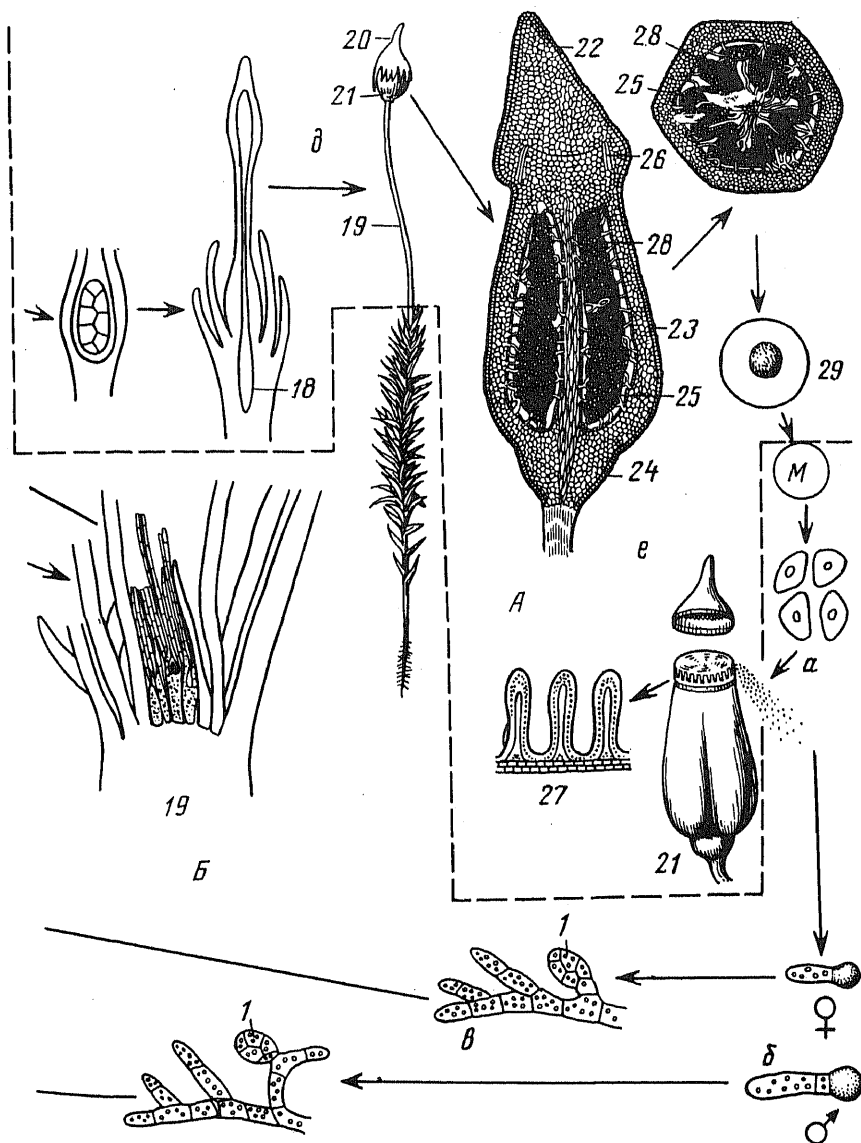


Рис. 180. Жизненный цикл политриха обыкновенного:

А — спорогон, Б — гаметофит, М — мейоз; а — споры, б — прорастание спор, в — почка, 2 — ризоиды, 3 — влагалище, 4 — пластинка листа, 5 — ассимиляционные выполняющие функцию флоэмы, 9 — листовые следы, 10 — паренхима, 11 — склеродерма, 17 — яйцеклетка, 18 — гаустория, 19 — ножка, 20 — колпачок, 21 — коробочка, 22 — 28 — спорангий, 29 — спорогенная клетка.



протонема, *г* — женский и мужской гаметофиты, *д* — спорогон, *е* — коробочка; 1 — пластинки, 6 — жилка, 7 — клетки, выполняющие функцию ксилемы, 8 — клетки, 12 — гиалодерма, 13 — антеридий, 14 — парафиза, 15 — сперматозоиды, 16 — архегоний, крышечка, 23 — урночка, 24 — шейка, 25 — колонка, 26 — эпифрагма, 27 — перистом.

Листья расположены по спирали. Они состоят из линейной пластинки с заостренной зубчатой верхушкой и пленчатого влагалища. На верхней стороне листа расположены *ассимиляционные пластинки*. Жилка с механическими и проводящими элементами расширена.

Гаметофит двудомный. Архегонии бутылковидной формы расположены на верхушке женского гаметофита, антеридии мешковидной формы — на верхушке мужского. Между архегониями и антеридиями имеются стерильные нити — *парафизы*. После оплодотворения из зиготы образуется спорогон, состоящий из длинной ножки и коробочки. Коробочка прямостоячая или более или менее косо расположенная, призматическая, четырех-пятигранная, покрыта ржаво-войлочным колпачком, образующимся из стенок архегония. Коробочка состоит из *урночки* и *крышечки*. Нижняя часть урночки сужена в *шейку*. На границе урночки и шейки в эпидерме имеются устьица. В центре урночки расположена колонка, которая у крышечки расширяется и формирует *эпифрагму* — тонкостенную перегородку, закрывающую урночку. Вокруг колонки расположен спорангий в виде цилиндрического мешка, прикрепленного к стенке и колонке особыми нитевидными образованиями. Урночка имеет специальное приспособление для рассеивания спор — *перистом*, представляющий собой ряд зубчиков с тупыми верхушками, расположенных по краю урночки. Между зубцами, способными к гигроскопическим движениям, и эпифрагмой имеются отверстия, через которые в сухую погоду высыпаются споры. Из споры вырастает протонема в виде зеленой ветвящейся нити. На ней формируются почки, из которых со временем развиваются взрослые гаметофиты.

ОТДЕЛЫ РИНИОВИДНЫЕ — RHYNIORNYTA И ПСИЛОТОВИДНЫЕ — PSILOTORNYTA

Отдел Риниовидные включает 2—3 рода только ископаемых растений. В жизненном цикле доминирует спорофит. Вегетативное тело его состоит из системы разветвленных *теломов* * (рис. 181). Общая структура в надземной части телома очень своеобразна. Это еще не побег, поскольку листьев на осях телома нет. Главная ось хорошо выражена. Ветвление верхушечное (дихотомическое). В центре оси обособлена ксилема, окруженная флоэмой. Ксилема может быть расположена компактно в виде цилиндра или в виде лучей. Она состоит из трахеид. Периферическая (коровая) часть телома выполняет функцию фотосинтеза. В эпидерме находятся устьичные аппараты. На подземной части устьиц нет. Настоящих корней нет, их заменяют *ризоиды*. Спорангии расположены на верхушках телома, стенка спорангия многослойна. Гаметофиты

* В отличие от таллома имеет центральный цилиндр с дифференцированными проводящими тканями.

Рис. 181. Риния:

А — спорофит, Б — телом (поперечный разрез), В — спорангий (продольный разрез); 1 — ризоиды, 2 — спорангий, 3 — эпидерма, 4 — кора, 5 — устьице, 6 — ксилема, 7 — флоэма.

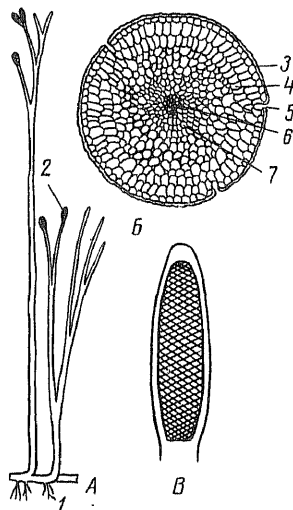
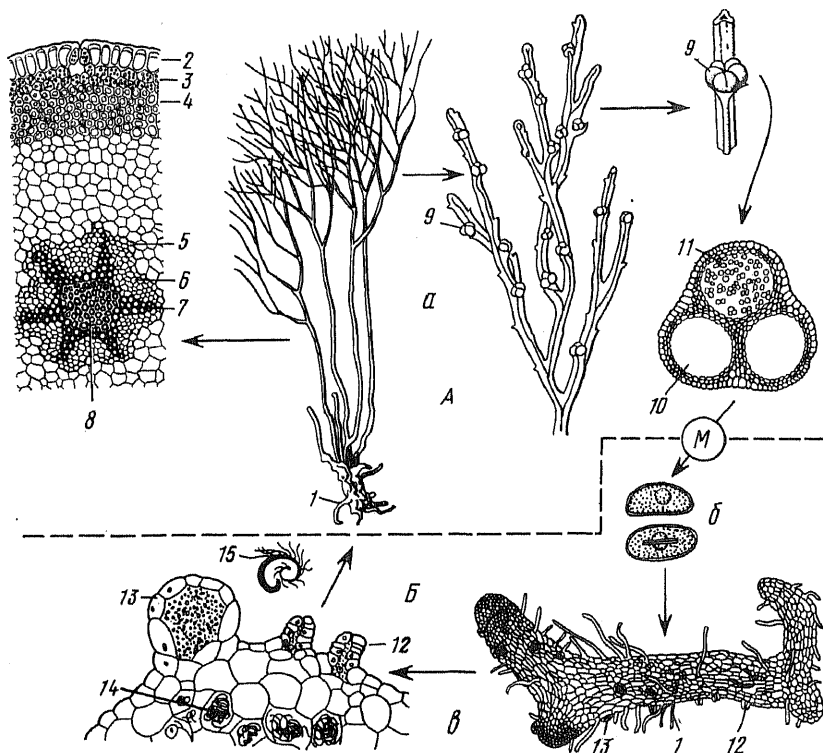


Рис. 182. Жизненный цикл псилоты:

А — спорофит, Б — гаметофит, М — мейоз; а — телом (общий вид и поперечный разрез), б — споры, в — таллом; 1 — ризоиды, 2 — эпидерма, 3 — ассимиляционная ткань, 4 — механическая ткань, 5 — эндодерма, 6 — флоэма, 7 — ксилема, 8 — склеренхима, 9 — спорангий (общий вид и поперечный разрез), 10 — спорангий, 11 — споры, 12 — архегоний, 13 — антеридий, 14 — гифы гриба, 15 — сперматозоид.



5. Характеристика отделов подцарства Предпобеговые архегониальные

Отдел		Моховидные —		
Класс		Антоцеротовые — <i>Anthocerotopsida</i>	Печеночники — <i>Hepaticopsida</i>	Листостебельные
Подкласс		—	—	Андреевые мхи — <i>Andreaeidae</i>
Число видов		300	10 000	350
Фаза, доминирующая в жизненном цикле		Гаметофит		
Жизненная форма		Неодревесневающая		
Строение	спорофита	Коробочка удли- ненная, вскрыва- ется двумя про- дольными трещи- нами, есть элате- ры. Живет на га- метофите, фото- синтезирующий	Состоит из коро- бочки и короткой ножки. Коробочка без колонки. Есть элатеры. Живет на гаметофите	Ножки нет. Коро- бочка без крышеч- ки и перистомы, вскрывается че- тырьмя продоль- ными трещинами, элатер нет. Живет на гаметофите
	гаметофита	Вегетативное тело в виде таллома — пластинчатого, дорсивентрально- го, розетковидно- го, реже листовид- ного. Хлоропласты примитивной структуры, как у водорослей. Ри- зоиды на нижней стороне. Обоепо- лый. Вегетативное размножение вы- водковыми клу- беньками. Оплодо- творение связано с водой. Протоне- ма нитчатая	Вегетативное тело в виде пластинча- того листовидного таллома, реже растение листосте- бельное, всегда дорсивентральное. Ветвление верху- шечное. Ассимиля- ционная ткань из столбиков парен- химных клеток. Ризоиды однокле- точные, на нижней стороне. Раздель- нополюй. Антери- дии и архегонии образуются на подставках. Веге- тативное размно- жение выводковы- ми тельцами. Опло- дотворение связа-	Листостебельный, радиально-симмет- ричный, ветви- стый. Листья из одного слоя кле- ток. Ризоидов нет. Обоеполюй. Опло- дотворение связа- но с водой. Прото- нема пластинча- тая

(*Procormobionta archegonialae*)

<i>Bryophyta</i>		Рипиовидные — <i>Rhyniophyta</i>	Псилотовидные — <i>Psilotophyta</i>
мхи — <i>Bryopsida</i>		—	—
Сфагновые мхи — <i>Sphagnidae</i>	Бриевые мхи — <i>Bryidae</i>	—	—
100	24 600	—	4—6
Гаметофит		Спорофит	

Неодревесневающая

Ножка короткая. Коробочка с крышечкой, без перистомы, элатер нет. Живет на гаметофите	Ножка длинная. Коробочка с крышечкой и перистомом. Элатер нет. Живет на гаметофите	Вымерли. Вегетативное тело в виде теломы с проводящими тканями в центре, камбия нет. Ветвление верхушечное. Листьев нет. Корней нет. Ризоиды на горизонтальных осях. Спорангии на верхушках вертикальных осей, с толстой стенкой	Телом с проводящими тканями в центре, камбия нет. Ветвление верхушечное. Листья в виде выростов теломы, без жилки. Спорангии сростаются в синангии, толстостенные, вскрываются продольной щелью. Споры одинаковой величины
Листостебельный, радиально-симметричный, ветвистый. Листья из одного слоя клеток. Ризоиды многоклеточные на базальной части. Обоеполый. Оплодотворение связано с водой. Протонема пластинчатая	Листостебельный, радиально-симметричный, обычно неветвистый. Листья из нескольких слоев клеток, ассимиляционная ткань в виде пластинок. Ризоиды многоклеточные на базальной части. Раздельнополый. Оплодотворение связано с водой. Протонема нитчатая, ветвистая	Не известен	Таллом цилиндрический, ветвление верхушечное. Есть ризоиды, у некоторых видов проводящие ткани. Подземный, вступает в симбиоз с грибами. Обоеполый. Оплодотворение связано с водой

Строение	гаметофита		но с водой. Прото- нема развита сла- бо, нитчатая или пластинчатая	
Представители		Род антоцерос — <i>Anthoceros</i>	Род маршанция — <i>Marchantia</i>	Род андреа — <i>Andreaea</i>

риниовидных не найдены. Представитель — род **риния** (*Rhynia*; см. рис. 181), включающий два вида. Это травянистые растения высотой около 20 см, диаметром 3 мм. Подземная часть состоит из горизонтального теломы, от которого перпендикулярно отходят воздушные оси.

К отделу Псилотовидные в современной флоре относят два рода: **псилот** (*Psilotum*) и **тмезиптер** (*Tmesipteris*). Общее число видов 4—6. Оба рода имеют широкое распространение в тропической и субтропической зонах обоих полушарий.

Спорофит псилотовидных (рис. 182) — эпифитное, реже наземное травянистое растение. Телом длиной 5—40 (до 100) см. Ветвление чаще верхушечное. Кора хорошо развита, выполняет функцию фотосинтеза. Устьичные аппараты примитивные. Листья мелкие, длиной 1—5 мм, шиловидные, плоские, без устьичных аппаратов и жилок. Их можно рассматривать как выросты теломы. Подземная часть представлена корневищем с ризоидами. Корней нет. Спорангии срастаются по 2—3 (*синангии*), вскрываются продольной щелью. Споры одинаковой величины. Структура спорофита псилотовидных свидетельствует о близости к риниовидным.

Гаметофит обоеполюй, без хлорофилла, радиально симметричный, ветвление верхушечное. Длина его примерно 20 мм, диаметр 2 мм. Питается сапрофитно при помощи грибов, с которыми вступает в симбиоз. Поверхность покрыта ризоидами. Живет чаще под землей. Оплодотворение связано с водой.

По сравнению с риниовидными псилотовидные стоят на более высокой ступени эволюции.

Характеристика отделов подцарства Предпобеговые архегонияльные представлена в таблице 5.

ПОДЦАРСТВО ПОБЕГОВЫЕ АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ— CORMOBIONTA ARCHEGONIATAE

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ — LYCOPODIOPHYTES

Плауновидные — одни из наиболее древних высших растений. Они представляют мелколистную линию эволюции. Современные виды — многолетние вечнозеленые травянистые растения, среди вымерших были и древесные формы.

Род сфагнум — <i>Sphagnum</i>	Род политрих — <i>Polytrichum</i>	Род риния — <i>Rhy- nia</i>	Роды: псилот — <i>Psi- lotum</i> , тмезиптер — <i>Tmesipteris</i>

Строение. Спорофит имеет надземный побег с мелкими, иногда чешуевидными листьями (*микрофиллия*). Они слабо дифференцированы, имеют 1—2 неветвящиеся жилки. Узлы и междоузлия выражены слабо. Подземная часть спорофита представлена корневищем с придаточными корнями. Ветвление надземных и подземных осей верхушечное. Спорангии располагаются на верхней стороне листьев (*спорофиллов*), собранных на концах осей в *колоски*, реже образующих на стебле *спороносные зоны*. Споры одинаковой или разной величины.

Гаметофиты подземные, длиной 2—20 мм, питаются сапрофитно. Оплодотворение связано с водой.

Классификация. Отдел делят на два класса: Плауновые и Полушниковые.

КЛАСС ПЛАУНОВЫЕ — LYCOPODIOPSIDA

Спорофиты — травянистые многолетние растения. Стебель и корень не имеют камбия. Листья без язычков. Споры одинаковой величины. Гаметофиты обоеполые, созревают в течение 1—15 лет. Многие виды вымерли. В современной флоре класс представлен двумя родами. Наиболее многочисленный и широко распространенный из них — род плаун (*Lycopodium*). Хозяйственное значение плаунов невелико. Животные их не поедают. Плауны служат сырьем для производства лекарств. Издавна используют споры плаунов, содержащие невысыхающее масло. Их применяют в качестве детской присыпки, а иногда при фасонном литье для обсыпания стенок моделей, чтобы отливаемая деталь имела гладкие стенки и легко отделялась от формы.

Плаун булабовидный (*Lycopodium clavatum*; см. рис. 137). Растение, широко распространенное в хвойных лесах.

Спорофит представлен длинным ползучим-побегом с вертикальными ответвлениями и придаточными корнями. Побег и корни имеют верхушечное ветвление. Проводящий пучок расположен в центре стебля (рис. 183). Центральный цилиндр занимает большую часть. Широкая зона коры пронизана листовыми следами. Камбия нет. На поверхности стебля и листьев имеется эпидерма с устьичными аппаратами. Листовая пластинка линейная, цельнокрайняя, заканчивается длинным тонким волоском.

Спороносные колоски, венчающие вертикальные побеги, рас-

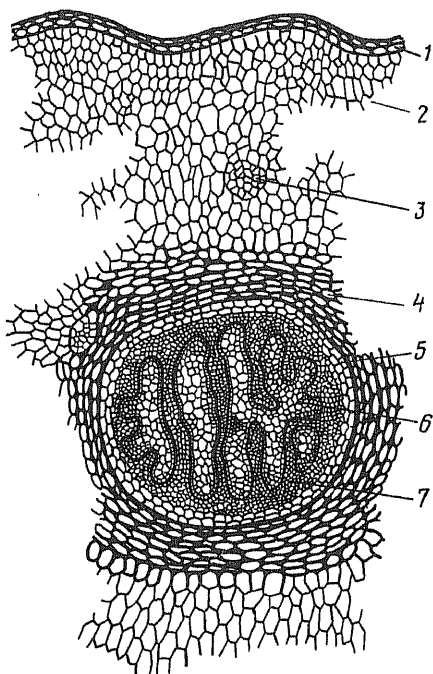


Рис. 183. Стебель плауна (поперечный разрез):

1 — эпидерма, 2 — паренхима коры, 3 — листовой след, 4 — механическая ткань, 5 — эндодерма, 6 — ксилема, 7 — флоэма.

положены на довольно длинных ножках по два (реже по 3—5). Колосок цилиндрической формы, состоит из оси, на которой плотно сидят спорофиллы — чешуевидные треугольные листья с заостренными и загнутыми кверху верхушками. На верхней стороне спорофилла расположен на короткой ножке почковидный спорангий со спорами. Споры одинаковые, мелкие, тетраэдрической формы. Спородерма имеет два слоя: наружный — экзину, и внутренний — интину. Спорангий растрескивается поперечной щелью.

Споры падают на землю, и на глубине нескольких сантиметров из них медленно, в течение 12—15 лет, развивается гаметофит. По форме он напоминает луковичку, позднее разрастается и становится блюдцевидным диаметром до 2 см. Гаметофит бесцветный. Клетки, расположенные под эпидермой, находятся в симбиозе с мицелием гриба. У некоторых видов гаметофит образуется на поверхности почвы, и тогда в его клетках появляются хлоропласты. Антеридии и архегонии размещены на верхней стороне и погружены в паренхимную ткань. Сперматозоиды многочисленные, двухжгутиковые. Оплодотворение связано с водой. Зигота не имеет периода покоя, из нее сразу же образуется зародыш спорофита. Он вначале внедрен в ткань гаметофита и в какой-то мере питается за его счет, но вскоре корни его проникают в почву, и начинается долгая самостоятельная жизнь спорофита.

КЛАСС ПОЛУШНИКОВЫЕ — ISOETOPSIDA

Спорофиты представлены деревьями, имеющими вторичное утолщение стебля, и многолетними травами, отчасти сохранившими способность к вторичному утолщению. Древесные виды полностью вымерли. Листья на поверхности, обращенной к стеблю, имеют небольшой вырост — *язычок*. Споры разной величины. Гаметофиты раздельнополые, созревают в течение нескольких недель. Наиболее многочисленным и широко распространенным

является род селлагинелла (*Selaginella*). Используют лишь немногие ее виды как лекарственные и декоративные растения.

Селлагинелла селоговидная (*Selaginella selaginoides*) (рис. 184). В нашей стране изредка растет на влажных субальпийских лугах, расположенных в горах европейской части. Спорофит по внешнему виду похож на спорофит плауна. В центре стебля находится проводящий пучок, подвешенный на нитях из паренхимных клеток. Эпидерма стебля без устьичных аппаратов. Листья одинаковые по форме и величине, язычок со временем отваливается. В клетках мезофилла имеется по 1—2 пластинчатых хлоропласта. Клетки эпидермы также содержат хлоропласты. Устьичные аппараты размещаются чаще на нижней стороне листа. Спороносные колоски расположены на верхушке побегов. Спорофиллы заметно отличаются от вегетативных листьев, они несут язычки, которые не отваливаются. В пазухах спорофиллов каждого колоска сидят на коротких ножках *мега- и микроспорангии*. В мегаспорангии образуется четыре *мегаспоры*, в микроспорангии — множество *микроспор*. Освободившись из спорангиев, мега- и микроспоры в благоприятных условиях прорастают. Внутри микроспоры образуется мужской гаметофит. Он состоит из одной вегетативной клетки и одного крайне редуцированного антеридия, внутри которого образуются двухжгутиковые сперматозоиды. Женский гаметофит также почти целиком формируется внутри мегаспоры. Разрастаясь, гаметофит разрывает покровы мегаспоры. Через трехлучевую щель выдвигается часть тела гаметофита, на которой образуются архегонии и ризонды. Оплодотворение связано с водой. Из зиготы вырастает зародыш.

Таким образом, разнospоровость обусловила разнополость гаметофитов и их редукцию. Это сыграло важнейшую роль в эволюции растений.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ — EQUISETOPHYTES

Древовидные представители полностью вымерли, в современной флоре сохранились только травянистые.

Строение. Характерная особенность спорофита — боковое ветвление с мутовчатым расположением боковых побегов. Листья также собраны в мутовки. Узлы и междоузлия четко выражены. При основании междоузлий часто имеется интеркалярная меристема. Листья редуцированные, от средних до мелких, с одной средней жилкой. Хлоропласты не содержат пиреноидов. Спорангии расположены на *спорангиофорах* — гомологах спорофиллов, но отличающихся от них структурой. Хвощевидные бывают как равно-, так и разнospоровыми. Кроме того, выражен гетероталлизм — из одинаковых по размеру спор образуются разнополые гаметофиты. Спородерма, кроме интины и экзины, имеет еще наружный слой — *перину*. Она состоит из двух спирально закрученных лент — *элатер*, прикрепленных к экзине. Элатеры выпол-

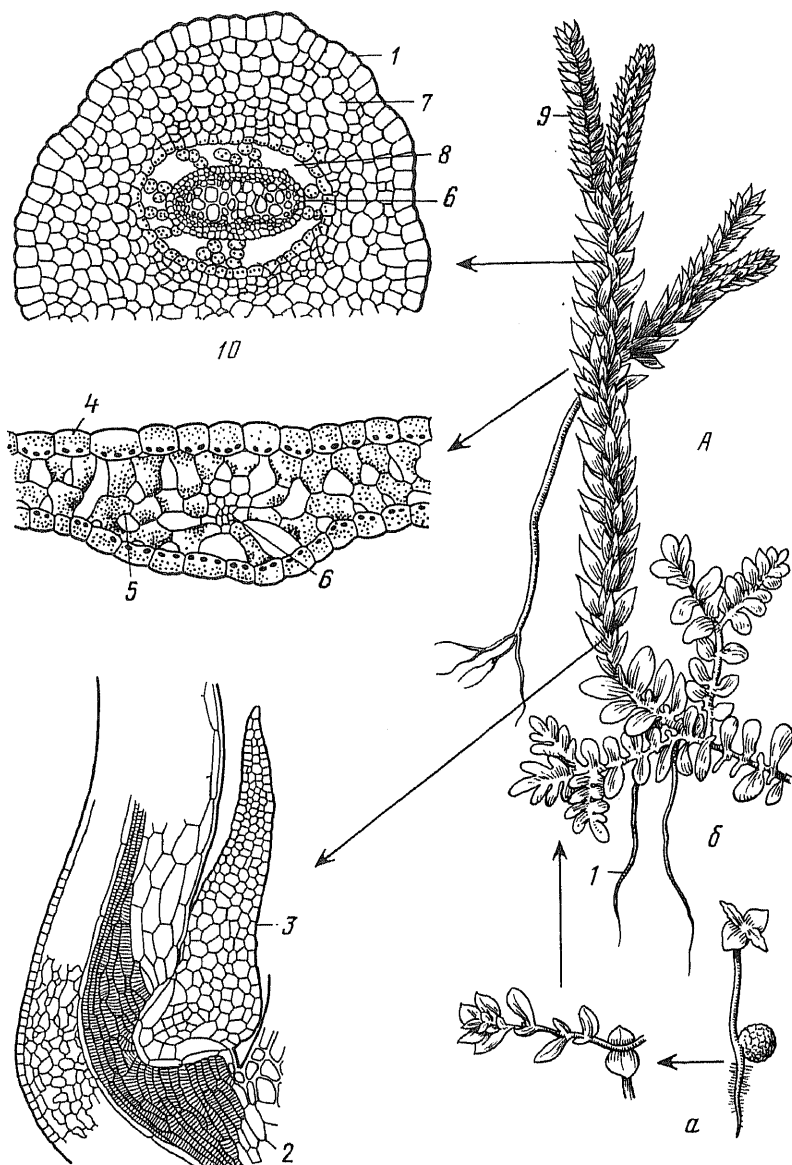
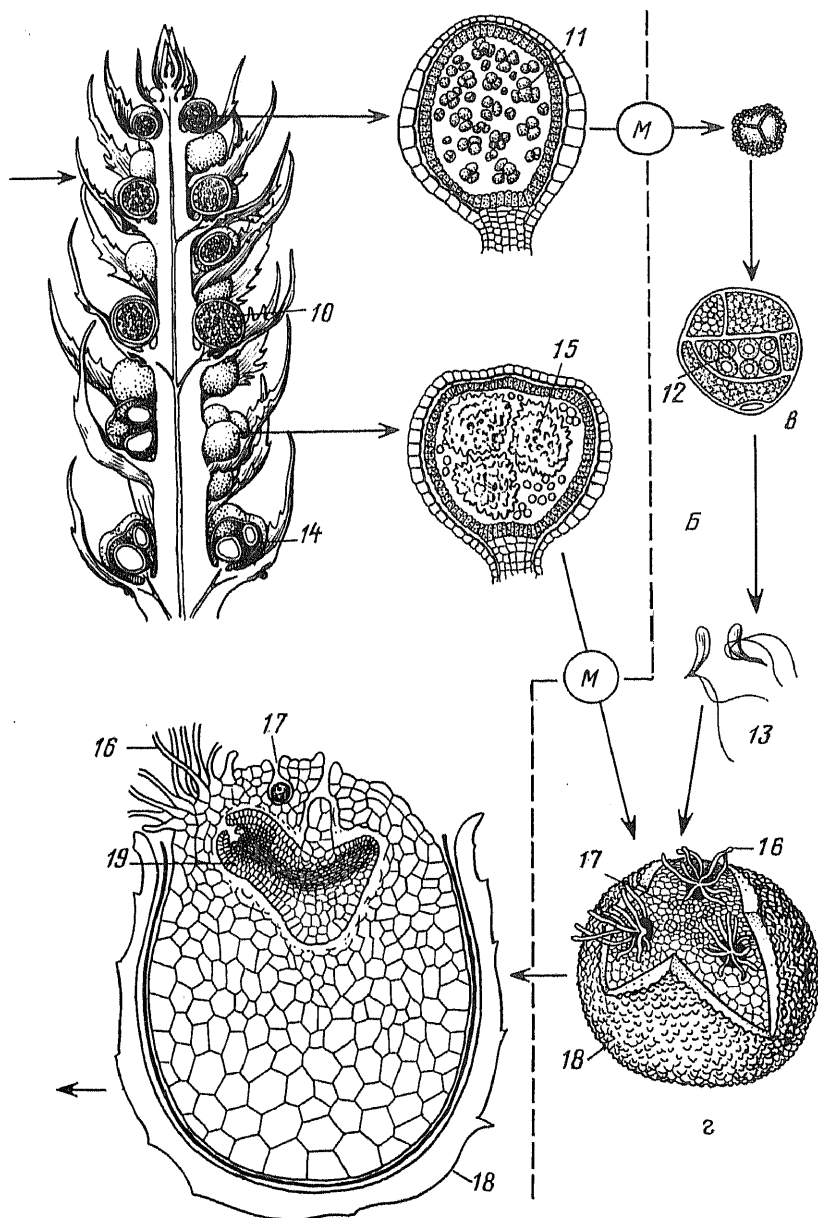


Рис. 184. Жизненный цикл селагинеллы:

А — спорофит, Б — гаметофит, М — мейоз; а — зародыши спорофита, б — гаметофита внутри мегаспоры; 1 — придаточный корень, 2 — основание листовой пучок, 7 — кора, 8 — полость, 9 — спороносный колосок, 10 — микро-
 14 — мегаспорангий, 15 — мегаспора, 16 — ризонды, 17 — архегоний, 18 —



взрослый спорофит, 1 — таллом мужского гаметофита, 2 — таллом женского (продольный разрез), 3 — язычок, 4 — эпидерма, 5 — мезофилл, 6 — проводя-
 спорангий, 11 — микроспора, 12 — сперматогенные клетки, 13 — сперматозоиды, 14 — экзина мегаспоры, 15 — зародыш спорофита.

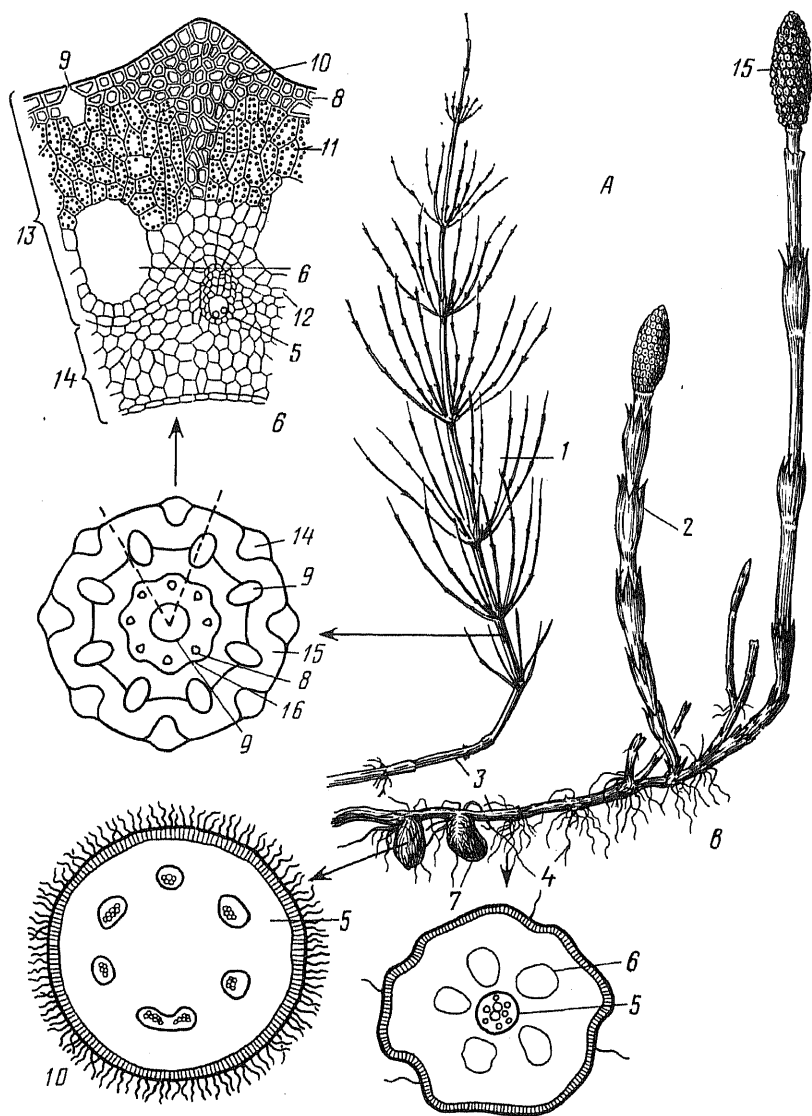
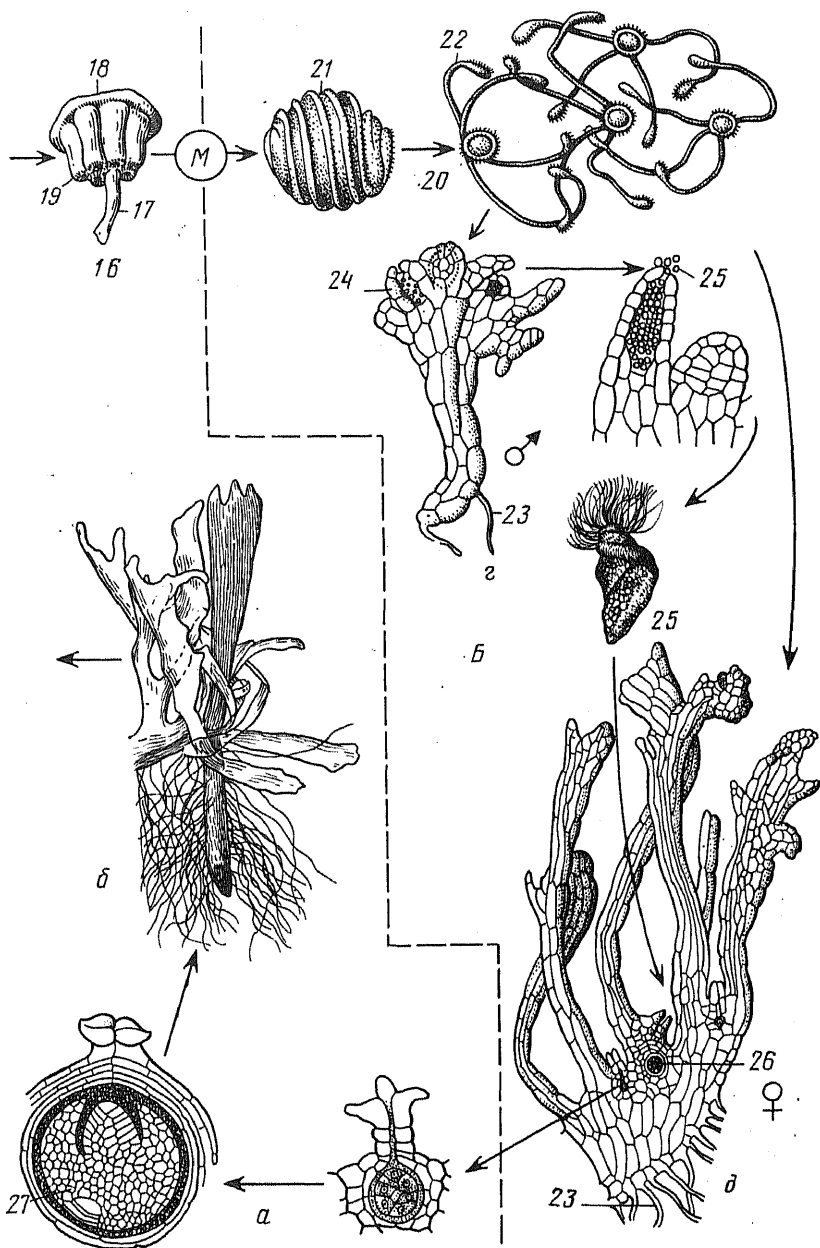


Рис. 185. Жизненный цикл хвоща:

А — спорофит, Б — гаметофит, М — мейоз; а — деление зиготы, б — зародыш спорофита, фита; 1 — стерильный побег, 2 — спороносный побег, 3 — корневище, 4 — придаточный 7 — клубень (внешний вид и схема поперечного разреза), 8 — эпидерма, 9 — устьичный 13 — кора, 14 — центральный цилиндр, 15 — спороносный колосок, 16 — спорангиофор, ризоиды, 24 — антеридий, 25 — сперматозоид, 26 — архегоний, 27 — зародыш спорофита.



a — взрослый спорофит, *г* — таллом мужского гаметофита, *д* — таллом женского гаметофита — корень (внешний вид и схема поперечного разреза), *б* — проводящий пучок, *в* — полость, аппарат, *г* — механическая ткань, *д* — ассимиляционная паренхима, *е* — эндодерма, *ж* — ножка, *з* — щиток, *и* — спорангий, *к* — споры, *л* — перина, *м* — элатер, *н* —

няют двойную функцию: распространения спор и соединения спор в группы, что обеспечивает совместное произрастание мужского и женского гаметофитов.

Гаметофиты мелкие, величиной в несколько миллиметров, зеленые, одно- или обоеполые. Оплодотворение связано с водой. Зародыш не имеет периода покоя.

Классификация. Отдел подразделяют на четыре класса: Гиевые, Клинолистные, Каламитовые, Хвощовые. Первые три класса вымерли. Хвощовые представлены в современной флоре обоих полушарий.

КЛАСС ХВОЩОВЫЕ — EQUISETOPSIDA

Класс включает один род — **хвощ** (*Equisetum*). Общее число видов 30—35, у нас в стране — 13. Распространены по всему земному шару, кроме Австралии. Растут преимущественно в условиях влажных местообитаний. По внешнему облику хвощи близки к своим древесным предкам — каламитовым, но значительно меньше их. Надземные побеги у хвощей, как правило, однолетние, лишь у немногих видов — многолетние, вечнозеленые. Одни из видов имеют важное значение как кормовые растения (хвощ ветвистый — *E. ramosissimum*, хвощ пятнистый — *E. variegatum*, хвощ зимующий — *E. hiemale*). Однако у большинства видов стенки клеток эпидермы инкрустированы кремнеземом, что обесценивает их кормовое значение. Многие виды — трудно искореняемые сорняки пастбищ и полей, особенно с кислыми почвами (хвощ полевой — *E. arvense*). Некоторые виды ядовиты для домашних животных (хвощ болотный — *E. palustre*, хвощ дубравный — *E. nemorosum*). Хвощи используют как лекарственные растения. Стебли их употребляют вместо наждачной бумаги.

Хвощ полевой (*Equisetum arvense*) (рис. 185) — один из наиболее широко распространенных видов. Это многолетнее травянистое растение. Растет на полях и залежах как сорняк. Его подземная часть представлена корневищем, проникающим в почву на глубину до 1 м. Некоторые укороченные боковые разветвления корневища превращаются в клубни, заполненные запасным крахмалом. В узлах мутовками расположены листовые влагалища и придаточные корни. Корень имеет первичное строение, в коре находятся крупные воздухоносные полости. Надземные побеги двух видов: спороносные, возникающие ранней весной, и стерильные, образующиеся позже и вегетирующие до поздней осени. У других видов хвоща надземные побеги одинаковы. Стерильный побег мутовчато-разветвленный, зеленый, ребристый, в узлах несет сросшиеся в трубку листовые влагалища, заканчивающиеся черными с белой каймой зубцами. Зубцы представляют собой редуцированные листовые пластинки. Так как листья редуцированы, органом фотосинтеза служит стебель. На поверхности он имеет однослойную эпидерму с устьичными аппаратами. Под

эпидермой расположена кора, состоящая из участков механической и ассимиляционной ткани. Под ними лежит слой основной паренхимы, пронизанный крупными полостями. Заканчивается первичная кора эндодермой. Центральный цилиндр в центре имеет сердцевину из основной паренхимы, клетки которой со временем расходятся, образуя полости. Проводящие ткани собраны в пучки, расположенные по периферии центрального цилиндра. Пучки коллатеральные, закрытые, стебель, как и корень, неспособен к вторичному утолщению.

Спороносные побеги более толстые, бурые, без хлорофилла, неветвистые, высотой 15—30 см. Они также охвачены в узлах трубчатыми влагалищами с 8—9 крупными зубцами. Спороносные колоски образуются на верхушке. После спороношения эти побеги отмирают. Спорангиофор состоит из шестигранного щитка, ножки, прикрепляющей щиток к оси колоска, мешковидных спорангиев, расположенных по нижнему краю щитка. Споры одинаковой величины. Элатеры имеют вид спирально закрученных лент с ложковидными расширениями на концах. На почве из спор вырастают хлорофиллоносные гаметофиты в виде лопастных пластинок, физиологически различные. Одни из них — мужские, с антеридиями, формирующими многожгутиковые сперматозоиды, другие — женские, с архегониями. Оплодотворение связано с водой. Зародыш спорофита не имеет периода покоя.

Таким образом, морфологическая равноспоровость у этого вида сочетается с физиологической разноспоровостью.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ — POLYPODIORHYZA

Папоротниковидные по древности уступают риниовидным, псиловидным и плауновидным. Они возникли примерно в одно время с хвощевидными. Но если риниовидные полностью вымерли, а псиловидные, плауновидные и хвощевидные представлены в современной флоре небольшим числом видов, то папоротниковидные продолжают процветать, хотя и в несколько меньшей степени, чем в прошлые геологические периоды. В настоящее время их насчитывают более 10 тыс. видов. Папоротниковидные распространены по всему земному шару в разнообразных местобитаниях, начиная с тропических лесов и болот и кончая пустынями. Наиболее разнообразно представлены их виды во влажных лесах, где они растут не только на почве, но и на других растениях как эпифиты.

Строение. Спорофиты древних папоротниковидных были древесными растениями с колонновидными неветвящимися стволами, имеющими радиальную симметрию. Затем под влиянием условий умеренного и холодного континентального климата возникли новые виды, приспособленные к геофитному (подземному) образу жизни. Побег у них стал укороченным, травянистым, простертым, дорсивентральным, с придаточными корнями. Современные папоротни-

ковидные — в большинстве случаев многолетние травянистые растения.

Папоротниковидные в отличие от других высших споровых представляют крупнолистную линию эволюции (*мегафиллия*). Листья длительное время нарастают верхушкой. Это позволяет считать, что они образовались путем уплощения теломов, их называют *вайями*. В большинстве случаев листья совмещают две функции: фотосинтез и спороношение. У некоторых видов верхние вайи специализировались на спороношении, нижние — на фотосинтезе. Большинство видов — равноспоровые, но есть и разноспоровые.

Гаметофит чаще обоеполюй. У видов умеренной зоны таллом сердцевидный, у видов тропической зоны — имеет форму нити или ветвистой пластинки. Приспособлен к жизни во влажных условиях. Оплодотворение связано с водой. Гаметофит как бы застыл на уровне водорослевого периода, поэтому, несмотря на то, что спорофит — вполне сухопутное растение, папоротниковидные так и не смогли «завоевать» сушу.

Значение. Папоротниковидные — важный компонент многих растительных сообществ, особенно тропических, субтропических и северных широколиственных лесов. Они — объекты декоративного цветоводства в условиях закрытого и открытого грунта, а также сырье для получения лекарств.

Классификация. Отдел делят на три класса: Первопапоротники, Толстоспорангийные папоротники, Тонкоспорангийные папоротники.

Представители класса Первопапоротники (*Primojilipsida*) полностью вымерли. Класс Толстоспорангийные папоротники (*Eufilipsida*) представляет угасающую ветвь эволюции. Общее число видов 150. Класс Тонкоспорангийные папоротники (*Leptofilipsida*) объединяет подавляющее большинство современных папоротниковидных.

КЛАСС ТОНКОСПОРАНГИЙНЫЕ ПАПОРОТНИКИ — LEPTOFILIPSIDA

Общее число видов около 10 тыс. Жизненные формы разнообразны: древовидные, лианы, травянистые эпифиты (влажные тропические леса), многолетние корневищные травы (умеренная и холодная зоны). Подавляющее большинство видов — равноспоровые сухопутные растения. Остальные (около 120 видов) — разноспоровые, водяные и болотные растения.

Щитовник мужской (*Dryopteris filix-mass*) (рис. 186) широко распространен в лиственных лесах, на сырых тенистых местах. Спорофит — многолетнее травянистое растение до 1 м высотой. Побег представлен подземным корневищем. Оно короткое, толстое, черно-бурого цвета, с хорошо выраженным дорсивентральным строением (верхняя поверхность несет черешки листьев, нижняя — тонкие придаточные корни) и заканчивается верху-

шечной почкой, состоящей из конуса нарастания, окруженного молодыми листьями.

Корневище снаружи покрыто эпидермой. Под ней расположена кора, наружный слой которой состоит из механической ткани. Центр центрального цилиндра занимает сердцевина. Концентрические проводящие пучки расположены по периферии центрального цилиндра. Камбия нет.

Листья крупные. Черешок густо покрыт бурыми пленками. Пластика в очертании эллиптически-продолговатая, двояко-перисторассеченная. Сегменты первого порядка расположены поочередно, заостренные; сегменты второго порядка с зубчатым краем и тупой верхушкой. Снаружи листа находится эпидерма, клетки которой содержат хлоропласты. На нижней эпидерме много устьичных аппаратов. Мезофилл листа губчатый, проводящие пучки такого же строения, как и в корневище.

На нижней стороне листа вдоль средних жилок сегментов второго порядка расположены группы спорангиев — *сории*, покрытые сверху пленчатым покрывальцем (*индузием*) почковидной формы, прикрепленным к выросту листа — *плаценте*. Спорангий имеет форму чечевицы с длинной ножкой и также прикреплен к плаценте. Оболочка спорангия многослойная, однослойная. Среди тонкостенных клеток имеется ряд клеток с подковообразно утолщенными стенками, узкой полосой опоясывающий спорангий. Кольцо этих клеток не смыкается. При подсыхании спорангия клетки кольца сжимаются и происходит разрыв оболочки в тонкой части и освобождение спор. Споры одинаковой величины, имеют овальную форму и бугорчатую поверхность. При образовании спор происходит мейоз.

Из споры, попавшей в благоприятные условия, вырастает гаметофит (заросток). Он имеет вид зеленой округло-сердцевидной пластинки, диаметром до 4 мм, к почве прикреплен ризоидами. На нижней стороне, вблизи от выемки, расположены архегонии с брюшком, погруженным в ткань гаметофита, а в ризоидальной части — округлые антеридии. У равноспоровых папоротников гаметофит обоеполый. Оплодотворение связано с водой. Из зиготы вырастает зародыш спорофита.

Разноспоровые представители класса — преимущественно обитатели тропических и субтропических лесов. На юге европейской части СССР в озерах и заводях рек можно встретить **сальвинию плавающую** (*Salvinia natans*) (рис. 187). Ее спорофит состоит из разветвленного побега длиной до 15 см, плавающего на поверхности воды. В центре центрального цилиндра стебля находится концентрический проводящий пучок. В коре имеются большие воздушные полости. На стебле мутовками расположены листья. В каждой мутовке три листа, два из них овальные, зеленые, плавающие. Внутри этих листьев также имеются многочисленные воздушные полости. Третий лист каждой мутовки подводный, рассечен на 8—12 нитевидных долей, покрытых многослойными

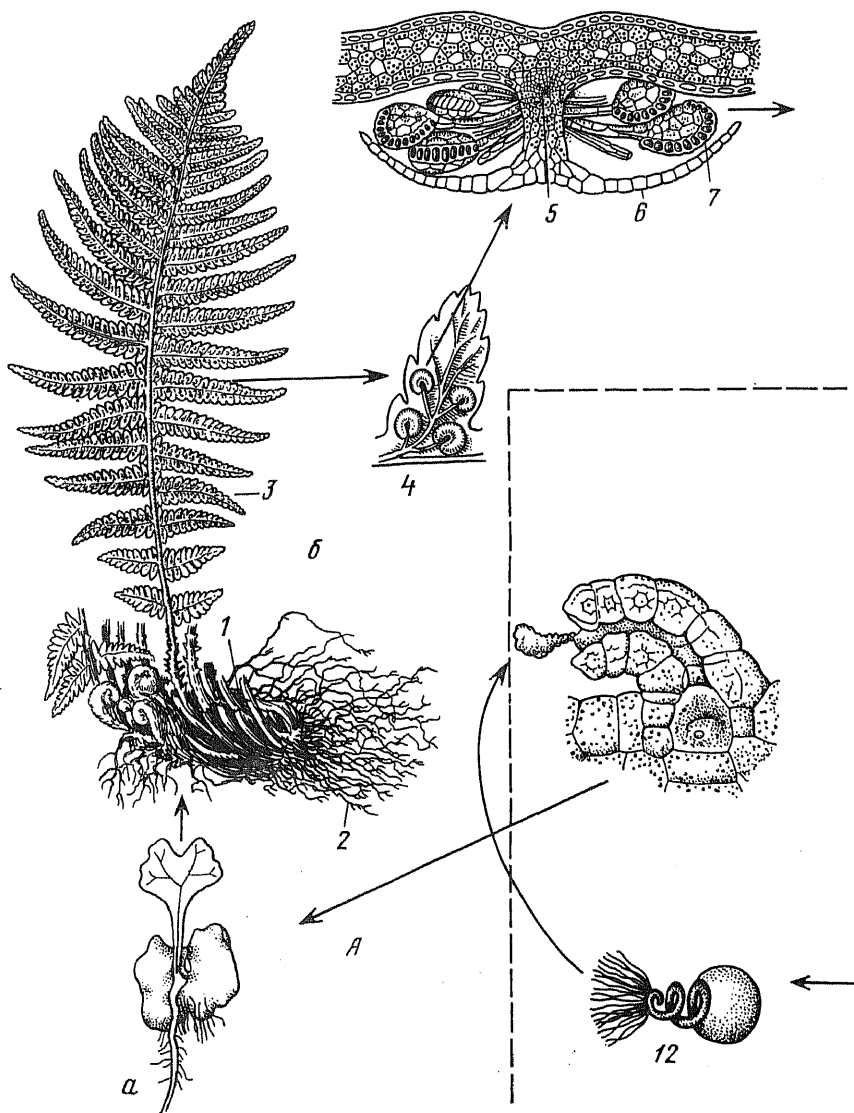
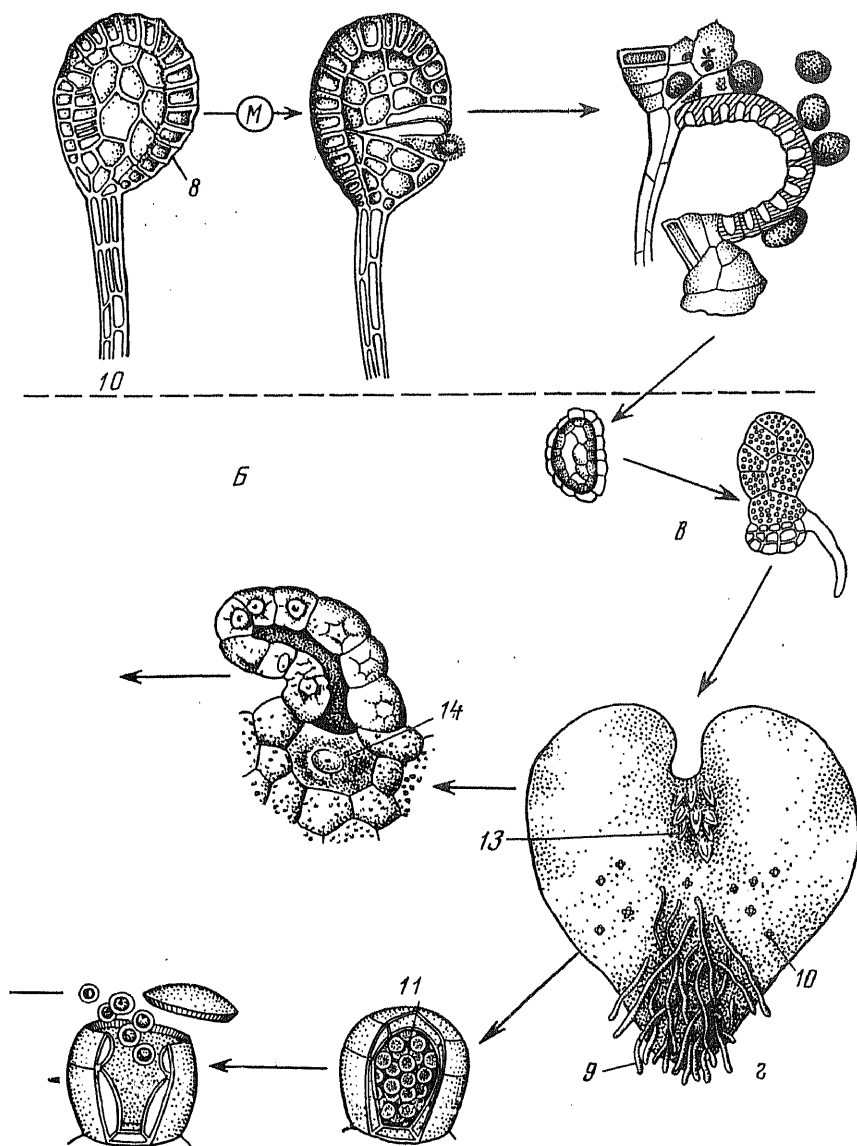


Рис. 186. Жизненный цикл щитовника:

А — спорофит, *Б* — гаметофит, *М* — мейоз; *а* — зародыш спорофита, *б* — взрослый придаточные корни, *з* — лист, *4* — часть листа с сориями, *5* — плацента, *6* — индузий, *12* — сперматозоид, *13* — архегоний, *14* — яйцеклетка.



спорофит, в — спора и ее прорастание, г — таллом гаметофита; 1 — корневище, 2 — 7 — спорангий, 8 — кольцо, 9 — ризоиды, 10 — антеридий, 11 — сперматогенная ткань,

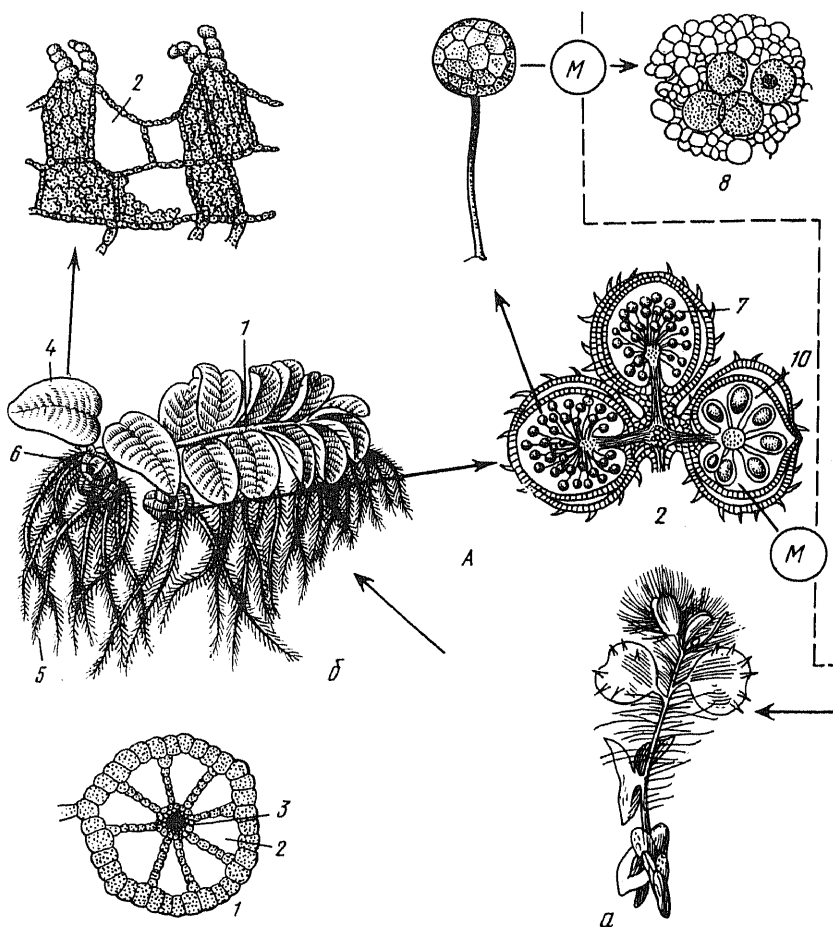
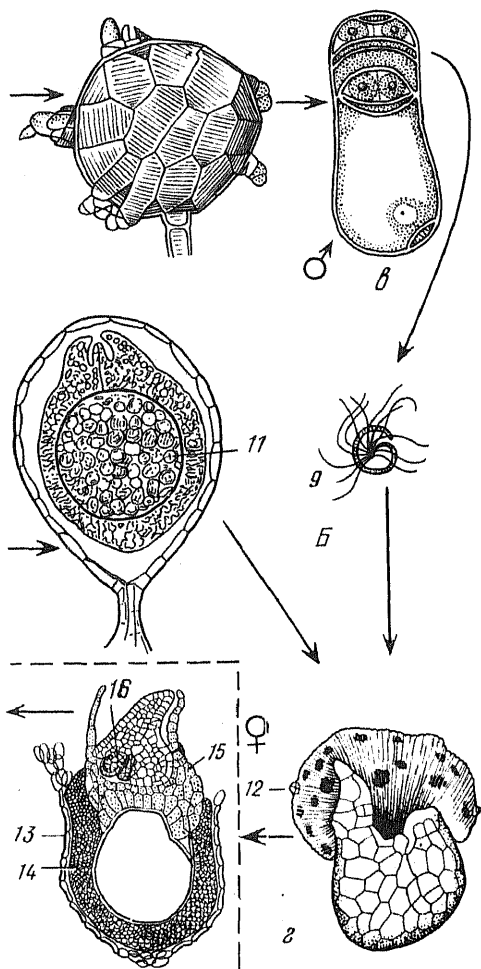


Рис. 187. Жизненный цикл сальвинии:

А — спорофит, Б — гаметофит, М — мейоз; а — молодой спорофит, б — взрослый спорофит, 2 — полость, 3 — центральный цилиндр с проводящим пучком в центре, 4 — плавающий сперматозоид, 10 — мегаспорангий, 11 — мегаспора, 12 — архегоний, 13 — оболочка фита.

волосками. Корней нет. Поглощение воды и растворенных в ней минеральных веществ осуществляется всей поверхностью, но главным образом видоизмененными подводными листьями. Сории образуются у основания погруженных листьев. Одни из них содержат микроспорангии с микроспорами, другие — мегаспорангии с мегаспорами, из которых жизнеспособна только одна. Сории осенью погружаются на дно. Весной после сгнивания их покровов спорангии всплывают. Гаметофиты образуются внутри спорангиев. Из микроспор образуются мужские гаметофиты, каждый из которых



рофит, в — мужской гаметофит, 2 — мегаспора с женским гаметофитом; 1 — стебель, лист, 5 — подводный лист, 6 — сорни, 7 — микроспорангий, 8 — микроспоры, 9 — мегаспорангия, 14 — стенка мегаспоры, 15 — женский гаметофит, 16 — зародыш споро-

состоит из двух вегетативных клеток и двух антеридиев. Раз растаясь, мужские гаметофиты разрывают оболочку спорангия и выходят наружу. Из мегаспоры образуется женский гаметофит. Он зеленый, менее редуцирован, чем мужской, верхняя часть его высовывается из мегаспорангия, на ней образуются 3—5 архегониев. После оплодотворения из зиготы вырастает небольшой зародыш спорофита, состоящий из стебля и листа.

Таким образом, разнospоровость и тут привела к редукции гаметофитов.

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ СОСНОВЫЕ,— GYMNOSPERMATOPHYTES, PINOPHYTES

В современной флоре насчитывают около 800 видов. Многие виды вымерли. Голосеменные широко распространены на всех континентах. В холодной зоне и в горах они формируют обширные леса, хотя по числу видов немногочисленные.

Строение. Спорофиты — преимущественно деревья, реже одревесневающие лианы или кустарники. Травянистых форм нет. Ветвление боковое, нарастание побегов моноподиальное. Стебель имеет вторичное утолщение. Сосудов у большинства видов нет, древесина состоит из трахеид. Ситовидные трубки без сопровождающих клеток. Листья у одних видов крупные, рассеченные, похожие на листья папоротниковидных; у других — мелкие, цельные, чешуевидные или игольчатые (*хвоя*). Голосеменные, за небольшим исключением, — вечнозеленые растения. Корни — главный и боковые — с микоризой. Один из наиболее важных признаков — наличие семязачатков (семяпочек). *Семязачаток* представляет собой мегаспорангий, окруженный особым защитным покровом — *интегументом*. Семязачатки расположены открыто на мегаспорофиллах, из них после оплодотворения образуются *семена*. Образование семени определило громадные преимущества голосеменных перед споровыми и позволило им занять господствующее положение на суше.

Жизненный цикл голосеменных рассмотрим на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*; рис. 188). Спорофит — дерево высотой до 50 м, достигающее возраста 400 лет. Ветвление боковое. Ствол хорошо выражен, на нем мутовками располагаются боковые ветви. Нарастание побегов моноподиальное. Побеги покрыты бурыми чешуевидными листьями. В пазухах их расположены сильно укороченные побеги, несущие по два игольчатых листа. Игольчатые листья, или хвоя, в сечении имеют плоско-выпуклую форму, в центре расположены два проводящих пучка (см. рис. 89).

Спорообразование начинается примерно на 30—40-м году жизни. Спорофиллы собраны в *шишки* двух видов, резко различающиеся между собой, но образующиеся на одном растении: мужские, расположенные группами, и женские — одиночные.

Мужская шишка образуется в пазухе чешуйки, на месте укороченного побега, длина ее 4—5 мм, ширина 3—4 мм. Она представляет собой побег с хорошо развитой осью, на которой спирально расположены микроспорофиллы, черепитчато налегающие друг на друга. У основания оси имеются чешуйки, играющие защитную роль. *Микроспорофилл* яйцевидной формы, тонкий, плоский, с двумя *микроспорангиями* на нижней стороне. В микроспорангиях к осени заканчивается обособление многочисленных материнских клеток микроспор. Весной происходит мейоз. В результате каждая диплоидная материнская клетка образует четыре микроспоры.

Микроспора одноядерна, спородерма ее состоит из интины и экзины и несет два *воздушных мешка*, которые возникают вследствие расхождения покровов. Здесь же, в микроспорангии, происходят прорастание микроспоры и образование мужского гаметофита, называемого *пыльцой*. Он развивается внутри микроспоры и редуцирован еще больше, чем у рассмотренных ранее разноспоровых растений. В результате деления микроспоры образуются *антеридиальная клетка* и две *проталлиальные клетки*, которые вскоре разрушаются. Это единственные вегетативные клетки гаметофита. Затем антеридиальная клетка делится и образует *генеративную клетку* и *клетку трубки*. Покровы микроспоры остаются покроями пыльцы. Ко времени ее созревания микроспорангии вскрываются продольной щелью и пыльца высыпается наружу. Воздушные мешки облегчают перенос ее ветром. Дальнейшее развитие мужского гаметофита происходит на женских шишках внутри семязачатка.

Женские шишки образуются на верхушках молодых побегов. Устроены они более сложно и относительно больших размеров. На главной оси расположены мелкие чешуйки, называемые *кроющими*. В их пазухах образуются крупные толстые *семенные чешуйки* с двумя *семязачатками* на верхней стороне. Семенная чешуйка — это редуцированный боковой побег, а не мегаспорофилл. Молодой семязачаток состоит из нуцеллуса и интегумента. *Нуцеллус* и есть мегаспорангий. Он имеет яйцевидную форму и срастается с особым защитным покровом — *интегументом*. Лишь около вершины, обращенной к оси шишки, интегумент имеет отверстие — *микропиле (пыльцевход)*. Вначале нуцеллус состоит из однородных диплоидных клеток. Затем в средней части его обособляется одна более крупная *археспориальная клетка*. Она делится путем мейоза и образует четыре *мегаспоры*. В дальнейшем три из них отмирают. Мегаспорангий никогда не вскрывается, так что мегаспора остается внутри него. Мегаспора многократно делится и образует женский гаметофит, называемый *эндоспермом* (*n*). Из двух наружных клеток эндосперма, обращенных к микропиле, образуются два *архегония*, более редуцированных по сравнению с папоротниковидными.

Пыльца из мужских шишек переносится на семязачатки и улавливается каплей густой жидкости, заполняющей пространство между нуцеллусом и интегументом и выступающей через микропиле. Подсыхая, она втягивает пыльцу внутрь семязачатка на нуцеллус. После опыления микропиле зарастает. Чешуйки женской шишки смыкаются. Мужской гаметофит продолжает свое развитие на мегаспорангии. Экзина лопается, и клетка трубки образует *пыльцевую трубку**, которая внедряется в ткань нуцеллуса и растет в направлении архегония. Генеративная клетка

* Представляет собой новообразование из-за утраты подвижности гамет.

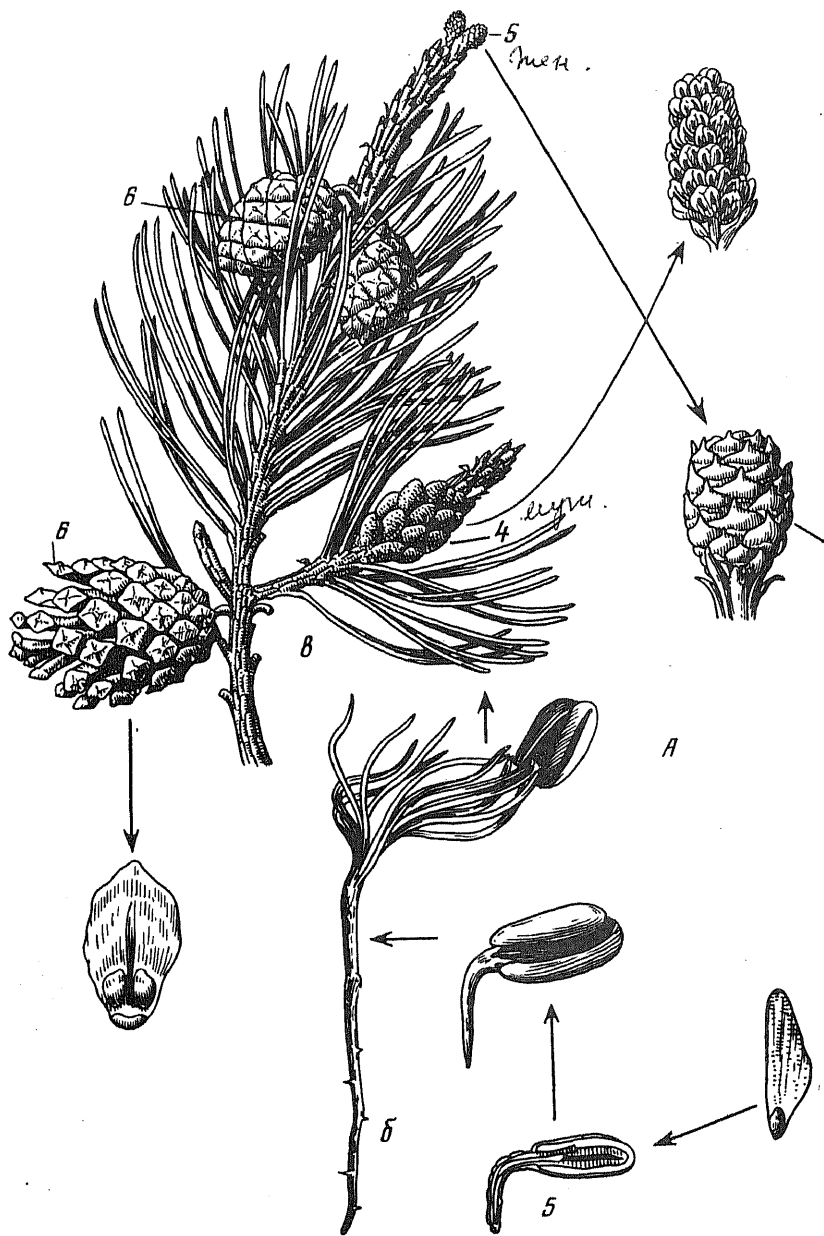
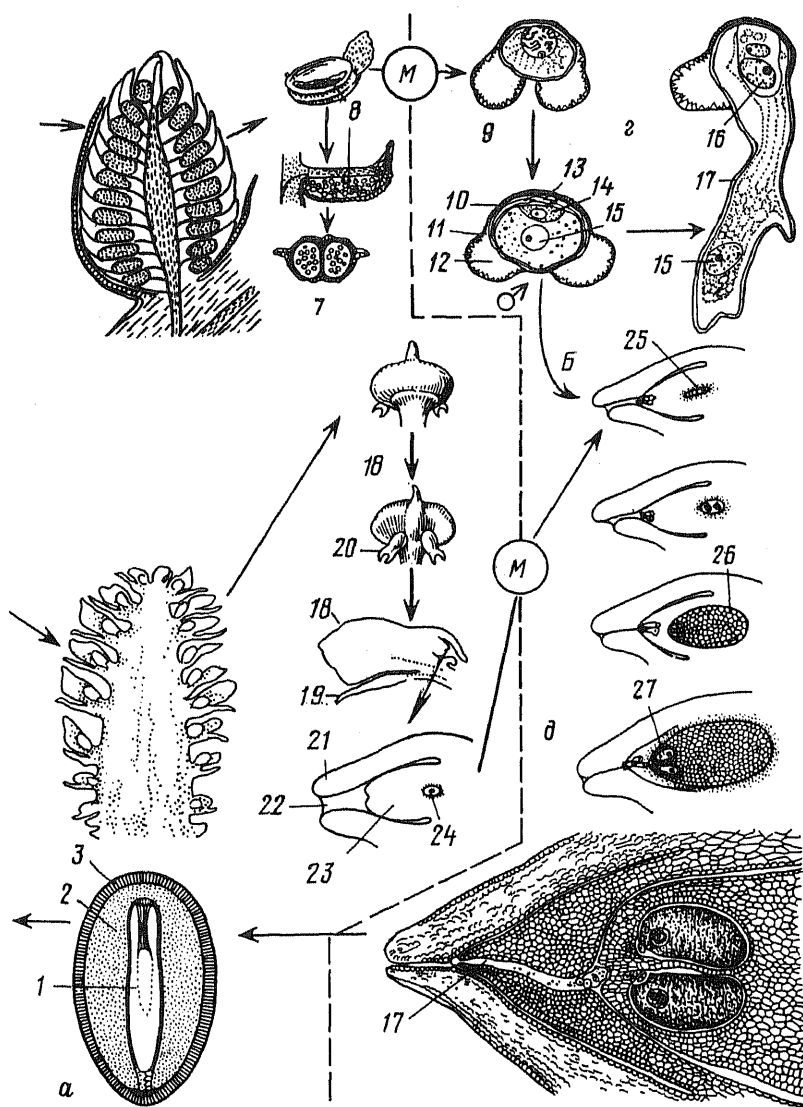


Рис. 188. Жизненный цикл сосны:

А — спорофит, Б — гаметофит, М — мейоз; а — семя (поперечный разрез и общий вид), пыльца; б — образование женского гаметофита; 1 — зародыш спорофита, 2 — эндосперм, 3 — микроспорофилл (внешний вид, продольный и поперечный разрез), 4 — проталлиальные клетки, 5 — антеридиальная клетка, 6 — вегетативная клетка (внешний вид и продольный разрез), 7 — кроющая чешуйка, 8 — семязачаток, 9 — эндосперм, 10 — архегоний с яйцеклеткой.



б — зародыш спорофита, в — побег взрослого спорофита, 2 — мужской гаметофит — сперм, 3 — спермодерма, 4 — собрание мужских шишек, 5 — молодые женские шишки, ный разрез), 8 — микроспorangий, 9 — микроспора, 10 — экзина, 11 — интина, 12 — тативная клетка, 16 — сперматогенная клетка, 17 — пыльцевая трубка, 18 — семенная 21 — интегумент, 22 — микропиле, 23 — нуцеллус, 24 — археспориальная клетка, 25 —

делится и образует две клетки: *клетку-ножку* и *спермагенную* клетку. Они переходят в пыльцевую трубку, которая и доставляет их к архегонию. Непосредственно перед оплодотворением из спермагенной клетки образуются два *спермия* — мужские гаметы без жгутиков. Пыльцевая трубка через шейку архегония достигает яйцеклетки. Тургор ее повышается, кончик лопается, и содержимое выбрасывается в цитоплазму яйцеклетки. Один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, а второй отмирает. От опыления до оплодотворения у сосны проходит около 13 месяцев. Из зиготы ($2n$) образуется *зародыш*. Рост зародыша осуществляется за счет запасных продуктов гаметофита — эндосперма (n). Сформировавшийся зародыш состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей (5—12) и почечки. Зародыш окружен эндоспермом, который используется при прорастании. Интегумент образует твердую спермодерму. Так семязачаток превращается в семя. Оно лежит открыто на семенной чешуйке и имеет крыловидный придаток, способствующий распространению семян ветром. Созревание семян наступает осенью, на второй год после опыления. Шишки к этому времени достигают 4—6 см. Они продолговато-эллиптической формы, с заостренной верхушкой, чешуйки одревесневают, из зеленых становятся серыми. Следующей зимой шишки поникают, чешуйки расходятся и семена выпадают. Отделившись от материнского растения, семя может длительное время находиться в состоянии покоя, и лишь с наступлением благоприятных условий зародыш трогается в рост.

Таким образом, у голосеменных имеется ряд более прогрессивных признаков по сравнению с папоротниковидными: гаметофиты полностью потеряли самостоятельность, они образуются на спорофите и живут на нем, оплодотворение не связано с водой; зародыш спорофита хотя и питается за счет гаметофита, но находится внутри семени и надежно защищен от неблагоприятных условий. Особенность семян голосеменных — их двойственная природа: питательная ткань-эндосperm принадлежит гаметофиту (n), зародыш — зачаток нового спорофита ($2n$), спермодерма и нуцеллус образуются из тканей материнского спорофита ($2n$).

Классификация голосеменных еще не стабилизирована. Чаще всего их подразделяют на три класса: Саговниковые, Хвойные и Гнетовые.

КЛАСС САГОВНИКОВЫЕ — CYCADOPSIDA

Листья крупные, перистые, реже цельные, ланцетные. Стебель (ствол) имеет мощную сердцевину и кору и относительно небольшую древесину. Семязачатки расположены на листовидных или более или менее метаморфизированных мегаспорофиллах, которые располагаются поодиночке или собраны в шишки. Представляют крупнолистную линию эволюции. Класс делят на три порядка: Семенные папоротники, Саговники, Беннеттиты.

ПОРЯДОК СЕМЕННЫЕ ПАПОРОТНИКИ — PTERIDOSPERMALES

Наиболее древние и примитивные голосеменные, полностью вымершие.

Это переходная группа от папоротниковидных к голосеменным. С первыми их объединяют строение и внешний вид листьев, строение микроспорофиллов и микроспорангиев; со вторыми — вторичный рост стебля в толщину, наличие семязачатков и семян.

ПОРЯДОК САГОВНИКИ — CYCADALES

Объединяет около 100 ныне живущих видов. Они распространены в тропических и субтропических областях Восточной Азии, Австралии, Африки и Америки. Саговники — медленно растущие деревья, достигающие высоты 20 м и живущие до 1 тыс. лет (рис. 189). Стебель неветвистый или слабоветвистый, колонновидный или клубневидноутолщенный, иногда частично скрытый в почве (геофилия). В сердцевине накапливается крахмал. Верхушка стебля заканчивается вегетативной почкой, окруженной пучком вечнозеленых листьев. Листья в почке скручены улиткообразно, как у папоротниковидных, крупные, перистые, длиной до 2 м. Оплодотворение у саговников еще связано с водной средой. Архегонии расположены в углублении эндосперма — *архегониальной камере*. При прорастании пыльцы из спермагенной клетки образуется 2—4 или больше крупных сперматозоидов с многочисленными жгутиками. Они попадают в жидкость архегониальной камеры, некоторое время плавают, а затем один из них оплодотворяет яйцеклетку. Практическое значение саговников невелико. Из сердцевины некоторых видов, особенно саговника поникающего (*Cycas revoluta*), готовят крупу саго. Саговники — прекрасные декоративные растения, их разводят в оранжереях, а также в открытом грунте.

ПОРЯДОК БЕННЕТТИТЫ — BENNETTITALES

Полностью вымерли. В отличие от всех других голосеменных имели обоеполые шишки. По строению вегетативных органов похожи на саговники, но среди них были и травянистые растения.

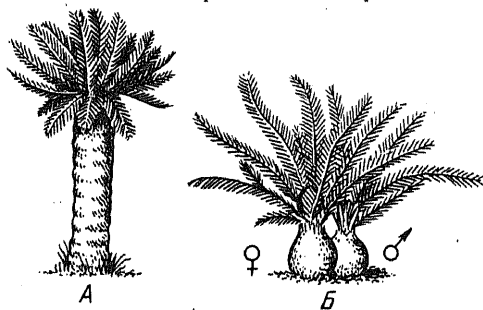


Рис. 189. Саговники:

А — саговник поникающий, Б — макрозамия спиральная.

КЛАСС ХВОЙНЫЕ — PINOPSIDA

Листья чаще сидячие, мелкие, ланцетные, игловидные, чешуевидные, реже широкие, крупные. В целом класс представляет микрофильную линию эволюции. Стебель имеет небольшие сердцевину и кору и мощную древесину. Мегаспорофиллы сильно метаморфизированные и образуют рыхлые или плотные шишки.

Класс делят на три порядка: Кордаиты, Гинкговые, Хвойные.

ПОРЯДОК КОРДАИТЫ — CORDAITALES

По внешнему виду похожи на современные хвойные. Полностью вымерли.

ПОРЯДОК ГИНКГОВЫЕ — GINKGOALES

В настоящее время порядок представлен лишь одним видом — гинкго двухлопастным (*Ginkgo biloba*; рис. 190). Родина —

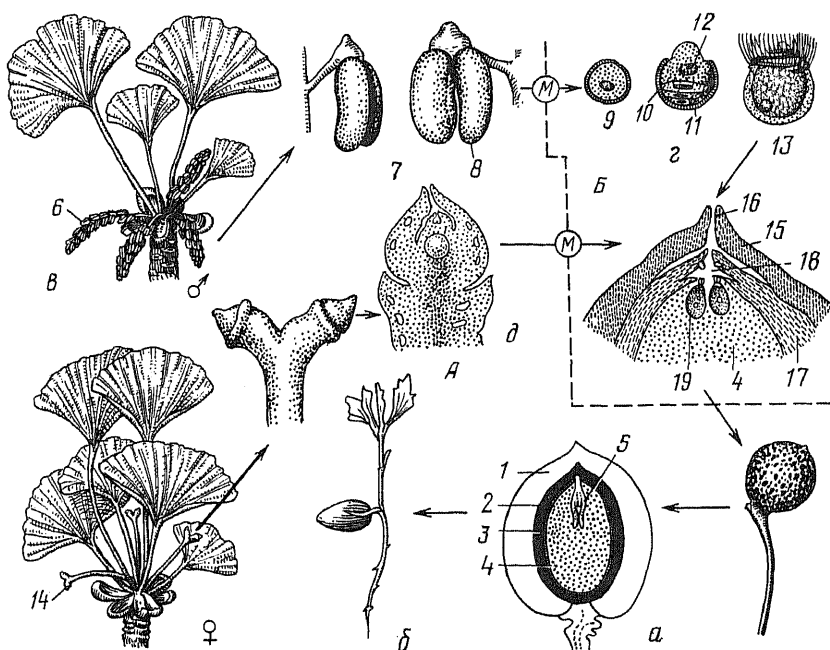


Рис. 190. Жизненный цикл гинкго:

А — спорофит, Б — гаметофит, М — мейоз; а — семя (общий вид и продольный разрез), б — зародыш спорофита, в — побеги взрослого спорофита, г — мужской гаметофит, д — семязачаток (общий вид и продольный разрез); 1 — сочный слой спермодермы, 2 — твердый слой спермодермы, 3 — пленчатый слой спермодермы, 4 — эндосперм, 5 — зародыш спорофита, 6 — мужская шишка, 7 — микроспорофиллы, 8 — микроспорангий, 9 — микроспора, 10 — антеридиальная клетка, 11 — проталлиальные клетки, 12 — гаусториальная клетка, 13 — сперматозоид, 14 — женская шишка, 15 — интегумент, 16 — микропиле, 17 — нуцеллус, 18 — пыльцевая камера, 19 — архегоний с яйцеклеткой.

Юго-Западный Китай, но с древних времен его широко культивируют как священное дерево в Японии и повсеместно в Китае. Это листопадное дерево, высотой до 40 м, с ветвистой густой пирамидальной кроной. Побеги двух типов: удлинённые верхушечные и укороченные боковые. Листья черешковые с широкой веерообразной пластинкой. На удлинённых побегах они двухлопастные, с выемкой посередине. Жилкование дихотомическое.

Гинкго — двудомное растение. Мужские шишки формируются в пазухах листьев на укороченных побегах. Микроспорофилл имеет вид тонкой ножки с сорием на верхушке, состоящим чаще из двух висячих микроспорангиев, вскрывающихся продольной трещиной. Женские шишки также формируются в пазухах листьев на укороченных побегах. Каждая шишка несет лишь два семязачатка, расположенных на верхушке дихотомически разветвленной ножки. Оплодотворение, как и у саговников, происходит при помощи сперматозоидов. Гинкго широко используют как декоративное растение, семена его съедобны, древесина ценится наравне с древесиной хвойных.

ПОРЯДОК ХВОЙНЫЕ — CONIFERALES

В современной флоре это самые многочисленные представители голосеменных — около 600 видов. Распространены в основном в Северном полушарии, где формируют обширные хвойные леса, состоящие из одного или немногих видов (роды: сосна, ель, лиственница, пихта). В Южном полушарии хвойные образуют леса в районах с умеренным климатом (острова Огненная Земля, Новая Зеландия, Тасмания). В тропических областях они растут только в горах.

Строение. Хвойные представлены в основном деревьями, реже кустарниками. Деревья иногда достигают гигантских размеров и возраста свыше 4 тыс. лет. В большинстве случаев имеют побеги двух типов: удлинённые и укороченные. Листья у большинства узкие, игольчатые (хвоя), но у видов более древних родов (араукария, агатис) ланцетные и даже широколанцетные. Некоторые хвойные имеют чешуевидные листья (род кипарис). Листья чаще всего сидячие, цельные, иногда выемчатые на верхушке (род пихта), в сечении плоские, четырехгранные, округлые, длиной от 1—2 до 30—40 см. Хвоя имеет одну жилку, широкие листья — много параллельных жилок. Хвойные — вечнозеленые растения (кроме видов родов: лиственница, ложная лиственница и метасеквойя). Древесина на 90—95 % состоит из трахеид, ситовидные трубки не имеют сопровождающих клеток (см. рис. 73). У большинства видов в коре, древесине и листьях имеются схиногенные смоляные ходы, содержащие эфирное масло, смолы, бальзамы (см. рис. 89).

Размножение. Растения однодомные, реже двудомные. Шишки у них однополые. Мужские шишки чаще всего собраны группами

и обычно располагаются в пазухах листьев, реже на верхушках боковых побегов. Микроспорофиллы очень редуцированы, чешуевидные или щитковидные (род тисс). Женские шишки имеют разнообразное строение. На мегаспорофиллах расположены семязачатки, один или много. Интегумент большей частью имеет три слоя: средний становится твердым, а внешний и внутренний — мясистыми.

Архегониев два, но бывает и больше. Образование гаметофитов, опыление, оплодотворение и образование семени описаны выше на примере сосны обыкновенной (см. с. 231).

Хозяйственное значение. На огромных пространствах приполярных стран и в горах хвойные формируют леса, называемые тайгой, и служат местом обитания многих видов промысловых зверей, птиц и полезных насекомых. Хвойные леса имеют водоохранное и противозрозионное значение. Они дают основную массу строительной и поделочной древесины. Из них получают бальзамы и смолы, камфару, спирт, целлюлозу, шелк и множество других продуктов. Семена некоторых хвойных содержат масло, используемое в пищу. Хвойные служат сырьем для получения медицинских препаратов.

Классификация. Порядок подразделяют на 10 семейств.

Семейство сосновые — Pinaceae

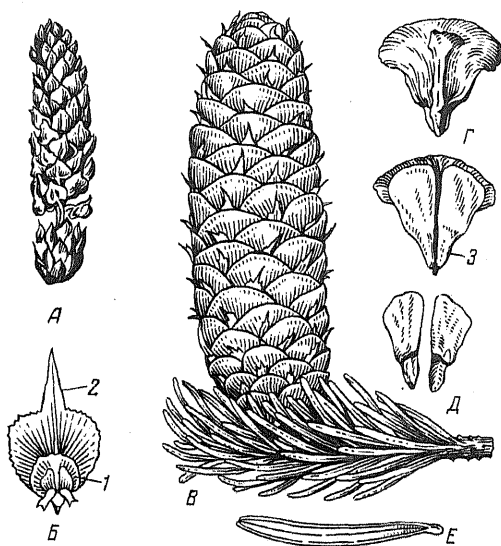
Одно из самых крупных семейств. Число видов 240 (10 родов). Распространены в умеренной и субтропической (преимущественно горы) зонах Северного полушария. Некоторые виды произрастают высоко в горах и за Полярным кругом. В Южном полушарии встречаются лишь в Индонезии и на Филиппинах. Преимущественно деревья, реже кустарники. Многие виды — основные лесобразующие породы хвойных лесов.

Род пихта (*Abies*). Включает 40 видов. Распространены в Северной Америке (15 видов), Юго-Восточной Азии (7—8 видов), Средиземноморье, Средней Европе, на Кавказе, в Гималаях, Сибири. Крупные деревья с мутовчатым расположением ветвей. Хвоя плоская, часто с двумя белыми восковыми полосками с нижней стороны, располагается поодиночке. Женские шишки чаще всего прямостоячие, созревают за один вегетационный период, при созревании распадаются.

Во флоре СССР насчитывают 9 видов. Пихта сибирская (*A. sibirica*) произрастает на северо-востоке европейской части СССР, в Западной, Центральной и Восточной Сибири, Тувинской АССР, а также в Монголии. Образует обширные леса. Растет на равнине и в горах. Древесина мягкая, ее используют как строительный и поделочный материал, а также для производства бумаги. Из хвои получают эфирное масло, идущее на изготовление лаков. В молодых ветвях содержится борнеол (камфара). Пихтовый бальзам — превосходное средство для лечения ран. Пихта

Рис. 191. Пихта белая:

А — мужская шишка, Б — чешуйка молодой женской шишки (вид с внутренней стороны), В — побег со зрелой женской шишкой, Г — семенные чешуйки зрелой женской шишки (вид с наружной и внутренней стороны), Д — семена, Е — лист; 1 — семенная чешуйка, 2 — кроющая чешуйка, 3 — семя.



белая (*A. alba*; рис. 191) растет в крайних западных районах СССР, в горах Средней, Южной и Западной Европы, где образует леса на высоте до 2 тыс. м. Пихта кавказская (*A. nordmanniana*) образует в смеси с буком лесные массивы, в основном в западной части гор Кавказа, на высоте до 2 тыс. м. Декоративное дерево. Выращивают на Украине и в Белоруссии.

Род ель (*Picea*). Объединяет 45 видов, распространенных в Северной Европе, Центральной и Восточной Азии, Северной Америке. Высокие деревья со светло-серой коркой, с мутовчатым расположением ветвей. Хвоя четырехгранная, с белой полоской на каждой стороне, располагается поодиночке. Корневая система преимущественно поверхностная. Растения теневыносливые. Женские шишки созревают в течение одного вегетационного периода, при созревании семян они повисают, а потом опадают целиком.

Во флоре СССР 10 видов. Ель обыкновенная (*P. abies*; рис. 192) распространена в Западной Европе и европейской части СССР. На огромных пространствах образует чистые леса или с примесью березы и сосны. В южных районах страны растет в смешанных лесах вместе с кленом, липой, дубом. Древесину используют как строевой и поделочный материал, дрова, сырье для изготовления бумаги. При перегонке древесины получают смолу, канифоль, вар, скипидар. Корка содержит дубильные вещества. Ель сибирская (*P. obovata*) распространена на северо-востоке европейской части СССР, в Западной Сибири. Очень близка к ели обыкновенной. Отличается более мелкими женскими шишками. Ель колючая (*P. pungens*) растет в Скалистых горах Северной Америки, имеет красивую серебристую хвою, ее широко культивируют как декоративную в СССР и Западной Европе.

Род лиственница (*Larix*). Около 20 видов, распространенных в Азии, Европе, Северной Америке. Входит в состав хвойных лесов. Крупные деревья с мутовчатым расположением ветвей,

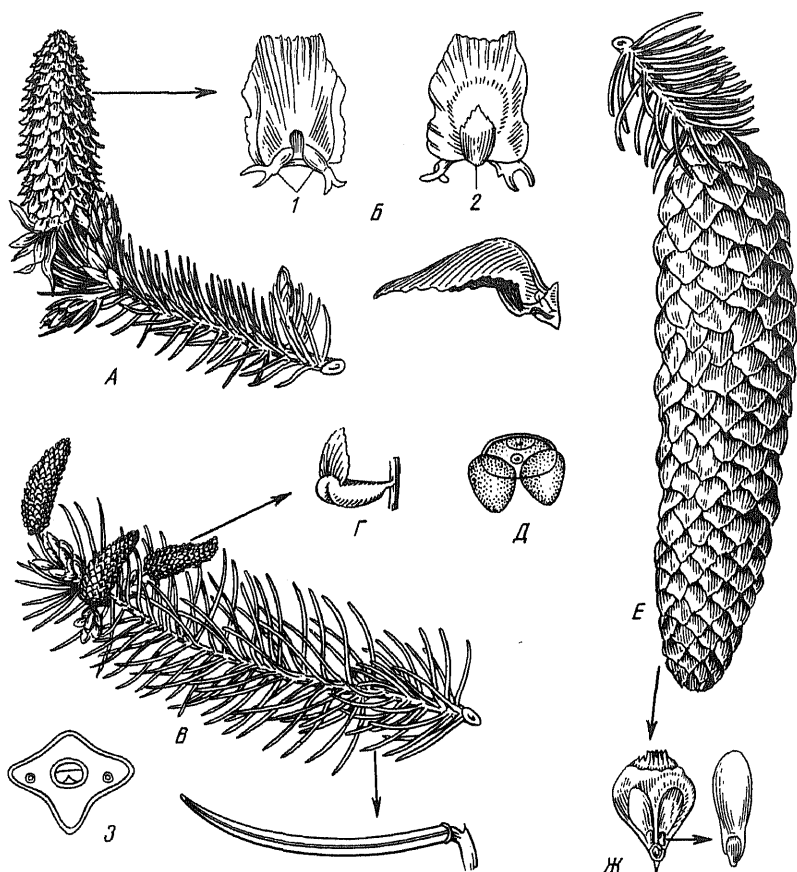


Рис. 192. Ель обыкновенная:

А — побег с молодой женской шишкой, Б — семенная чешуйка (вид с внутренней стороны, снаружи и сбоку), В — побег с мужскими шишками, Г — микроспорофилл, Д — пыльца, Е — зрелая женская шишка, Ж — семенная чешуйка с семенами и семя, З — лист (общий вид и поперечное сечение); 1 — семязачаток, 2 — кроющая чешуйка.

светолюбивые. Растения летнезеленые. Листья располагаются на удлинённых побегах поодиночке, на укороченных — пучками. Пыльца без воздушных мешков. Женские шишки созревают за один вегетационный период, но висят 2—3 года, нераспадающиеся. Древесина красноватая, богатая смолой, прочная, стойкая к разрушению в воде. Ее широко используют на шпалы, в кораблестроении, для крепления шахт, как дрова и для изготовления бумаги.

Во флоре СССР 7 видов. Лиственница западноевропейская (*L. decidua*) растет в Альпах и Карпатах, лиственница сибирская (*L. sibirica*; рис. 193) распространена в северных и восточных

районах европейской части СССР и в Западной Сибири, лиственница даурская (*L. dahurica*) — в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, прекрасно переносит суровый климат. Это — единственное высокоствольное дерево на севере Восточной Сибири и Якутии.

Род сосна (*Pinus*). Около 100 видов, распространенных в умеренных областях Северного полушария, в субтропиках формируют горные леса, несколько видов растет в горах тропических областей. Это крупные или небольшие деревья с мутовчатым расположением ветвей. Удлиненные побеги покрыты пленчатыми чешуйчатыми листьями, в пазухах которых образуются укороченные побеги с листьями, расположенными пучками по 2—5. Женские шишки созревают 2—3 года.

Во флоре СССР имеется 15 видов. Сосна обыкновенная (*P. sylvestris*; рис. 194) широко распространена в европейской части СССР, Сибири, доходит до Охотского моря; в Западной Европе — от Скандинавского полуострова до Пиренеев и Балкан. Часто формирует леса на песчаных и супесчаных почвах. Растет также на сфагновых болотах (карликовые формы), а на юге — по известковым и меловым склонам. Древесину широко используют как строительную и поделочную. Из стволов добывают живицу, из которой при перегонке получают корабельную смолу, канифоль, скипидар. В хвое содержится много аскорбиновой кислоты (витамина С). Молодые побеги используют для изготовления лекарства, пыльцу применяют в медицине в качестве заменителя спор плауна. Сосна сибирская, или сибирская кедровая

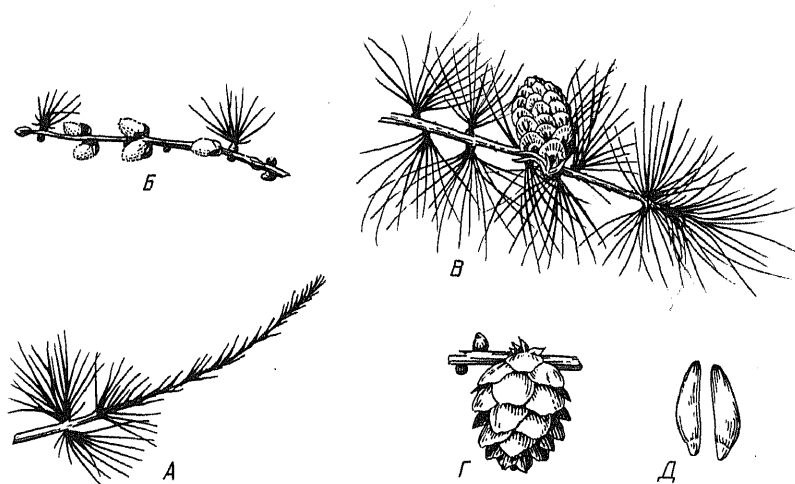


Рис. 193. Лиственница сибирская:

А — удлиненный и укороченный побеги, Б — побег с мужскими шишками, В — побег с молодой женской шишкой, Г — побег со зрелой женской шишкой, Д — семена.



Рис. 194. Сосна обыкновенная:

А — побеги с мужскими и женскими шишками, Б — зрелая женская шишка, В — семя, Г — удлиненные и укороченные побеги; 1 — женская шишка текущего года, 2 — однолетняя женская шишка, 3 — мужская шишка.

сосна (*P. sibirica*), — крупностовольное дерево, широко распространенное по всей Сибири и в Монголии (рис. 195). В СССР формирует густые леса — кедррачи. Хвоя располагается на укороченных побегах пучками по пять. Женские шишки прямостоячие, семена созревают осенью, на второй год после опыления. При созревании шишки не раскрываются. Семена без крыла, спермодерма твердая. В быту семена называют кедровыми орешками, их используют в пищу и для получения масла. Дает ценную древесину, из смолы получают скипидар и канифоль. Кедровый стланник (*P. pumila*) — стелющийся кустарник или небольшое деревце. Растет в Восточной Сибири, на Курильских островах, в Японии.

Образует большие заросли, где поселяются промысловые звери — белки и соболя. Семена съедобны. Сосна палласа (*P. pallasiana*) формирует леса в Крыму и Западном Закавказье, а также в Малой Азии и на Балканах. Сосна пицундская (*P. pithyusa*) в нашей стране растет на мысе Пицунда, реликтовый* вид, занесен в Красную книгу.

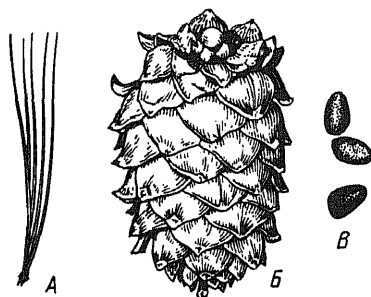


Рис. 195. Сосна сибирская:

А — укороченный побег с листьями, Б — зрелая женская шишка, В — семена.

* Очень древний, вымирающий вид.

Объединяет 20 родов, число видов 145. Распространены на всех континентах мира. Деревья и кустарники. Листья чешуевидные, реже игольчатые. Древесина без смоляных ходов. Смола накапливается в специальных клетках. Мужские шишки одиночные, пыльца без воздушных мешков. Чешуйки женских шишек деревянистые, кожистые или сочные.

Род можжевельник (*Juniperus*). Около 70 видов, произрастающих в Северном полушарии от Арктики до субтропиков. Несколько видов растет в горах тропической зоны. Небольшие деревья или кустарники. Листья игольчатые или чешуевидные. Чешуйки женских шишек мясистые, сочные, сростаются вместе, образуя шишковую, созревающую два года. Древесину используют для различных целей.

Побеги содержат ядовитое эфирное масло сабиноль, используемое в медицине.

Во флоре СССР 21 вид. Можжевельник обыкновенный (*J. communis*; рис. 196) растет в подлеске еловых и сосновых лесов. Листья игольчатые, по три в мутовке. Очень долговечен, живет до 2 тыс. лет.

Можжевельник красный (*J. oxycedrus*) и можжевельник высокий (*J. excelsa*) растут в Крыму. В горах Средней Азии мож-

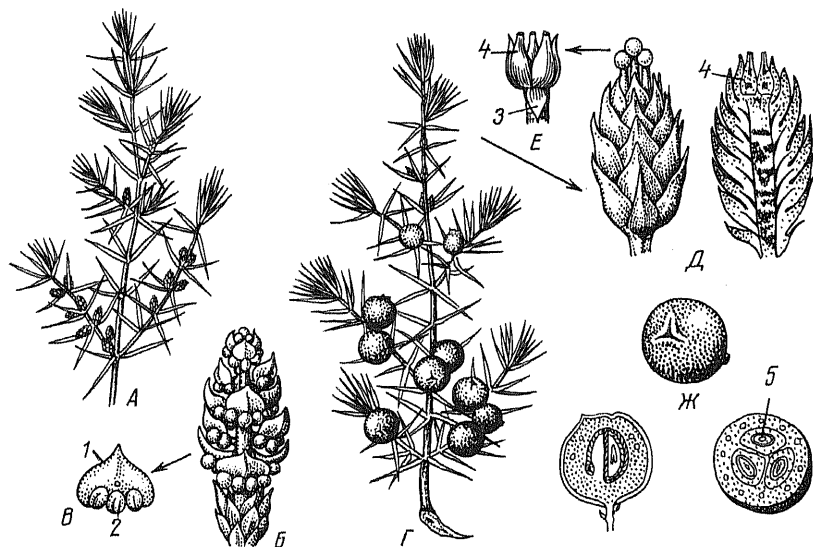


Рис. 196. Можжевельник обыкновенный:

А — побег с мужскими шишками, Б — мужская шишка, В — микроспорофилл, Г — побег с одно-двухлетними женскими шишками, Д — молодая женская шишка, Е — верхушка женской шишки, Ж — зрелая женская шишка (общий вид, поперечный и продольный разрезы); 1 — микроспорофилл, 2 — микроспorangий, 3 — мегаспорофилл, 4 — семязачаток, 5 — семя.

6. Характеристика подцарства побеговые архегониальные (*Cormobionta*)

Отдел		Плауновидные — <i>Lycopodiophyta</i>		Хвощевидные — <i>Equisetophyta</i>
Класс		Плауновые — <i>Lycopodiopsida</i>	Полушниковые — <i>Isoetopsida</i>	Хвощевые — <i>Equisetopsida</i>
Число видов		400	700	35
Фаза, доминирующая в жизненном цикле		Спорофит		
Жизненная форма		Многолетняя трава	Дерево (вымерли), многолетняя трава	Многолетняя трава
Строение	спорофита	Стебель со слабо выраженными узлами и междоузлиями. Проводящая ткань расположена в центре, камбия нет. Листья мелкие, чешуевидные, с 1—2 жилками, без язычка. Корни придаточные. Ветвление стебля и корня верхушечное. Спорофиллы на верхушке побегов собраны в колоски. Споры одинаковой величины	Стебель и корни такие же, как у класса Плауновые. Листья с язычком, споры различной величины, спорофиллы с микро- и мегаспорангиями находятся в одном колоске	Стебель разделен на узлы и междоузлия, поверхность междоузлий ребристая. Проводящие пучки расположены по периферии центрального цилиндра, есть сердцевина. Камбия нет. Ветвление боковое, расположение боковых побегов мутовчатое. Листья мелкие, редуцированы, выполняют функцию фотосинтеза стебель. Спорангиофоры собраны в колоски. Споры одинаковой величины, но гетероталличны, имеют три покрова (из наружного образуются элатеры)

archegoniatae)

Папоротниковидные — <i>Polypodiophyta</i>	Голосеменные — <i>Gymnospermatophyta</i>		
Тонкоспорангийные — <i>Leptofilipsida</i>	Саговниковые — <i>Cycadopsida</i>	Хвойные — <i>Pino- psida</i>	Гнетовые — <i>Gneto- psida</i>
10 000			
Спорофит			
Дерево, лиана, трава	Дерево	Дерево, кустарник	Дерево, кустарник, лиана
Деревья с вертикаль- ным неветвистым стволом или много- летние травы со стеб- лем в виде дорсивент- рального корневища. Проводящие пучки расположены по пери- ферии центрального цилиндра, в центре — сердцевина. Листья крупные, перисторас- сеченные. Спорангии на нижней стороне листьев, собраны в сории, покрытые ин- дузием. Стенка спо- рангия однослойная, есть кольцо. Разно- споровые — травяни- стые многолетние или однолетние, водно-бо- лотные растения. Кор- невище горизонталь- ное. Проводящий пу- чок в центре цент- рального цилиндра. Сории покрыты инду- зием, расположены у основания листьев. Спорангий тонкостен- ный, кольца нет, спо- ры разной величины, прорастают внутри спорангиев	Стебель неветви- стый или маловет- вистый, имеет мощную сердцевин- ну и кору, древе- сина развита сла- бо, состоит из тра- хенд. Листья круп- ные, перистые, ре- же цельные, лан- цетные. Семязача- ток представляет собой мегаспоран- гий, покрытый ин- тегументом, после оплодотворения превращается в семя. Семязачат- ки образуются на листовидных или метаморфизиро- ванных мегаспоро- филлах, распо- ложенных поодио- чке или собранных в шишки	Стебель имеет мощную древеси- ну, сердцевина и кора развиты сла- бо. Древесина со- стоит из трахенд. Листья мелкие, си- дячие, ланцетные, игловидные, че- шувидные; реже крупные, широкие. Ветвление верху- шечное, нараста- ние побегов моно- подиальное. Семя- зачатки образуют- ся на сильномета- морфизированных мегаспорофиллах, собранных в рых- лые или плотные шишки	Имеют сосуды во вторичной древе- сине. Вокруг мик- ро- и мегаспоро- филлов есть по- кров. Напоминают покрытосеменные. Семя имеет сочный или сухой покров

Строение	гаметофита	В виде таллома, многолетний, подземный, вступает в симбиоз с грибом. Обоеполый. Оплодотворение связано с водой	Раздельнополые, редуцированные, образуются внутри микро- и мегаспор. Оплодотворение связано с водой	В виде пластинчатого расчлененного таллома, хлорофиллоносные, раздельно-полые. Оплодотворение связано с водой
Представители		Род плаун — <i>Lycopodium</i>	Род селлагинелла — <i>Selaginella</i>	Род хвощ — <i>Equisetum</i>

жевательник зеравшанский (*J. seravschanica*), можжевательник полушаровидный (*J. semiglobosa*) и др. формируют леса.

КЛАСС ГНЕТОВЫЕ — GNETOPSIDA

Гнетовые отличаются от других голосеменных наличием сосудов во вторичной древесине и покровов вокруг микро- и мегаспорофиллов, сильной редукцией женского и мужского гаметофитов, половым процессом, несколько напоминающим двойное оплодотворение покрытосеменных. Семязачаток один, зародыш имеет две семядоли. Смоляные ходы в древесине отсутствуют. Класс Гнетовые делят на три порядка: Эфедровые, Гнетовые, Вельвичиевые.

ПОРЯДОК ЭФЕДРОВЫЕ — EPHEDRALES

В составе порядка одно семейство и один род — эфедра (*Ephedra*), включающий 40 видов, распространенных в Средиземноморье, Европе и Средней Азии, Индии, Китае, Северной и Южной Америке. Чаще всего это обитатели пустынь, полупустынь, каменистых склонов гор. Небольшие деревья, но чаще кустарники или лианы, достигающие 5—8 м высоты (рис. 197).

У равноспоровых — в виде пластинчатого таллома, наземный, зеленый, округло-сердцевидный, с ризоидами. Обоопольный — архегонии и антеридии на нижней стороне. Оплодотворение связано с водой. У разноспоровых — раздельнополые, редуцированные, образуются внутри спорангиев. Оплодотворение связано с водой	Раздельнополые, образуются внутри спорангиев, не покидают спорофит, не имеют хлорофилла. Мужской — пыльца без воздушных мешков. Женский — эндосперм с архегониями. Оплодотворение связано с водной средой	Мужской — пыльца, чаще с воздушными мешками. Женский — эндосперм с архегониями. Оплодотворение чаще не связано с водной средой	Мужской — пыльца без воздушных мешков. Женский — у некоторых видов не имеет архегониев. Оплодотворение не связано с водной средой
Щитовник мужской — <i>Dryopteris filix-mass</i> , сальвиния плавающая — <i>Salvinia natans</i>	Род саговник — <i>Cycas</i>	Роды: пихта — <i>Abies</i> , ель — <i>Picea</i> , лиственница — <i>Larix</i> , сосна — <i>Pinus</i> , кипарис — <i>Cupressus</i> , туя — <i>Thuja</i> , можжевельник — <i>Juniperus</i>	Род эфедра — <i>Ephedra</i>

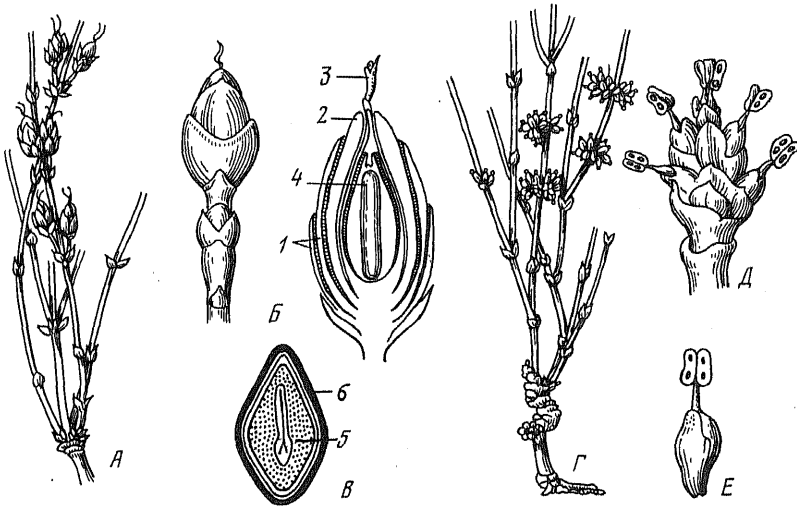


Рис. 197. Эфедра двухколосковая:

А — побег с женскими шишками, Б — женская шишка (общий вид и продольный разрез), В — семя (продольный разрез), Г — побег с мужскими шишками, Д — собрание мужских шишек, Е — мужская шишка; 1 — бесплодные чешуевидные листья, 2 — наружный покров, 3 — внутренний интегумент, образующий трубку, 4 — семязачаток 5 — зародыш, 6 — покров.

Листья мелкие, обычно чешуевидные, рано опадающие. Ветви ребристые, зеленые, выполняющие функцию фотосинтеза. Растения двудомные. Мужские шишки расположены в узлах стебля по 3—4 и больше. Мужская шишка состоит из колонки, на верхушке которой имеется от двух до восьми двух-четырёхгнездных микроспорангиев.

Женские шишки в количестве от двух до четырех также расположены в узлах. Женская шишка состоит лишь из одного семязачатка, окруженного толстым покровом. Пыльца переносится ветром, иногда насекомыми. При созревании семян наружный покров женской шишки чаще одревесневает, а чешуевидные кроющиеся листья становятся сочными и приобретают яркую окраску.

Во флоре СССР 10 видов. Эфедра двуколосковая (*E. distachya*; см. рис. 197) распространена на юго-востоке европейской части СССР, в Сибири, Средней Азии. Небольшой кустарник высотой до 40 см. В ветвях эфедры содержится алкалоид эфедрин, используемый как лекарство.

Характеристика подцарства Побеговые архегониальные представлена в таблице 6.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие черты строения и особенности жизненного цикла моховидных свидетельствуют об их близости к водорослям?
2. Какие признаки примитивного строения имеют сфагновые мхи?
3. Каковы строение и жизненный цикл политриха обыкновенного? Каково соотношение спорофита и гаметофита в его жизненном цикле?
4. Каковы характерные черты строения спорофита и гаметофита плауновидных?
5. Каково соотношение спорофита и гаметофита в жизненном цикле плауна булавовидного?
6. В чем принципиальное различие в строении спорофитов и гаметофитов плауна и селлагинеллы?
7. Каковы отличительные признаки хвощевидных?
8. Каков жизненный цикл хвоща полевого?
9. В чем отличие папоротниковидных от других современных высших споровых?
10. Каков жизненный цикл щитовника мужского?
11. Каковы особенности строения спорофита и гаметофита у разноспоровых папоротников?
12. Каково значение разноспоровости в эволюции высших растений?
13. Как устроен семязачаток голосеменных? Какая часть его гомологична мегаспорангии?
14. Как образуются мужской и женский гаметофиты у голосеменных? Каково их строение?
15. Как происходят опыление, оплодотворение и формирование семени у голосеменных? Как устроено семя? Каковы особенности строения семени голосеменных?
16. В чем эволюционное значение появления семян у растений?
17. Каковы принципиальные отличия голосеменных от высших споровых растений?
18. Каковы особенности структуры саговниковых по сравнению с хвойными?
19. Каковы распространение и значение хвойных в природе и народном хозяйстве?

ПОДЦАРСТВО ПОБЕГОВЫЕ ПЕСТИЧНЫЕ — CORMOBIONTA GYNOECIATAE

ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ МАГНОЛИЕВЫЕ,— ANGIOSPERMATOPHYTA, MAGNOLIOPHYTA

Число видов 250—300 тыс. Это наиболее приспособленные к современным условиям жизни на Земле растения, господствующие в растительном покрове на всех континентах.

Строение. Жизненные формы спорофита — деревья, лианы, кустарники, травы (много-, дву- и однолетние). Микроскопическая структура вегетативных органов отличается большим разнообразием тканей, имеются не только трахеиды, но и сосуды. Продолжительность жизни различна, от 2—3 недель до нескольких тысяч лет. У многолетних травянистых растений имеются видоизмененные подземные вегетативные органы — клубни, луковицы, корневища, позволяющие переносить неблагоприятные периоды года.

Размножение. Образование микро- и мегаспор на спорофите происходит на видоизмененных побегах — цветках. Споры прорастают в гаметофиты внутри спорангиев. Мужской гаметофит — пыльца, состоит из двух клеток, женский — зародышевый мешок, имеет восемь клеток. В результате полового процесса из семязачатка образуется семя, а из завязи и других частей цветка — плод. Строение цветка, микро- и мегаспорогенез, образование мужского и женского гаметофитов, опыление и оплодотворение описаны в главе 3. Жизненный цикл покрытосеменных представлен на рисунке 198.

Происхождение цветка. Наиболее популярны две теории происхождения цветка покрытосеменных, близкие друг к другу. Одна из них, *эвантова*, предполагает, что цветок произошел из спороносного побега, другая, *стробильная*, — из обоеполой шишки голосеменных. По этим теориям, пестик возник в результате свертывания мегаспорофиллов и срастания их краев. Семязачатки оказались внутри пестика. Микроспорофиллы стали листовидными, число микроспорангиев сократилось до четырех, они срослись парами. Так возник четырехгнездный пыльник. Структура молодого семязачатка у голосеменных и покрытосеменных не имеет существенных различий. Он содержит лишь один мегаспорангий, который называют *нуцеллусом*. Нуцеллус защищен особым покровом — *интегументом*. Появление интегумента — важная структурная особенность семенных растений, отличающая их от высших споровых. На основе эвантовой теории составлен кодекс признаков примитивной структуры цветка:

- неопределенное и большое число членов, расположенных по спирали;
- полисимметричное строение;
- члены цветка несросшиеся и не редуцированы;

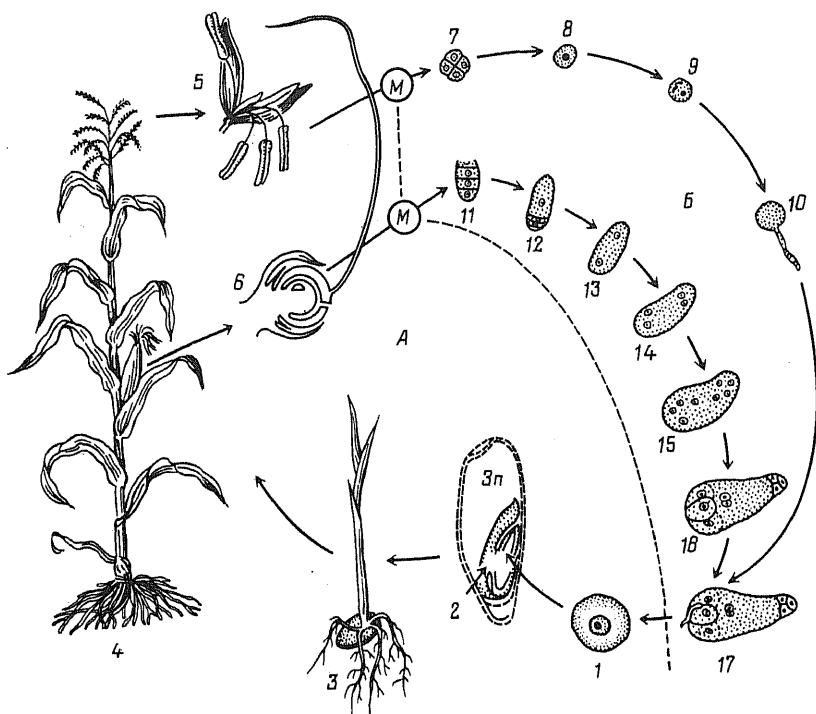


Рис. 198. Жизненный цикл кукурузы:

А — спорофит, Б — гаметофит, М — мейоз; 1 — зигота, 2 — зародыш семени, 3 — проросток спорофита, 4 — взрослый спорофит, 5 — тычиночный цветок, 6 — пестичный цветок (продольный разрез), 7—8 — образование микроспор, 9—10 — образование мужского гаметофита — пыльцы, 11—12 — образование мегаспор, 13—16 — образование женского гаметофита — зародышевого мешка, 17 — оплодотворение.

- завязь верхняя;
- преобладание анемофилии.

Признаки различия покрытосеменных и голосеменных.

Покрытосеменные	Голосеменные
Спорофит	
1. Деревья, кустарники, травы (одно-, дву- или многолетние)	1. Деревья, редко кустарники
2. Вегетативные органы состоят из очень разнообразных структурных элементов, есть сосуды	2. Структурные элементы вегетативных органов менее разнообразны, у большинства нет сосудов
3. Имеют специализированные вегетативные органы — клубни, луковицы, корневища	3. Специализации вегетативных органов нет
4. Семязачатки находятся под покровом плодолистиков	4. Семязачатки лежат открыто на семенной чешуйке

Гаметофит

- | | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <ol style="list-style-type: none">1. Женский гаметофит — зародышевый мешок из восьми клеток2. Мужской гаметофит — пыльца, состоит из генеративной клетки и клетки трубки | <ol style="list-style-type: none">1. Женский гаметофит — эндосперм с двумя или более архегониями2. Мужской гаметофит — пыльца, состоит из нескольких проталлиальных клеток, генеративной клетки и клетки трубки |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

Оплодотворение

- | | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <ol style="list-style-type: none">1. Оплодотворение двойное, один спермий сливается с яйцеклеткой, другой — с вторичным ядром центральной клетки | <ol style="list-style-type: none">1. Оплодотворение одинарное: один из спермиев сливается с яйцеклеткой одного из архегониев |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

Семя

- | | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <ol style="list-style-type: none">1. Образование семени происходит сравнительно быстро — от 3—4 недель до одного вегетационного периода2. Эндосперм триплоидный ($3n$)3. Зародыш имеет 1—2 семядоли4. Семя заключено в плод | <ol style="list-style-type: none">1. Образование семени происходит очень медленно, до 1,5—2 лет, интервал между опылением и оплодотворением может достигать 13 месяцев2. Эндосперм гаплоидный (n)3. Зародыш чаще имеет больше двух семядолей4. Семя лежит открыто на семенной чешуйке |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

Значение. Покрытосеменным принадлежит важнейшая роль в природе нашей планеты. Вся эволюция современного царства животных, особенно млекопитающих и птиц, возникновение человека связаны с цветковыми растениями. До появления покрытосеменных на Земле не было изобилия продуктов питания. Семена и стебли некоторых голосеменных да корневища 2—3 видов папоротниковидных не могли составить необходимую кормовую базу для млекопитающих и птиц. Покрытосеменные дают человеку пищу, одежду, жилье, топливо. Многие виды приспособлены к экстремальным условиям жизни в арктических странах, в знойных песках пустынь, на солончаках, в пресных и морских водоемах.

Краткая история систематики. Многовековую историю классификации покрытосеменных можно подразделить на четыре периода.

Период утилитарной систематики. Наиболее древний принцип классификации — распределение известных растений в группы по их хозяйственному значению: съедобные, ядовитые, лекарственные, текстильные и т. д. Начало этого периода трудно установить. Очевидно, этот принцип появился в самом начале хозяйственной деятельности человека. Это был самый длительный период. Он закончился лишь в конце XVI в.

Период искусственных систем (XVI—XVIII вв.). Основным принципом классификации в этот период было объединение сход-

ных растений преимущественно по одному произвольно взятому морфологическому признаку. Высшее достижение этого периода — система выдающегося реформатора систематизирующей ботаники и зоологии К. Линнея (1735). Благодаря стройности и легкости обзора всех групп растений эта система совершенна и в наши дни. Весь многообразный мир растений К. Линней подразделял всего на 24 класса. В основу этого подразделения он положил число тычинок в цветке, их срастание, длину и некоторые другие признаки. К последнему классу отнесены растения, у которых цветки отсутствуют. Это класс Тайнобрачные, он как бы противопоставлен остальным 23 классам. Основной недостаток линнеевской системы состоит в том, что каждый из классов объединяет виды на основании лишь одного признака. Поэтому виды, входящие в один класс, как правило, характеризуются не истинным родством, а чисто случайным совпадением одного из признаков строения андроеца, например числа тычинок. Эта система разъединяла многие действительно родственные виды. Например, большинство злаков имеет 3 тычинки и отнесено к третьему классу, у риса же цветки с 6 тычинками, и он отнесен к шестому классу, душистый колосок имеет всего 2 тычинки и отнесен, следовательно, ко второму классу. Система К. Линнея не отражает эволюцию мира растений. Сам К. Линней отчетливо представлял, что его система, «лучшая из искусственных», временна.

Период естественных систем (XVIII—XIX вв.). Первая естественная система мира растений была опубликована в 1789 г. А. Жюссье. Он впервые объединил в группы растения не по 1—2 признакам, а по целой совокупности их. Причем признаки эти относятся не к одному органу, а к разным. Момент случайного совпадения в этом случае становится менее вероятным. А. Жюссье впервые за всю историю науки стремился объединить все семейства на основе преемственного развития. Но эволюционный принцип в построении систем органической природы, в частности царства растений, был утвержден лишь после опубликования труда Ч. Дарвина «Происхождение видов» (1859), где был научно доказан и продемонстрирован на разнообразном материале сам факт эволюции и ее движущие силы. Эволюционная теория Ч. Дарвина весьма прогрессивно повлияла на развитие всех отраслей биологии, на борьбу со старыми традициями и пережитками метафизического периода, ибо Ч. Дарвин «...положил конец воззрению на виды животных и растений, как на ничем не связанные, случайные, „богом созданные“ и неизменяемые, и впервые поставил биологию на вполне научную почву»*.

Период филогенетических систем (XIX—XX вв.). После работ Ч. Дарвина в науке наступили новые времена. За этот период, продолжающийся уже целое столетие, разработаны важнейшие

* Ленин В. И. Полн. собр. соч. — Т. 1. С. 139.

проблемы как общебиологического масштаба, например эволюционная морфология, так и более частные. Созданы и успешно развиваются новые отрасли науки и новые методы исследования. Во многих странах мира на основе эволюционного принципа построены десятки филогенетических систем. Однако они нередко имеют существенные различия не только в графическом изображении хода эволюции, но даже в определении исходных родительских типов для крупнейших звеньев общей системы. В построении филогенетических систем видная роль принадлежит советским ученым Н. И. Кузнецову, Б. М. Козо-Полянскому, Н. А. Бушу, А. А. Гроссгейму и др. Однако в наши дни нет ни одной филогенетической системы, которую можно считать общепринятой.

Учитывая все это, в настоящем курсе было бы нецелесообразно располагать материал строго по какой-либо системе, так как это лишило бы возможности продемонстрировать новые достижения филогенистов по отдельным крупным естественным группам растений.

Классификация. Покрытосеменные издавна подразделяют на два класса: Двудольные (*Dicotyledoneae*) и Однодольные (*Monocotyledoneae*). Приводим наиболее важные и наиболее наглядные признаки отличия этих классов (рис. 199).

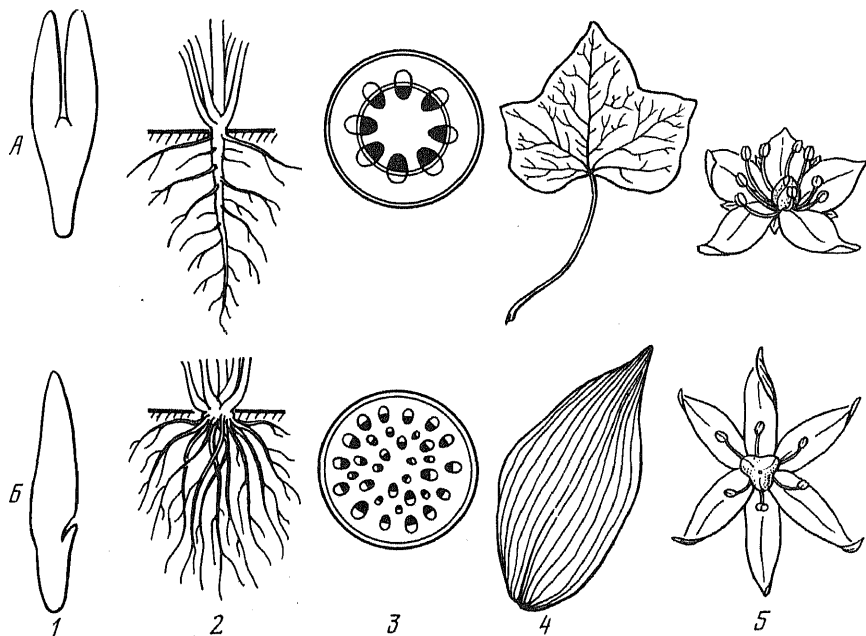


Рис. 199. Признаки двудольных и однодольных:

А — двудольные, Б — однодольные; 1 — зародыш, 2 — корневая система, 3 — стебель (поперечный разрез), 4 — лист, 5 — цветок.

Двудольные

1. Зародыш имеет две семядоли
2. Зародышевый корешок вырастает в главный корень, несущий боковые корни; корни способны к вторичному утолщению; корневая система по форме чаще стержневая
3. Стебель по мере роста растения утолщается, так как проводящие пучки открытые; на поперечном разрезе стебля они расположены по кругу или имеется единый проводящий цилиндр
4. Листья простые и сложные с сетчатым жилкованием
5. Число членов компонентов цветка кратно 5, реже 4

Однодольные

1. Зародыш с одной семядолей
2. Зародышевый корешок более или менее рано отмирает, вместо главного корня образуются придаточные корни; корни неспособны к вторичному утолщению, корневая система чаще мочковатая
3. Стебель не утолщается, проводящие пучки закрытые, на поперечном разрезе стебля они расположены как бы беспорядочно
4. Листья простые с параллельным или дуговым жилкованием
5. Число членов компонентов цветка кратно 3

Необходимо отметить, что в рамках двудольных и однодольных известны отклонения от этих признаков. Так, у некоторых двудольных имеется только одна семядоля (род чистяк), дуговое жилкование листьев (род подорожник), а у однодольных наблюдается утолщение стебля (роды: юкка, драцена) и т. д. Поэтому названные признаки имеют относительное значение, и для определения принадлежности растения к тому или иному классу нельзя основываться только на одном признаке из приведенного перечня, а надо брать всю совокупность их.

Анализ природных групп покрытосеменных на основе структуры цветка и жизненных форм показывает, что ряды, объединяющие близкородственные порядки (*филы*) относительно коротки. Отсюда и вытекает метод обзора покрытосеменных по группам порядков. В нашем курсе будет рассмотрено 11 *групп порядков*: 8 двудольных — Многоплодниковые (Магнолиевидные), Розаннородные раздельнолепестные, Розаннородные однопокровные, Розаннородные спайнолепестные, Центральные раздельнолепестные, Центральные однопокровные, Стенкоположные раздельнолепестные; Стенкоположные спайнолепестные; и 3 однодольных — Чашечкоцветные, Венчикоцветные, Чешуецветные.

КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ, ИЛИ МАГНОЛИОПСИДЫ,— DICOTYLEDONEAE, MAGNOLIOPSIDA

Общее число видов более 200 тыс. (300 семейств). Многие из них имеют первостепенное практическое значение или представляют теоретический интерес.

ГРУППА ПОРЯДКОВ МНОГОПЛОДНИКОВЫЕ, ИЛИ МАГНОЛИЕВИДНЫЕ, —
POLYCARPICAЕ, MAGNOLIIDAЕ

К многоплодниковым относят около 30 семейств. Одни из них включают преимущественно деревья, реже кустарники, другие — водяные и сухопутные травы, реже кустарники.

Структура цветка многоплодниковых напоминает шишку голосеменных — цветоложе удлиненное, на нем по спирали расположено неопределенно большое число членов. В ряде случаев сохранились общие с голосеменными черты микроскопической структуры вегетативных органов — древесины, состоящая из трахеид с окаймленными порами, вместилища с эфирным маслом. Преобладающая жизненная форма, как и у голосеменных, — вечнозеленое дерево. Многоплодниковые распространены в тропиках и субтропиках Старого и Нового Света. Все это свидетельствует об их примитивности и древности. Многоплодниковые — центральная группа покрытосеменных, с которой связаны происхождением многие линии эволюции как двудольных, так и однодольных растений.

Семейство магнолиевые — Magnoliaceae

Семейство объединяет свыше 200 видов (20 родов). Многие из них вымерли. Магнолиевые были широко распространены на континентах в предшествующие геологические периоды, достигая на севере приполярных стран, вплоть до островов Шпицберген, Гренландии, а на юге — до Австралии. Позднее с наступлением похолодания северный участок ареала был утрачен. Сейчас магнолиевые имеют разорванный ареал, что указывает на древность семейства в целом. Современный центр видового разнообразия — Юго-Восточный Китай, Индокитай, Северо-Восточная Индия.

Ксилема содержит разнообразные гистологические элементы: от трахеид и примитивных сосудов с лестничной перфорацией до специализированных сосудов с простой перфорацией. Цветки крупные, обычно верхушечные, околоцветник простой или двойной, циклический, тычинки и пестики свободные в неопределенно большом количестве, расположенные спирально. Плоды чаще всего крупносемянные — сборная листовка, реже — сборный орешек.

Род магнолия (*Magnolia*). Включает свыше 70 видов, из которых около 20 видов возделывают как декоративные (рис. 200). Распространены в Северной Америке (вечнозеленые виды) и Юго-Восточной Азии (листопадные виды). Формула цветка $*C_3 C_0 \infty A \infty G_{\infty}$.

На территории СССР в естественных условиях растет лишь один вид — магнолия сибирская (*M. obovata*) (Курильские острова), занесен в Красную книгу. Наиболее широко возделывают магнолию крупноцветковую (*M. grandiflora*) — вечнозеленое

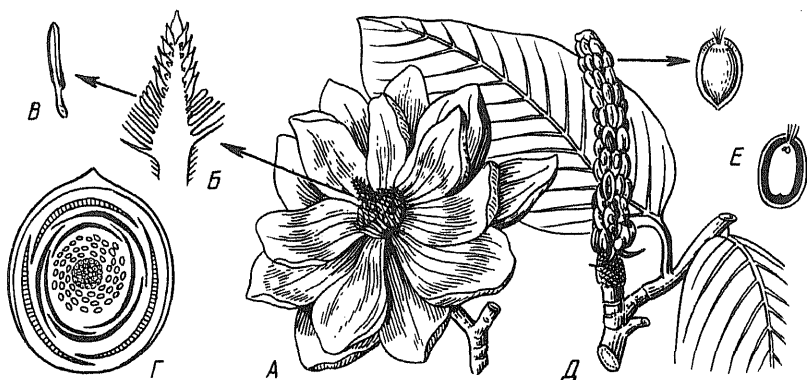


Рис. 200. Магнолия кемпбелла:

А — цветок, Б — цветок без околоцветника (*продольный разрез*), В — тычинка, Г — диаграмма цветка, Д — побег с плодом — сборной листовкой, Е — семя (*продольный разрез*).

дерево родом из Флориды с крупными восковидно-белыми цветками с приятным запахом. Древесину магнолий используют как ценный поделочный материал.

Семейство нимфейные — Nymphaeaceae

Общее число видов около 60 (4 рода). Родина — тропики. Это травянистые многолетние водяные и болотные растения с плавающими, выступающими над водой или погруженными в воду листьями. Все виды имеют мощные корневища, крупные цветки (до 35 см в диаметре), возвышающиеся над поверхностью воды. Строение цветка разнообразно. Околоцветник простой или двойной, число лепестков может быть неопределенным. Формула цветка $*Ca_{0-5}Co_{3-\infty}A_{6-\infty}G_{3-\infty}*$. Гинецей может быть и цепокарпным. По структуре цветка нимфейные близки к магнолиевым и лавровым, однако последние представлены исключительно древесными жизненными формами. Поэтому установить близкие генетические связи между ними нельзя. Среди многоплодниковых нимфейные стоят совершенно обособленно, хотя и совмещают целую серию признаков не только многоплодниковых, но и однодольных: раннее отмирание главного корня, разбросанные проводящие пучки, изредка трехмерные цветки. Все это свидетельствует о примитивности нимфейных. Современное географическое распространение на разных континентах и палеонтологические данные подтверждают их древность.

* В формуле $G_{3-\infty}$ — обозначает, что представители могут иметь верхнюю, нижнюю и полунижнюю завязь.

Кувшинка чисто белая (*Nymphaea candida*; рис. 201) распространена в Европе, Передней Азии. Крупная корневищная бесстебельная трава, листья плавающие, на очень длинных черешках, отходящих от корневища. Цветки слабо ароматные, крупные; чашелистиков обычно 4 (3—5), лепестков, тычинок и плодolistиков неопределенное и большое число, расположены они спирально. Завязь полунижняя. Плоды многогнездные, крупные, шаровидные, сплошь покрыты рубцами — следами лепестков и тычинок. В корневищах накапливаются крахмал и таниды. Может быть использовано на корм и для получения дубильных веществ. Кувшинка белая (*N. alba*) — близкий к предыдущему вид. Лотос египетский (*N. lotos*) распространен в Африке, особенно в бассейне Нила, великолепное декоративное растение. Кубышка, или кувшинка желтая (*Nuphar luteum*), — водяное растение с листьями на длинных черешках, отходящими от массивного корневища до 5—6 см толщиной. Цветки одиночные, желтые или оранжевые. Чашечка 5—6-листная, венчик 13—15-лепестный; завязь верхняя с 10—16 гнездами.

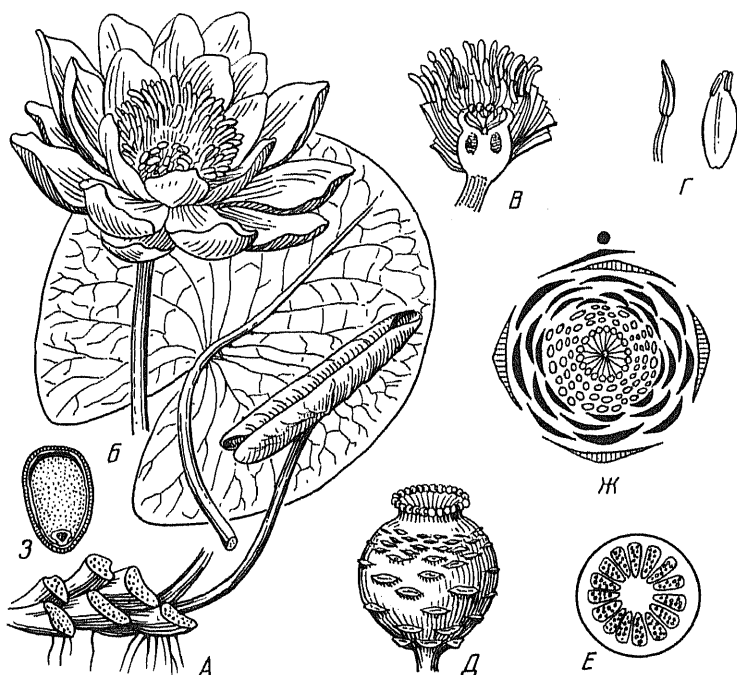


Рис. 201. Кувшинка белая:

А — корневище и лист, В — цветок, В — цветок с удаленным околоцветником (продольный разрез), Г — тычинки, Д — гинецей, Е — завязь (поперечный разрез), Ж — диаграмма цветка, З — семя (продольный разрез).

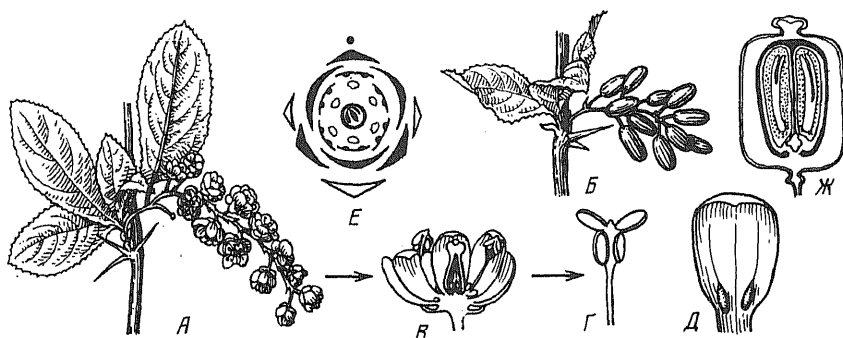


Рис. 202. Барбарис обыкновенный:

А—Б — репродуктивные побеги, В — цветок (продольный разрез), Г — тычинка, Д — лепесток с нектарием, Е — диаграмма цветка, Ж — плод (продольный разрез).

Семейство барбарисовые — *Berberidaceae*

Включает свыше 600 видов (14 родов), распространенных в обоих полушариях, преимущественно в странах с умеренным климатом. Листорасположение спиральное, нередко листья собраны в розетки. Листья простые или сложные. Цветки циклические с определенным числом членов. Околоцветник слабо дифференцирован, два внутренних круга состоят из нектариев, образовавшихся скорее всего из тычинок. Формула цветка $*P_{3+3}\bar{N}_{3+3}A_{3+3}G_{\underline{1}}*$. Плод — ягода, реже — коробочка или орешек. Все барбарисовые накапливают алкалоид берберидин. У барбарисовых встречаются признаки однодольных: трехмерный цветок, разбросанные проводящие пучки, иногда одна семядоля.

Род барбарис (*Berberis*) объединяет около 200 видов, распространенных преимущественно в Америке.

Барбарис обыкновенный (*B. vulgaris*; рис. 202) растет в странах Средиземноморья и Средней Европы в районах с умеренным климатом. Культивируют как декоративный кустарник. Используют для получения стойкого лимонно-желтого красителя кож и шерсти (корни и кора стебля) и в кондитерском деле (плоды). В районах возделывания зерновых, в особенности пшеницы, подлежит истреблению в законодательном порядке, поскольку является промежуточным хозяином гриба-паразита пукции (*Puccinia graminis*) — возбудителя стеблевой ржавчины злаков.

Семейство лютиковые — *Ranunculaceae*

Насчитывает около 2 тыс. видов (45 родов). Многие из них широко распространены в странах умеренного и холодного клима-

* В формуле буквой *N* обозначены нектарии.

та, некоторые растут и в тропических странах. Лютиковые нередко выступают в качестве основных компонентов растительного покрова, особенно на влажных лугах и в лесах. Основная жизненная форма — многолетние травы, перезимовывающие в виде корневищ и клубней, редко — небольшие кустарники или лианы. Виды с признаками одревеснения скелетных осей имеют вторичное происхождение, они возникли, вероятно, в результате эволюции растений от трав к кустарникам.

Листья обычно без прилистников, простые, рассеченные или глубоколопастные, очередные или супротивные. Цветки очень разнообразны — ациклические, гемициклические, циклические; актиноморфные и зигоморфные; околоцветник простой или двойной; гинецей апокарпный или ценокарпный. Разнообразие цветков связано с тем, что роды, объединяемые этим семейством, находятся на различных ступенях эволюции. Так, у одних родов цветки имеют признаки примитивной организации, присущие многоплодниковым: простой околоцветник, неопределенное число членов компонентов цветка, расположенных по спирали, отсутствие нектариев (роды: купальница — *Trollius*, печеночница — *Hepatica*, ветреница — *Anemone*, калужница — *Caltha*); у других в строении цветков имеются признаки более высокой специализации в связи с приспособлением к опылению насекомыми: шпорце (водосбор — *Aquilegia*, сокирки — *Consolida*), зигоморфный околоцветник (аконит — *Aconitum*, сокирки), наконец, у некоторых родов имеется специализация к опылению ветром, по-видимому, вторичная, — редуцированный околоцветник (василистник — *Thalictrum*). Следовательно, при определении родов первоочередное значение приобретают признаки организации цветка.

Плоды чаще всего сборные — сборная листовка, сборный орешек или простые ягодовидные. Лютиковые часто содержат ядовитые алкалоиды и не поедаются животными, поэтому на сенокосах и пастбищах они — нежелательный компонент. Это в основном декоративные и лекарственные растения.

Род живокость (*Delphinium*). Включает 200 видов. Природное распространение — умеренный пояс обоих полушарий. Во флоре СССР около 80 видов. Однолетние и многолетние растения с более или менее разрезанными листьями. Цветки зигоморфные, околоцветник 5-членный, чашелистики лепестковидные, верхний от основания вытянут в виде полого шпорца. Лепестки (1—3) превращаются в нектарии, один из них вытянут в шпорце, вставленное в шпорце чашечки. Тычинок много, число пестиков разное: у одних видов 1, у других — 3—5. Виды с одним пестиком выделены в особый род — сокирки (*Consolida*).

В СССР широко распространен вид сокирки полевые (*C. regalis*; рис. 203) — сорняк яровых и озимых культур.

Род аконит (*Aconitum*). В составе рода около 60 видов. Распространен в Северном полушарии, особенно часто в горах, на лугах, степных склонах, среди кустарников. В СССР около 50 ви-

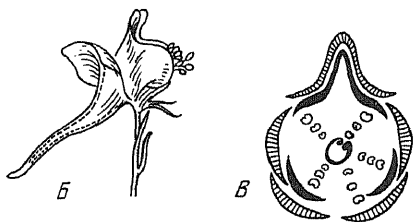


Рис. 203. Сокирки полевые:

А — репродуктивный побег, Б — цветок, В — диаграмма цветка, Г — плоды листовки.



дов. Многолетние травянистые растения со вздутыми корнями. Цветки зигоморфные в кистевидных соцветиях. Чашечка состоит из 5 яркоокрашенных лепестковидных чашелистиков, верхний из них разрастается в виде шлема, 2 нижних чаще всего неравные. Лепестков 5—8 (чаще 8), но развиваются только 2 верхних, видоизмененных в крупные нектарии, заключенные в шлемовидный чашелистик, остальные более или менее редуцированы. Тычинок неопределенное количество, пестиков 3—7. Плод — сборная листовка. Растения содержат алкалоид аконитин, сильно ядовиты. Иногда их возделывают как лекарственные или декоративные растения.

Во флоре СССР (европейская часть) часто встречаются аконит шерстистоустый (*A. lasiostomum*) и аконит флерова (*A. flerovii*), в садах часто возделывают аконит аптечный (*A. napellus*; рис. 204).

Род василистник (*Thalictrum*). Около 60 видов, распространенных в Европе, Азии, Африке и Северной Америке. В СССР 19 видов.

Один из наиболее обычных представителей рода — василистник водосборолистный (*Th. aquilegiaefolium*; рис. 205), многолетнее травянистое растение высотой до 1 м. Цветки многочисленные, собранные в щитковидные метелки, листочков околоцветника 4—5, тычинок много, они крупные, окрашенные. Плод — сборная семянка. Иногда этот вид выращивают как декоративное растение.

Род лютик (*Ranunculus*). Число видов около 600. Многие из них очень широко распространены и доминируют в расти-

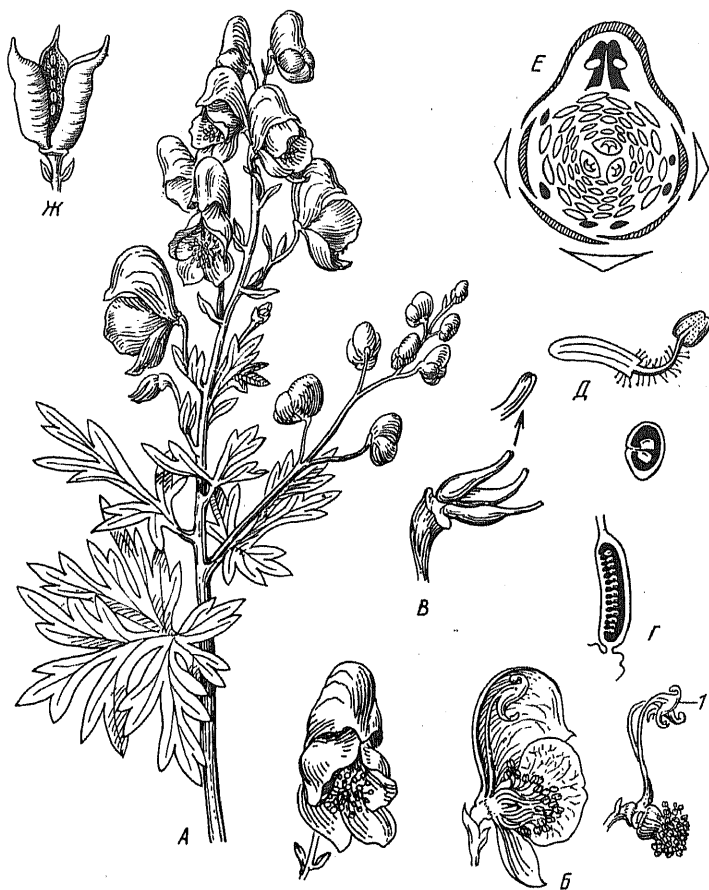


Рис. 204. Акони́т апте́чный:

А — репродуктивный побег, В — цветок (общий вид, продольный разрез, без чашечки), В — гинецей, Г — завязь (продольный и поперечный разрезы), Д — тычинка, Е — диаграмма цветка, Ж — плод — сборная листовка; I — нектарии.

тельном покрове влажных местообитаний — на сырых лугах, болотах и др. Виды лютика встречаются на всех континентах мира. В СССР около 180 видов.

Из числа наиболее распространенных можно отметить лютик едкий (*R. acris*; рис. 206), лютик золотистый (*R. auricomus*), лютик ползучий (*R. repens*), лютик ядовитый (*R. sceleratus*) и др. Все виды преимущественно многолетние, реже однолетние, почти всегда ядовиты. Формула цветка $*Ca_5Co_5A_{\infty}G_{\infty}$

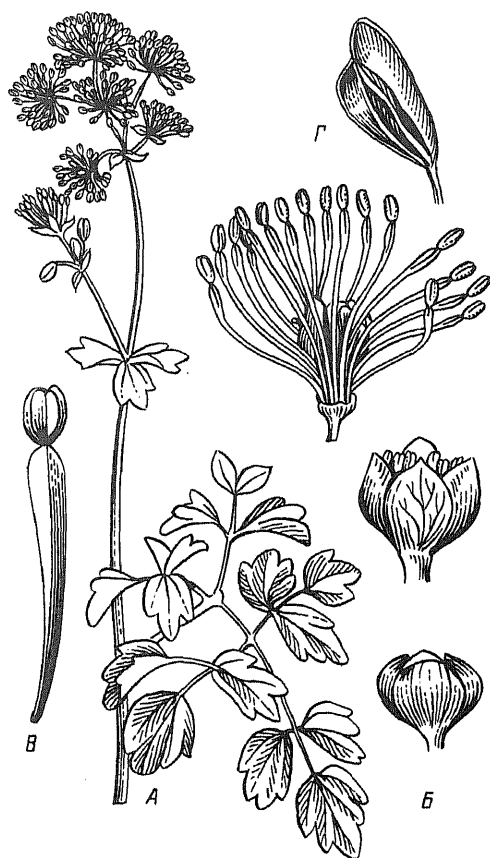


Рис. 205. Василистник водосборolistный:

А — репродуктивный побег, Б — последовательность раскрытия цветка, В — тычинка, Г — плодик.

ГРУППА ПОРЯДКОВ РОЗАННОРОДНЫЕ РАЗДЕЛЬНОЛЕПЕСТНЫЕ — МЕЛОРНУТА CHORIPETALAE

Родственные связи с предыдущей группой порядков можно легко и достоверно установить на основании общности в строении цветка, плодов и семян; общности жизненных форм; преобладания микроскопической структуры вегетативных органов и гистологических элементов. В то же время розаннородные раздельнолепестные по сравнению с многоплодниковыми имеют структурные признаки, указывающие на более высокую организацию, — защита гинеcea путем погружения его в цветоложе (полунижняя или нижняя завязь), далеко идущие приспособления к перекрестному опылению (самообесплодие) наряду с появлением апомиксиса. Это, несомненно, узловaя группа в эволюционной системе покрыто-



Рис. 206. Лютик едкий:

А — общий вид, Б — лепесток, В — цветок без околоцветника, Г — пестик (продольный разрез), Д — диаграмма цветка, Е — плодик (общий вид и продольный разрез); 1 — нектарная ямка, 2 — андроцей, 3 — гинецей.

семенных. В семействах нередко объединены роды, стоящие на разных путях эволюции, и наиболее показательны в этом отношении семейство розановые.

Семейство розановые — Rosaceae

Число видов около 3 тыс. (120 родов), широко распространенных в странах Северного полушария с субтропическим и умеренным климатом, некоторые виды растут в странах Южного полушария.

Розановые в целом представляют собой семейство хотя и естественное, но весьма разнообразное по структуре вегетативных и репродуктивных органов. Жизненные формы — от вечнозеленых деревьев до трав, преимущественно многолетних. Листья простые и сложные, с прилистниками и без, с перистым и пальчатым жилкованием. У одних видов выступают признаки более низкой

организации цветков и плодов, приближающие их к многоплодниковым, например большое число пестиков. Другим свойственны редукция числа членов отдельных частей цветка и наличие прогрессивных признаков, например нижней завязи. Специализация цветка шла главным образом в направлении выработки приспособлений для распространения плодов и семян. Характерная особенность семейства — строение гинецея и цветоложа. Цветки могут иметь коническое цветоложе и многочленный апокарпный гинецей или вогнутое цветоложе и ценокарпный гинецей. Между этими крайними формами имеются многочисленные переходы. Разросшееся цветоложе в виде блюдца, чаши или бокала называют *гипантием*. В образовании его, кроме цветоложа, принимают участие и другие части цветка — основания чашелистиков, лепестков, тычинок, а иногда и подчашие. Нередко при созревании плодов цветоложе приобретает яркую окраску, становится мясистым и сочным, что способствует распространению плодов и семян животными.

Розановые от лютиковых отличаются следующими признаками: хорошо выраженным гипантием, наличием прилистников у листьев, иногда подчашия, особенно у травянистых форм; цветки всегда актиноморфные, циклические, с двойным 5-членным (редко 4-членным) околоцветником и многочленным андроцеом, с расположенными кругами тычинками в числе, кратном 5. Среди травянистых форм розановых, как и лютиковых, почти нет кормовых растений, однако ядовитые виды встречаются крайне редко.

Семейство розановые на основании особенностей структуры цветков и плодов подразделяют на четыре подсемейства: спирейные, шиповниковые, яблоневые, сливовые.

Подсемейство спирейные — *Spiraeoideae*

Кустарники, многолетние травы. Листья очередные, реже супротивные. Цветоложе более или менее плоское, изредка вогнутое. Чашечка из 5 сросшихся основаниями чашелистиков, венчик из 5 свободных лепестков. Андроцей из большого числа свободных тычинок. Гинецей апокарпный многочленный, пестиков чаще всего 5. Завязь верхняя содержит не менее двух семязачатков. Формула цветка $*Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_5$. Плод — сборная листовка, реже коробочка, образующаяся при срастании пестиков.

Род спирея (*Spiraea*). Около 80 видов, распространенных в Европе, Азии, Северной Америке. Во флоре СССР 22 вида. Кустарники.

Широко распространены в природе и культуре как декоративные спирея зверобоелистная (*S. hypericifolia*) и спирея городчатая (*S. crenata*), реже — спирея иволистная (*S. Salicifolia*; рис. 207). В садах и парках часто выращивают спирею японскую (*S. japonica*) с красивыми соцветиями карминовых цветков.

Рис. 207. Спирея иволистная:

А — репродуктивный побег, Б — цветок (продольный разрез), В — диаграмма цветка; 1 — гипантий, 2 — чашечка, 3 — венчик, 4 — андроцей, 5 — гинецей.

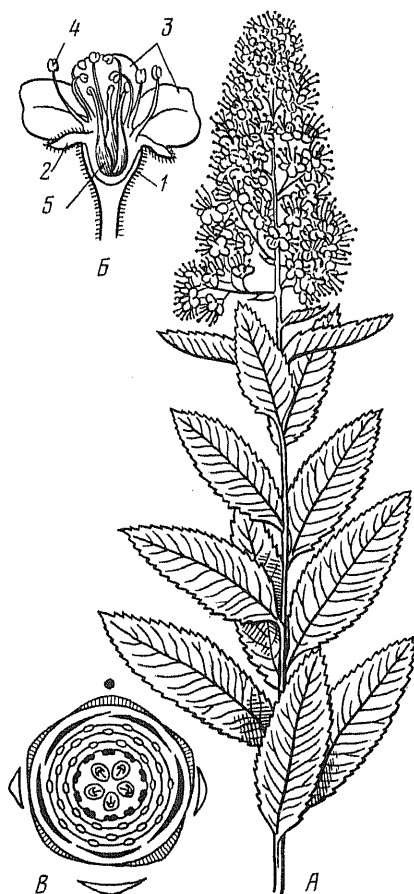
Подсемейство шиповниковые — Rosoidae

Общее число видов около 800, распространенных преимущественно в умеренных широтах Северного полушария. Основные жизненные формы: деревья вечнозеленые и летнезеленые, кустарники, лианы, многолетние травы.

Цветоложе от выпуклого до чашевидного, сухое или мясистое, сростающееся с основанием чашелистиков. Чашечка у некоторых родов с подчашием. Гинецей от апокарпного до ценокарпного. Формула цветка большинства представителей $*Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_{\infty}$. Плоды преимущественно сборные: сборная семянка, сборный орешек, сборная листовка, сборная костянка.

Род роза, или шиповник (*Rosa*), — один из наиболее полиморфных родов. Дикорастущие виды имеют немахровый 5-членный двойной околоцветник, редко полумахровый. Распространены в Северном полушарии. В лесостепи и степи обычно произрастают в подлеске светлых лесов, по опушкам, в поймах рек, по оврагам.

В горных районах (Средняя Азия) господствуют на обширных территориях. Число видов не установлено в связи с чрезвычайным множеством переходных форм. По одним данным, род насчитывает 120—150 видов, по другим — 300—350. Для флоры СССР приводят около 150 видов, из них 60 эндемичных, встречающихся только в пределах границ нашей страны. Среди них есть как листопадные, так и вечнозеленые формы. Гипантии некоторых видов содержат значительное количество витаминов С в комплексе с витаминами В₂, Р, К и провитамином А. Наиболее ценные в этом отношении белоцветковые виды (шиповник бергера — *R. begeriana*, шиповник илийский — *R. iliensis*) и красноцветковые



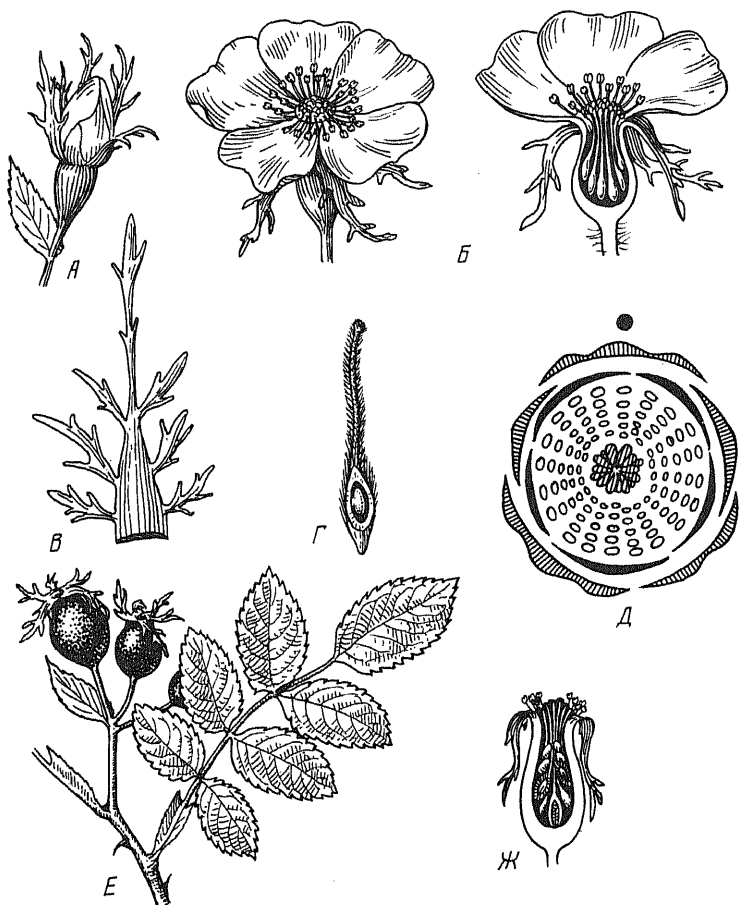


Рис. 208. Шиповник собачий:

А — бутон, Б — цветок (общий вид и продольный разрез), В — чашелистик, Г — пестик, Д — диаграмма цветка, Е — репродуктивный побег, Ж — плод — сборный орешек (продольный разрез).

(шиповник коричный — *R. cinnamomea*, шиповник морщинистый — *R. rugosa*). В гипантиях розовоцветковых видов (шиповник собачий — *R. canina*; рис. 208; шиповник войлочный — *R. tomentosa*) витамина С содержится значительно меньше, а в гипантиях желтоцветковых видов (шиповник колючий — *R. spinosissima*, шиповник вонючий — *R. foetida*) его совсем мало, но много таннинов и таннидов.

Шиповники успешно используют для устройства колючих изгородей. Розы — популярный и признанный объект декоративного цветоводства. Известно более 12 тыс. сортов.

Род малина, или ежевика (*Rubus*). Обширный и полиморфный род, включающий более 500 видов; в СССР около 45 видов. Пре-

имущественно кустарники, распространенные в умеренных и холодных странах Северного полушария. Исходные древовидные формы произрастают в субтропиках. В Южном полушарии представители рода достигают Новой Зеландии. Плод — сборная костянка.

Малина обыкновенная (*R. idaeus*) широко распространена в европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири и Средней Азии в нижнем ярусе широколиственных и хвойных лесов, на вырубках и пожарищах, среди кустарников в долинах горных рек. Возделывают многие сорта. Ежевика сизая (*R. caesius*) широко распространена в природе, иногда возделывают. Костяника (*R. saxatilis*) широко распространена в хвойных лесах европейской части СССР и Сибири. Морошка приземистая (*R. chamaemorus*) и костяника арктическая, или поляника, мамура (*R. arcticus*) — наиболее редуцированные по жизненной форме виды. Растут в субарктических районах.

Род земляника, клубника (*Fragaria*). Около 50 видов. Многолетние травянистые растения с розеткой длинночерешковых

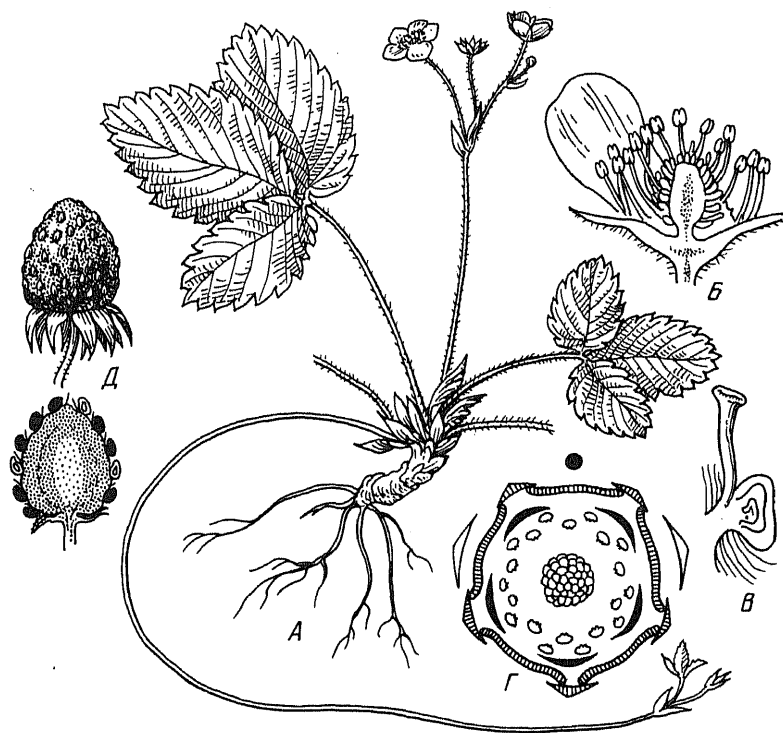


Рис. 209. Земляника лесная:

А — общий вид, Б — цветок (продольный разрез), В — пестик (продольный разрез), Г — диаграмма цветка, Д — плод — сборная семянка (общий вид и продольный разрез).

листьев. Чашечка с подчашием. Пестики расположены на выпуклом мясистом цветоложе. Плод — сборная семянка.

Земляника лесная (*F. vesca*; рис. 209) и клубника, или полуница (*F. viridis*), — двудомное растение, произрастают среди кустарников и на лугах в европейской части СССР, в Сибири, Средней Азии, в светлых лесах на Кавказе. Земляника ананасная (*F. ananassa*) известна только в культуре, получена, как полагают, в результате гибридизации земляники виргинской (*F. virginiana*) и земляники чилийской (*F. chiloensis*), объединяет крупноплодные возделываемые сорта.

Среди травянистых представителей подсемейства только один вид имеет важное кормовое значение — кровохлебка аптечная (*Sanquisorba officinalis*), которую используют в медицине и ветеринарии как лекарственное средство. Это растение влажных лугов. Цветки темно-красные, собранные в головчатые соцветия. Иногда возделывают.

Подсемейство яблоневые — *Pomoideae*

Деревья и кустарники. Цветки надпестичные, цветоложе вогнутое. Околоцветник двойной, 5-членный. Тычинок чаще 20. Гинецей ценокарпный, плодолистиков обычно 5, но часто они редуцированы до 2—3 и даже 1. Завязь нижняя сростается с бокальчатым гипантием. Формула цветка $*Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}\overline{G}_{(1-5)}$. Плод ягодовидный — яблоко. На верхушке плода сохраняются остатки чашечки. Представители этого подсемейства служат родоначальниками многих сортов важнейших плодовых культур северных нетропических стран — яблони, груши, айвы и др.

Род яблоня (*Malus*). В составе рода 30 видов, распространенных в Северном полушарии, преимущественно в странах с умеренным климатом. В СССР 10 видов деревьев и кустарников.

В природных растительных сообществах наиболее значительное участие принимают: яблоня лесная (*M. sylvestris*) — широколиственные леса европейской части СССР; яблоня восточная (*M. orientalis*) — лиственные горные леса Кавказа; яблоня сиверса (*M. siversii*) — горные и пойменные леса Средней Азии и Казахстана. Эти виды иногда формируют почти чистые яблоневые заросли. Богатейшие леса из яблони, имеющие промышленное значение, распространены в горах Средней Азии. Плоды диких видов вполне съедобны и пригодны для промышленного использования (сушка, изготовление вина, джема). Яблоня недзвецкого (*M. pedzweitzkyana*) весьма декоративна, отличается антоциановой окраской побегов и мякоти плодов, занесена в Красную книгу. Весь сложный комплекс возделываемых сортов объединяют под названием «яблоня домашняя» (*M. domestica*; рис. 210).

Род груша (*Pyrus*). В составе рода около 20 видов, распространенных преимущественно в зоне умеренного климата Северного полушария. На территории СССР известно 17 видов. От

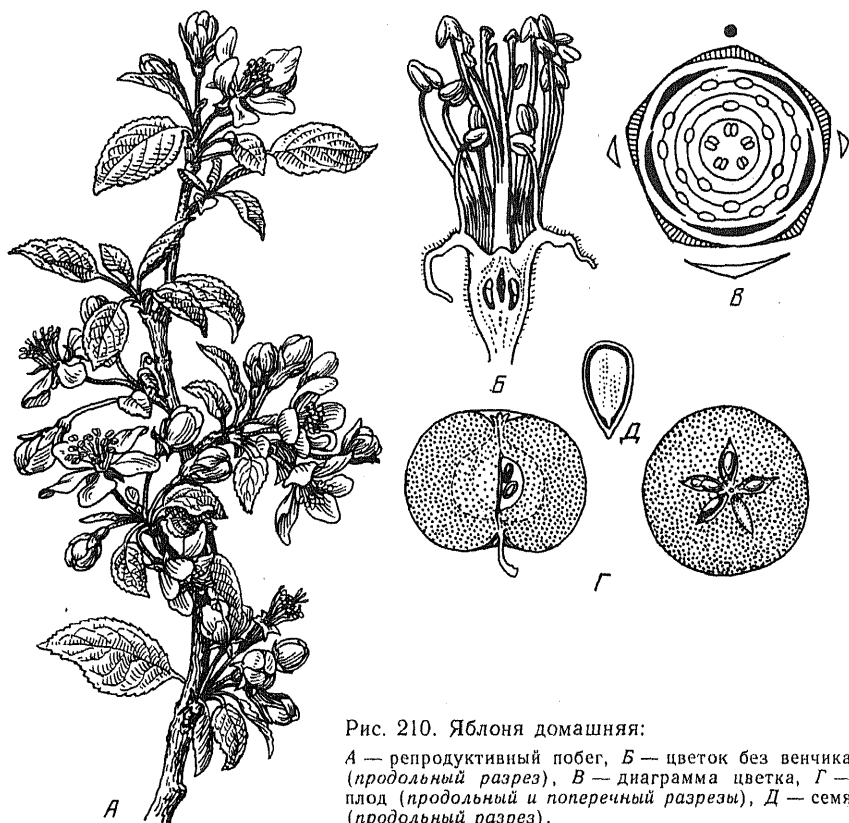


Рис. 210. Яблоня домашняя:

А — репродуктивный побег, Б — цветок без венчика (продольный разрез), В — диаграмма цветка, Г — плод (продольный и поперечный разрезы), Д — семя (продольный разрез).

яблони отличается колючками, образующимися из укороченных побегов; обычно удлинённой грушевидной формой плодов и присутствием в мякоти склереид (каменистых клеток).

Груша обыкновенная (*P. communis*) в естественных условиях обладает большой изменчивостью. Нередко формирует чистые насаждения (леса юго-запада европейской части СССР и особенно горных районов Кавказа, Средней Азии). Родоначальник возделываемых сортов. В формировании естественных сообществ значительное участие принимают груша уссурийская (*P. ussuriensis*) — Дальний Восток, Уссурийский край, и груша лохолистная (*P. elaeagnifolia*), распространённая в Крыму.

Род рябина (*Sorbus*). Около 80 видов, растущих в Северном полушарии. В СССР насчитывают 34 вида. Наиболее широко распространена рябина обыкновенная (*S. aucuparia*) с белыми цветками в крупных щитках. Плоды заготавливают и используют в кулинарии (варенье, пастила, компот). И. В. Мичурин вывел сорта со сладкими душистыми плодами.

Подсемейство сливовые — *Prunoideae*

Деревья, кустарники. Цветоложе вогнутое, но не сростающееся с завязью. Гинецей из одного плодолистика, семязачатков 2, но развивается лишь 1. Формула цветка $*Ca_{(5)}Co_5G_1$. Плод — сочная, реже сухая костянка.

Род вишня (*Cerasus*). Известно около 150 видов, в том числе во флоре СССР 10.

Широко возделывают вишню садовую (*C. vulgaris*; рис. 211) и черешню (*C. avium*). Вишня садовая в природных сообществах неизвестна. Черешня распространена в украинских Карпатах, на Кавказе, в Молдавии, где формирует естественные заросли. Деревья достигают высоты 30 м.

Род слива, терн (*Prunus*). Объединяет около 35 видов.

Слива (*P. domestica*) распространена в культуре как исходная форма многих районированных и местных сортов. В природных условиях неизвестна. Алыча (*P. divaricata*) — дерево высотой до 9—10 м или кустарник. Произрастает на Кавказе, в Средней Азии. Там же часто возделывают терн (*P. spinosa*) — очень

колючий кустарник, растет преимущественно на остепненных склонах, на опушках леса, в кустарниковых зарослях и по оврагам (европейская часть СССР — средняя и южная зоны, Кавказ, Западная Сибирь).

Род абрикос (*Armeniaca*). Объединяет 8 видов, распространенных в природе в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии, Китае.

Абрикос обыкновенный (*A. vulgaris*) возделывают в промышленных масштабах.

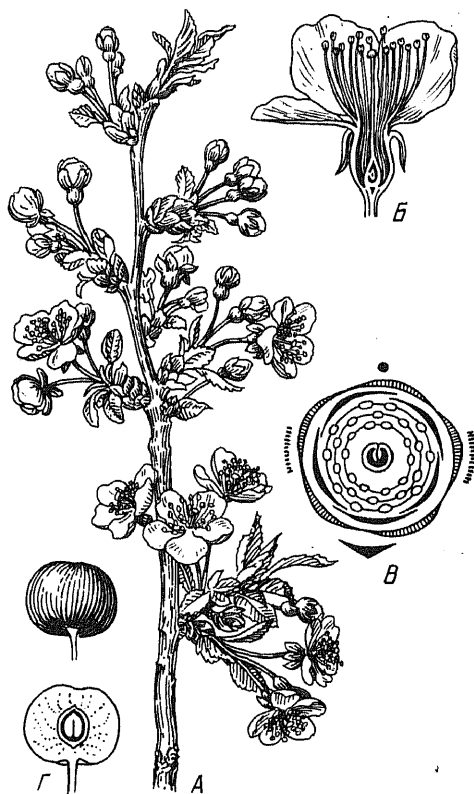


Рис. 211. Вишня садовая: А — репродуктивный побег, Б — цветок (продольный разрез), В — диаграмма цветка, Г — плод (внешний вид и продольный разрез).

Около 12 тыс. видов (490 родов, многие полиморфны). Представители имеют первостепенное значение в формировании растительного покрова в субтропических районах страны с сухим климатом, а также в более северных районах с умеренным и холодным климатом. Основные жизненные формы — деревья, кустарники, лианы, многолетние и однолетние травы. Большинство травянистых видов сосредоточено в странах с умеренным и даже холодным климатом, а большинство деревьев и кустарников — в тропических и субтропических странах. Важная для практики земледелия биологическая особенность бобовых — симбиоз с клубеньковыми бактериями, способными усваивать атмосферный азот. Листорасположение очередное, листья чаще сложные, с прилистниками. Соцветие — кисть, колос, головка. Цветок мотылькового типа (см. рис. 213). Чашечка сростнолистная, 5-зубчатая, правильная или зигоморфная (двугубая). Венчик зигоморфный из 5 лепестков: 3 из них вполне свободные (парус, или флаг, и 2 весла, или крыла) и 2 частично сросшихся верхушкой (лодочка). Для некоторых родов характерно срастание лепестков между собой — весел и лодочки, а подчас и паруса (род клевер). Андроцей состоит из 10 тычинок. У одних родов все 10 тычинок свободные, у других они срастаются тычиночными нитями (двубратственный андроцей), образуя трубку, внутри которой располагается пестик, но у большинства родов 9 тычинок срастаются тычиночными нитями в трубку, а одна тычинка остается свободной (двубратственный андроцей). Только цветки с двубратственным андроцеем нектароносны. Трубка, образованная тычинками, в одних случаях срезана прямо, в других — косо (рис. 212). Гинецей одночленный, апокарпный, завязь верхняя. Формула цветка у большинства видов $\uparrow Ca_{(5)}Co_3 + (2)A_{(9)} + 1G_{\perp}$. Плод — боб, бывает либо многосемянным, раскрывающимся двумя створками или распадающимся на односемянные членики, либо односемянным, нераскрывающимся. Семена большинства видов наряду с крупными семядолями имеют эндосперм. Процент белка на единицу сухой массы семян очень высокий: у гороха до 34 %, у нута до 31, у люпина до 61 %. По качеству пищевого белка на первом месте стоят фасоль и чечевица. Белки содержат важнейшие для человека и животных аминокислоты.

Многие виды бобовых имеют большое народнохозяйственное

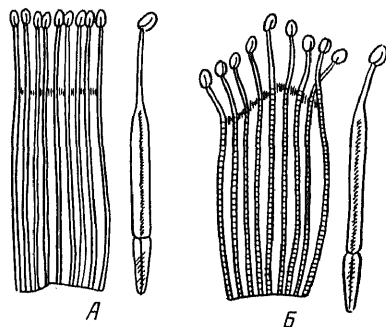


Рис. 212. Тычиночная трубка: А — прямосрезанная (род чина), Б — кососрезанная (род вика).

значение — это пищевые, кормовые, медоносные, декоративные, сидерационные растения. Пищевые и кормовые качества бобовых иногда снижаются значительным содержанием гликозидов или алкалоидов (люпин).

Род вика, или горошек (*Vicia*). Включает свыше 150 видов; во флоре СССР 84 вида. Многолетние и однолетние травы с цепляющимися побегами. Многие из них служат прекрасным кормом и введены в культуру с целью получения высококачественного сена или семян. Некоторые засоряют поля.

Вика посевная (*V. sativa*) — однолетнее растение, возделываемое как кормовая культура ради сена и семян. Вика мохнатая (*V. villosa*) — однолетник, реже двулетник. Высевают на корм вместе с озимой рожью, иногда растет как сорное растение, произрастает в естественных группировках в европейской части СССР, на Северном Кавказе и в Средней Азии. Как сорняки известны вика волосистая (*V. hirsuta*) — всюду в СССР, и вика узколистная (*V. angustifolia*) — европейская часть СССР, Кавказ.

Род горох (*Pisum*). Число видов точно не установлено. Для флоры СССР приводят 6 видов. Однолетние и многолетние травы с мягкими стеблями, цепляющимися с помощью усиков.

Горох посевной (*P. sativum*; рис. 213) — однолетнее растение,

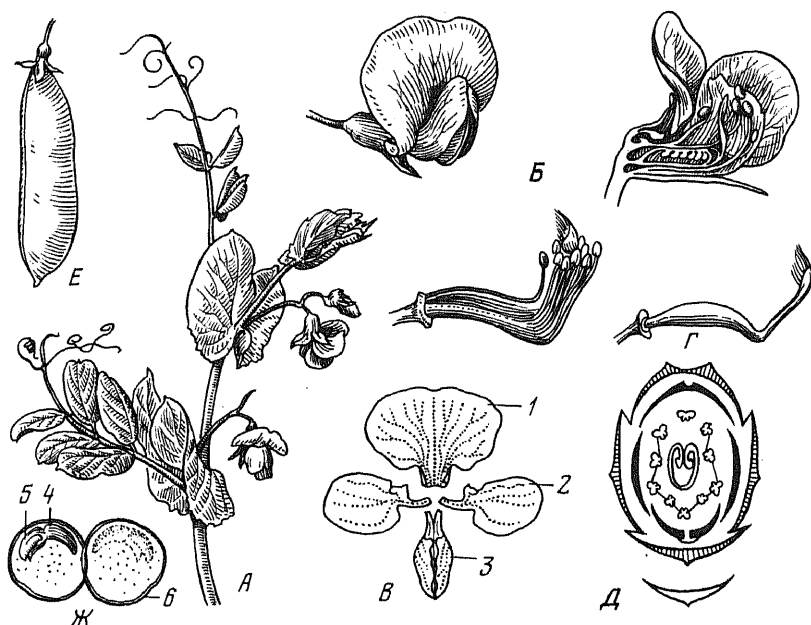


Рис. 213. Горох посевной:

А — репродуктивный побег, Б — цветок (общий вид, продольный разрез, без околоцветника), В — венчик, Г — гинецей, Д — диаграмма цветка, Е — плод — боб, Ж — семя (разворот); 1 — парус, 2 — весла, 3 — лодочка, 4 — корешок, 5 — почечка, 6 — семядоля.

широко распространенное в культуре. Близок к гороху полемому (*P. arvense*), который, возможно, служит исходной формой для возделываемых сортов.

Род клевер (*Trifolium*). Число видов 300, во флоре СССР 65. Распространены на всех континентах мира, но преимущественно в умеренных и субтропических странах Северного полушария. Многолетние и однолетние травянистые растения. Побеги прямостоячие, восходящие, изредка лежащие. Листья тройчатые, реже с 5—9 листочками. Цветки желтые, пурпурные, розовые. Лепестки при основании сросшиеся. Плод — 1—3-семянный боб (редко 4—6-семянный), нераскрывающийся, обычно погруженный в двугубую или колокольчатую чашечку.

Клевер луговой (*T. pratense*) — многолетнее растение высотой 30—50 см, цветет со второй половины мая до осени, цветки красные, собраны в головчатые соцветия, бобы односемянные. Широко используют в культуре. Клевер шведский (*T. hybridum*) — венчик бледно-розовый, широко возделывают преимущественно в лесных районах, часто дичает. Клевер ползучий (*T. repens*) — венчик белый, ценное пастбищное растение, устойчивое к вытаптыванию, распространен в СССР почти повсеместно. Клевер альпийский (*T. alpestre*) — венчик темно-красный, широко распространен, особенно в европейской части СССР на сухих лугах, среди кустарников, на север доходит до Калининградской и Ярославской областей.

Род люцерна (*Medicago*). Включает 100 видов. Природное распространение — тропики обоих полушарий, Средиземноморье, Европа, Кавказ, Средняя Азия. Во флоре СССР 36 видов, произрастающих преимущественно в Средней Азии. Многолетние и однолетние травы с тройчатыми листьями, изредка кустарники. Бобы односемянные (или малосемянные), почковидной или серповидной формы. Растения с длинными стержневыми корнями, длиной до 1,5 м, приспособленные к засухе и засолению почвы. Имеют агромелиоративное значение. Прекрасные кормовые растения, дающие питательное сено.

Люцерна серповидная, или люцерна желтая (*M. falcata*), — высотой до 100—120 см, венчик желтый; засухоустойчива, хорошо переносит жару и холод. Широко распространена в природе (Европа, Сибирь, Передняя и Средняя Азия) и в культуре. Люцерна посевная, или люцерна синяя (*M. sativa*; рис. 214), — цветки темно-фиолетовые, бобы спирально закрученные. Природное распространение — Малая Азия, Тибет, Индия; в СССР встречается только в культуре, особенно в засушливых степных районах, или как одичавшее.

Род фасоль (*Phaseolus*). Общее число видов около 200. Природное распространение — преимущественно тропическая Азия и Америка. Однолетние растения с прямостоячими простертыми, но еще чаще с вьющимися стеблями. Листья тройчатые. Лепестки околоцветника белые, желтые, оранжевые, пурпурные, фиолето-



Рис. 214. Люцерна посевная:

А — корневая система, Б — репродуктивный побег; В — цветок (общий вид и продольный разрез), Г — плод — боб.

вые. В СССР известно около 20 видов, только в культуре и декоративном садоводстве.

Фасоль обыкновенная (*Ph. vulgaris*) — овощная культура, на север доходит до Ленинграда. Фасоль огненно-красная (*Ph. coccineus*) — вьющееся однолетнее растение с ярко-красными цветками, широко возделывают как декоративное растение, но иногда идет в пищу (белосемянные сорта).

Род соя (*Glycine*). В составе рода до 40 видов. Природный ареал весьма обширен, но преимущественно охватывает тропики Африки, Азии и Австралию. На территории СССР только один дикорастущий вид — соя уссурийская (*G. ussuriensis*). Важный в хозяйственном отношении вид — соя щетинистая (*G. hispida*) — однолетнее растение высотой 30—50 (до 80) см, с тройчатыми листьями, цветки в пазушных кистях, бобы одно- или малосемянные. Широко возделывают в Азии, где посевы занимают более 10 млн. га. 1 т семян дает 113 кг масла и 725 кг обезжиренной муки. Содержание белка до 36 %. Ботву используют в сыром, сушеном и силосованном виде как корм для сельскохозяйственных животных. Из сои вырабатывают пищевые продукты: молоко, масло, кефир, сливки, творог, хлеб для диабетиков, печенье, кофе,

шоколад и др. (более 100 наименований), а также получают сырье для изготовления пластмасс, фанерного клея и др.

Род люпин (*Lupinus*). Около 400 видов, подавляющее большинство которых сосредоточено в Южной Америке (Анды). Это преимущественно мелкосемянные травянистые растения, полукустарники и даже кустарники. В западных районах Северной Америки преобладают однолетние виды. Второй природный центр видового разнообразия — Средиземноморье. Средиземноморские виды — в основном однолетние высокие крупносемянные растения с характерными тройчатыми и пальчатосложными листьями; цветки белые, желтые, синие, собраны в крупные кистевидные соцветия. Люпин способен давать рекордно большой урожай зеленой массы, но все части растения содержат много ядовитых веществ (алкалоиды люпинин и люпинидин). Возделывают как сидерационные или декоративные растения. С выведением безалкалоидных сортов люпин приобретает кормовое значение.

Семейство мальвовые — Malvaceae

Насчитывают 15 тыс. видов (82—90 родов). Деревья, кустарники, травы. Природное распространение — все континенты мира, но преимущественно тропики, особенно Южная Америка. Цветки одиночные, крупные, пазушные или на особых побегах. Околоцветник двойной, имеется подчашие, образующееся из прицветников. Андроцей из 10 тычинок, но наружный круг редуцирован до стаминодий, а тычинки внутреннего круга расщепляются, их нити срастаются в трубку. Пыльник имеет одну теку с двумя гнездами. Гинецей ценокарпный из 5 плодолистиков, реже их 2—3 или много. Завязь верхняя, 2-, 3-, 5-, многгнездная, с одним или многими семязачатками в гнезде. Плоды чаще с сухим околоплодником: коробочка, крылатка, реже — с сочным. Листорасположение очередное. Листья цельные или пальчаторассеченные с опадающими прилистниками, нередко имеют лизигенные вместилища слизи или отдельные слизистые клетки.

Род хлопчатник (*Gossypium*). Объединяет около 66 видов. Родина — тропические и субтропические страны обоих полушарий. Ценнейшая прядильная культура, которую возделывали за 3 тыс. лет до н. э. в Западной Индии. Для прядения используют хлопок — волоски, которые густо покрывают семена (до 7 тыс. на одном семени) и состоят почти из чистой целлюлозы. Они одноклеточные, белого или желтого цвета, длиной до 60 мм. Хлопчатник дает до 70—75 % прядильного сырья. Кроме того, семена его содержат до 20 % жирного масла, используемого в пищу и для технических целей. Жмых идет на корм скоту. В культуре 5 видов.

В СССР возделывают упланд, или средневолокнистый хлопчатник (*G. hirsutum*; рис. 215), родина — Мексика; гузу, или коротковолокнистый хлопчатник (*G. herbaceum*), родина — Иран

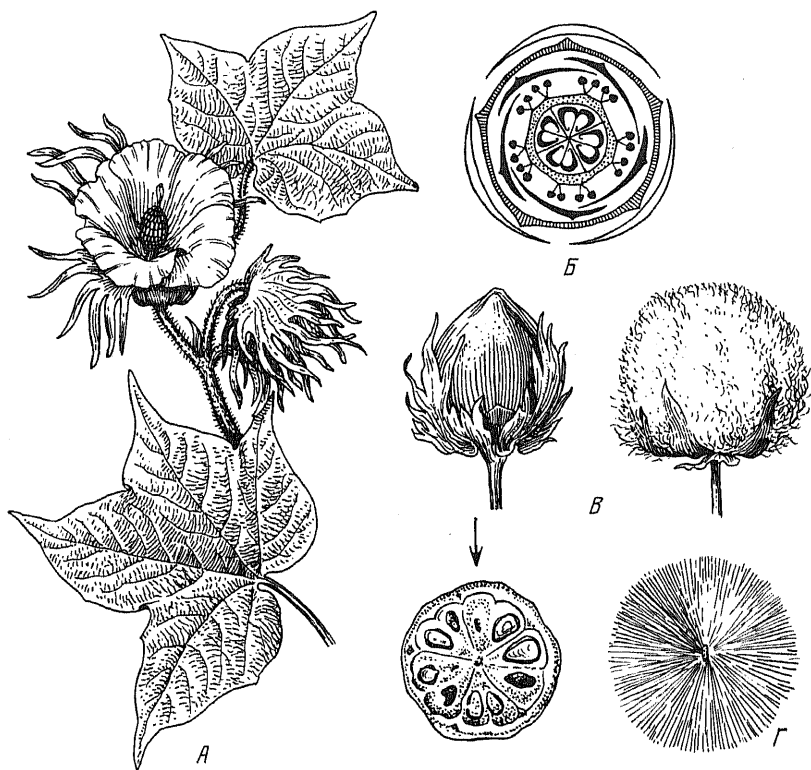


Рис. 215. Хлопчатник шершавый:

А — репродуктивный побег, Б — диаграмма цветка, В — плод коробочка (общий вид, поперечный разрез, раскрывшаяся), Г — семя.

и Средняя Азия, и египетский, или длинноволокнистый, хлопчатник (*G. peruvianum*), родина — Перу.

Из других родов важное хозяйственное значение имеют виды, из стеблей которых получают волокно: кенаф, или бомбейская пенька (*Hibiscus cannabinus*), бамя (*H. esculentus*), канатник авиценна (*Abutilon avicennae*).

Семейство зонтичные, или сельдерейные, — Umbelliferae, Apiaceae

Более 3 тыс. видов (300 родов). Во флоре СССР около 800 видов. Распространены по всему земному шару, но преимущественно в зоне умеренного и сухого климата Северного полушария, а также в горах тропических стран. На огромных территориях нередко — основной компонент растительного покрова, особенно в засушливых районах. Жизненные формы: преимущественно многолетние травы, редко кустарники или полукустарники. Стебель дудчатый,

может достигать 4 м в высоту и 6 см в диаметре. Листья чаще очередные, с влагалищами и рассеченными листовыми пластинками. Соцветия — сложный зонтик, редко простой зонтик или головка. Цветки актиноморфные или слегка зигоморфные в пределах одного соцветия, 5-членные. Чашечка редуцирована и предельна 5 зубцами или небольшой закраиной. Венчик из 5 раздельных лепестков со слабо выраженными ноготками. Андроцей из 5 тычинок, их нити прикреплены к нектарному диску, который образуется из внутреннего круга тычинок. Гинецей ценокарпный, из 2 плодоложков, завязь нижняя, 2-гнездная. Формула цветка $*Ca_{(5-0)}Co_5A_5\bar{G}(\bar{2})$.

Все роды этого крупного и широко распространенного семейства очень близки между собой, что выражается во внешнем сходстве, особенно в строении вегетативных органов. Первостепенное значение для классификации и определения имеет строение плода — *вислоплодника*, который при созревании распадается на два мерикарпия, подвешенных на двураздельном *карпофоре* (рис. 216). На поверхности мерикарпия имеется 5 продольных ребрышек. В околоплоднике им соответствуют 5 проводящих пучков. Это *первичные ребрышки*. Они не у всех видов хорошо различимы. Между ребрышками располагаются *бороздки*, под которыми имеются *масляные ходы*. Иногда на месте бороздок образуются *вторичные ребрышки*, легко отличимые от первичных отсутствием в околоплоднике проводящих пучков. Масляные ходы размещаются также на стороне мерикарпия, обращенной к плоскости расщепления плода. Поверхность эндосперма семени, обращенная к плоскости расщепления плода, может быть плоской или выпуклой, серповидной или вогнутой, что хорошо заметно на поперечном разрезе.

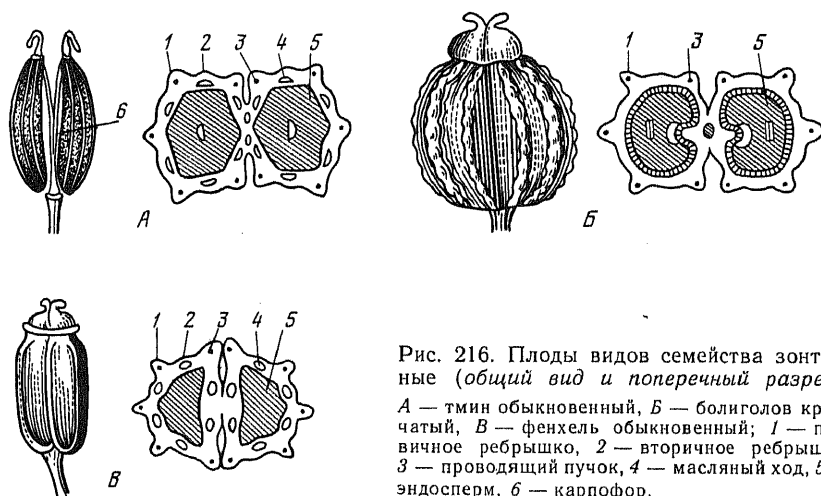


Рис. 216. Плоды видов семейства зонтичные (общий вид и поперечный разрез): А — тмин обыкновенный, Б — болиголов крапчатый; 1 — первичное ребрышко, 2 — вторичное ребрышко, 3 — проводящий пучок, 4 — масляный ход, 5 — эндосперм, 6 — карпофор.

Многие виды издавна возделывают в качестве овощных, кормовых и ароматических. Некоторые из них содержат сильнодействующие ядовитые алкалоиды и представляют постоянную угрозу животноводству.

Род морковь (*Daucus*). Число видов 60. Травянистые многолетники, двулетники и однолетники. Распространение — Европа, область Средиземноморья, Африка, Австралия, Новая Зеландия, Северная и Южная Америка.

Во флоре СССР один вид — морковь дикая (*D. carota*; рис. 217). Возделывают морковь по всему земному шару. В СССР она доходит до Заполярья. Пищевые сорта имеют удлиненный, реже укороченный корнеплод оранжевой или желтой окраски, у кормовой моркови он желтый или белый, достигает массы 2 кг. Кроме того, морковь — сырье для витаминной промышленности, в корнеплодах накапливаются каротин (провитамин А), витамины С, В₁, В₂.

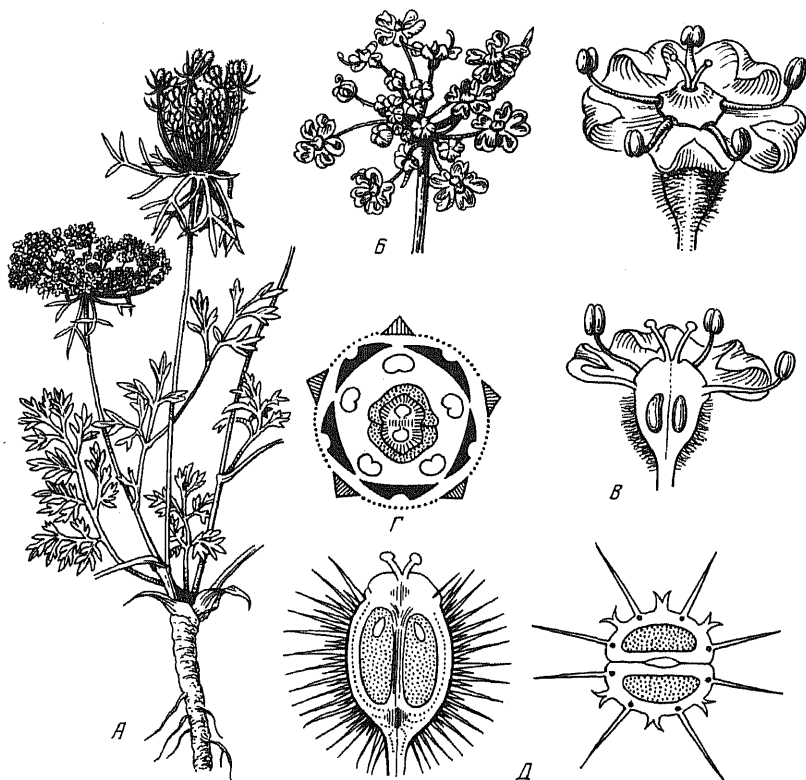


Рис. 217. Морковь дикая:

А — общий вид, Б — зонтичек, В — цветок (общий вид и продольный разрез), Г — диаграмма цветка, Д — плод (продольный и поперечный разрезы).

Род петрушка (*Petroselinum*). Около 6 видов. Во флоре СССР только один вид — петрушка кудрявая (*P. crispum*). Распространен на всех континентах мира; в СССР почти повсеместно, кроме арктических и субарктических районов. Возделывают ради листьев и корней.

Род борщевик (*Heracleum*). Около 70 видов. Во флоре СССР 36. Природное распространение — области умеренного климата и горы Европы, Азии, Африки, Северной Америки. Перспективные кормовые растения, дающие обильную зеленую массу. Успешно возделывают во многих районах СССР. Имеются указания на ядовитость некоторых видов.

Борщевик сибирский (*H. sibiricum*) — растение высотой более 100 см, с крупными перисторассеченными листьями. Борщевик обыкновенный (*H. sphondylium*) — растение высотой до 100 см, многолетник с тройчатыми листьями, ядовит.

Род вех (*Cicuta*). Включает 20 видов, распространенных преимущественно в Северной Америке.

В СССР один вид — вех ядовитый (*C. virosa*), стебель высотой 50—80 (150) см, наверху ветвистый. Листья на длинных черешках, дваждыперисторассеченные. Корневище разделено на отдельные камеры, содержит ядовитые алкалоиды (цикутотоксин, цикутин). Известны случаи массового отравления сельскохозяйственных животных.

ГРУППА ПОРЯДКОВ РОЗАННОРОДНЫЕ ОДНОПОКРОВНЫЕ — MELOPHYTA MONOCHLAMYDEAE

Признаки общей организации: мелкие невзрачные цветки, как следствие упрощения (редукции) околоцветника в связи с возвратом к опылению ветром (возможно, и остаточным); обычно актиноморфные, однополые или обоеполые; околоцветник простой, обычно чашечковидный; соцветия симподиальные, часто собраны в сережки.

Семейство буковые — *Fagaceae*

В семействе 900 видов (8—9 родов). Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники. Распространены преимущественно в умеренных и субтропических странах мира. Листья с опадающими прилистниками, простые, цельные или перистолопастные, листорасположение очередное. Цветки мелкие, невзрачные, раздельнополые или обоеполые, актиноморфные, в дихазиях, собранных в сережковидные, колосовидные или головковидные соцветия. Иногда дихазии редуцированы до одного цветка. Пестичный цветок заключен в *плюску*. Околоцветник 6-членный, свободный, пестик с 3—6-гнездой нижней завязью и соответственно таким же числом столбиков. Околоцветник тычиночного цветка, сросшийся при основании, разнообразной окраски — желтый, красно-бурый, зеленый. Число членов около-

цветника или $3+3$, или 5, или 7, тычинок столько же, сколько долей околоцветника (иногда больше).

Род дуб (*Quercus*). Около 300 видов. Во флоре СССР 19 видов. Природное распространение — страны с умеренным климатом Северного полушария, изредка субтропики. Крупноствольные деревья высотой до 40 м, обычно с раскидистой кроной. Дают ценную поделочную и строительную древесину. Компонент широколиственных лесов (дубрав). Формулы цветков: ♀ * $P_6 A_0 G_{(3)}$; ♂ * $P_{(6-8)} A_6 - 10 G_0$. Плод — желудь.

Дуб черешчатый, или дуб обыкновенный (*Q. robur*; рис. 218), распространен в Европе. Важнейшая лесообразующая порода широколиственных лесов европейской части СССР, на юго-западном участке ареала представлена двумя формами: летней и зимней. Дуб скальный (*Q. petraea*) распространен преимущественно на Кавказе, а также в предгорьях украинских Карпат. Дуб пушистый (*Q. pubescens*) растет в Крыму. Широкой известностью пользуется дуб пробковый (*Q. suber*), распространенный в Западном Средиземноморье, его выращивают за пределами природного ареала с целью получения пробки.



Рис. 218. Дуб черешчатый:

А — репродуктивный побег с соцветиями пестичных и тычиночных цветков, Б — тычиночные цветки, В — пестичный цветок (общий вид и продольный разрез), Г — диаграмма дихазия с единственным пестичным цветком, Д — плоды желуды; 1 — утраченный боковой цветок дихазия, 2—3 — утраченные прицветные листья, 4 — плюска.

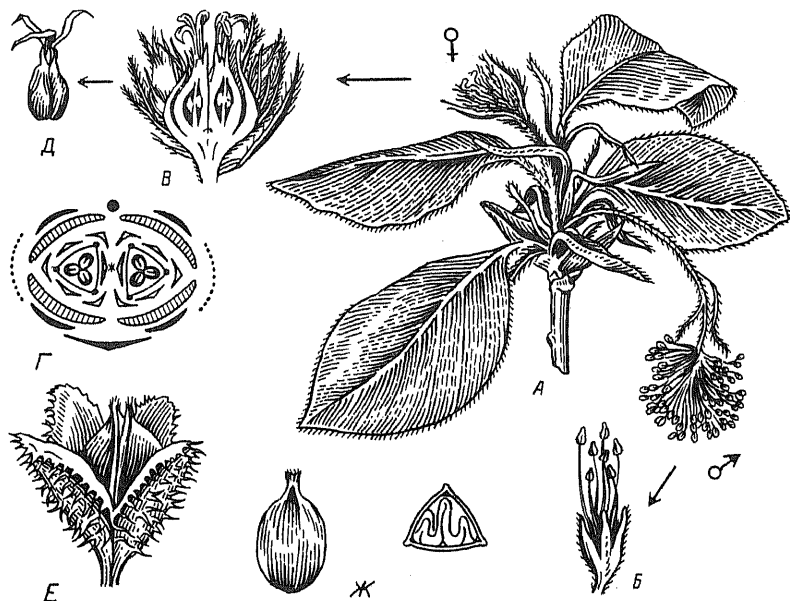


Рис. 219. Бук европейский:

А — репродуктивный побег с соцветиями пестичных и тычиночных цветков, Б — тычиночный цветок, В — дикий пестичных цветков (продольный разрез), Г — диаграмма диализа пестичных цветков, Д — пестичный цветок, Е — плоды в плюске, Ж — плод (общий вид и поперечный разрез).

Род бук (*Fagus*). Всего 10 видов, во флоре СССР — 3 вида. Распространен в Северном полушарии, в зоне умеренного климата. В условиях достаточного увлажнения и плодородных почв формирует высокопроизводительные лесные массивы. Кроме ценной древесины, используют ореховидные плоды на корм животным. Формулы цветков: ♀ * $P_6 A_0 G_{(3)}$; ♂ * $P_{(6)} A_{8-12} G_0$.

В СССР в районах украинского Прикарпатья и Карпат растет бук европейский (*F. sylvatica*; рис. 219), на Кавказе, в Крыму — бук восточный (*F. orientalis*).

Семейство березовые — *Betulaceae*

В составе семейства 130 видов (6 родов). Природное распространение — в основном нетропические области Северного полушария. Во флоре СССР 64 вида. Основные жизненные формы: листопадные деревья, кустарники. Соцветие — тирс сережковидный, раздельнополый (растения однодомные). Цветки мелкие, правильные или неправильные, часто без околоцветника. Плод — семянка или крылатка.

Род береза (*Betula*). Общее число видов 60, во флоре СССР — 40. Деревья и кустарники, распространенные в условиях холодного

умеренного, иногда и засушливого климата. Формулы цветков: ♀* $P_0A_0G_{(2)}$; ♂* $P_2A_2G_0$. Тычиночные и пестичные цветки по 3 в дихазиях, собранных затем в сережковидные соцветия. Плод — крылатка.

Береза бородавчатая (*B. verrucosa*; рис. 220) — Европа и Азия (лесная зона). Береза пушистая (*B. pubescens*) — распространение, как и у предыдущего вида. Береза каменная (*B. ermani*) — Дальний Восток, имеет желтую пробку. Береза даурская (*B. dahurica*) — Забайкалье, с темно-коричневой пробкой.

Род лещина (*Corylus*). Включает 8 видов. Во флоре СССР 7 видов. Листопадные деревья и кустарники, однодомные, листья очередные, неравнобокие, с опадающими прилистниками. Формулы цветков: ♀* $P_4A_0G_{(2)}$; ♂* $P_0A_4G_0$. Тычиночные цветки в одно-

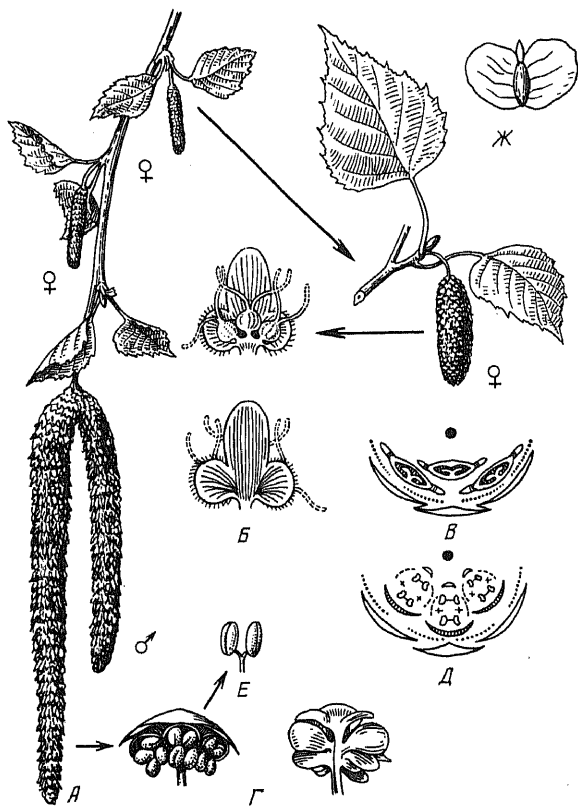


Рис. 220. Береза бородавчатая:

А — репродуктивные побеги с соцветиями пестичных и тычиночных цветков, Б — дихазий пестичных цветков (со стороны кроющего листа и оси сережки), В — диаграмма дихазия пестичных цветков, Г — дихазий тычиночных цветков (со стороны кроющего листа оси сережки), Д — диаграмма тычиночных цветков, Е — тычинки, Ж — плод.

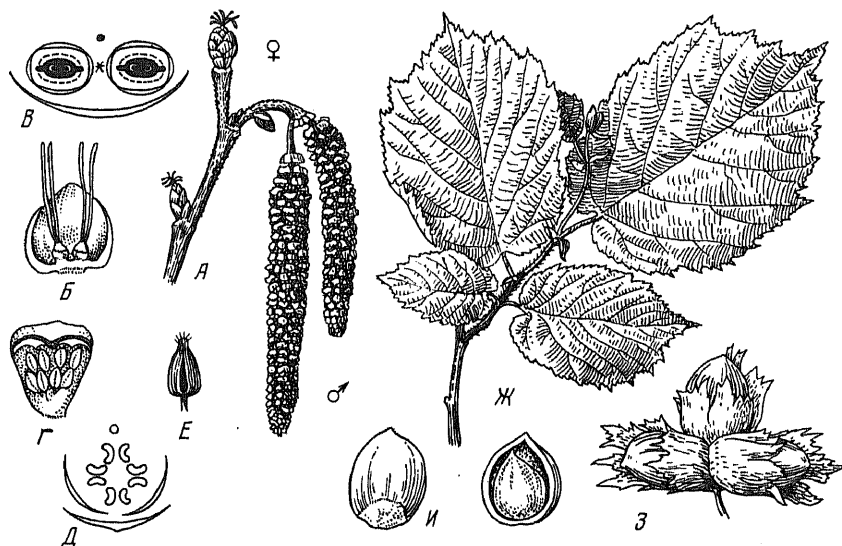


Рис. 221. Лещина обыкновенная:

А — репродуктивный побег с соцветиями тычиночных и пестичных цветков, Б — дихазий пестичных цветков, В — диаграмма дихазия пестичных цветков, Г — одноцветковый дихазий с тычиночным цветком, Д — диаграмма одноцветкового дихазия с тычиночным цветком, Е — тычинка, Ж — вегетативный побег, З — плоды с плюсками, И — плод орех (общий вид и продольный разрез).

цветковых дихазиях, собранных в длинные мягкие сережковидные соцветия. Пестичные цветки в двухцветковых дихазиях, погруженных в почку, которая образуется в пазухе листа. Прицветные листья срастаются и образуют вокруг плода плюску.

Лещина обыкновенная (*C. avellana*; рис. 221) — крупный кустарник высотой до 5 м, широко распространен в европейской части СССР, ценное орехоносное растение. Лещина древовидная, или медвежий орех (*C. colurna*), — дерево высотой до 20—25 м, распространенное в Европе, на Кавказе; севернее, например на Украине, выращивают как декоративное растение.

ГРУППА ПОРЯДКОВ РОЗАННОРОДНЫЕ СПАЙНОЛЕПЕСТНЫЕ — МЕЛОРНУТА SYMPETALAE

Вечнозеленые и листопадные деревья и кустарники, многолетние и однолетние травы. Распространены на всех континентах мира. Цветки циклические, 4-круговые, обычно зигоморфные, реже актиноморфные, обоеполые, изредка раздельнополые, с двойным околоцветником и яркими лепестками, в типичных случаях сросшимися в трубку. Опыление энтомофильное, в тропиках также орнитофильное, редко анемофильное. Андроецй

в типичном случае из 5 тычинок, но часто в результате редукции тычинок бывает 4 или 2. Гинецей ценокарпный, чаще из 2 плодолистиков, реже из 3—5. Нектарии прикреплены к основанию завязи и связаны происхождением с гинецеем или андроцеем. Плоды преимущественно коробочковидные, ореховидные, реже ягодовидные.

Семейство вьюнковые — Convolvulaceae

Около 1500 видов (50 родов). Распространены в тропиках и субтропиках всего мира, частично в областях с умеренным климатом обоих полушарий. Преимущественно травы, редко кустарники или деревья. Листорасположение очередное, листья цельные, лопастные или перисторассеченные, без прилистников. В листьях и стеблях секреторные клетки с млечным соком. Цветки 5-членные, редко 4-членные, обычно обоеполые, с прицветниками. Гинецей из 2 (3—5) плодолистиков, завязь верхняя. Плоды коробочковидные, ореховидные.

Род вьюнок (*Convolvulus*). Около 200 видов, распространенных в тропических и субтропических странах, реже в области умеренного климата (всего 3 вида). Центр видового разнообразия — Средиземноморье. Кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы. В СССР 30 видов (травы, иногда колючие кустарники). Стебли выющиеся или прямостоячие. Листорасположение очередное. Цветки в пазухах по 1—3, в ди-

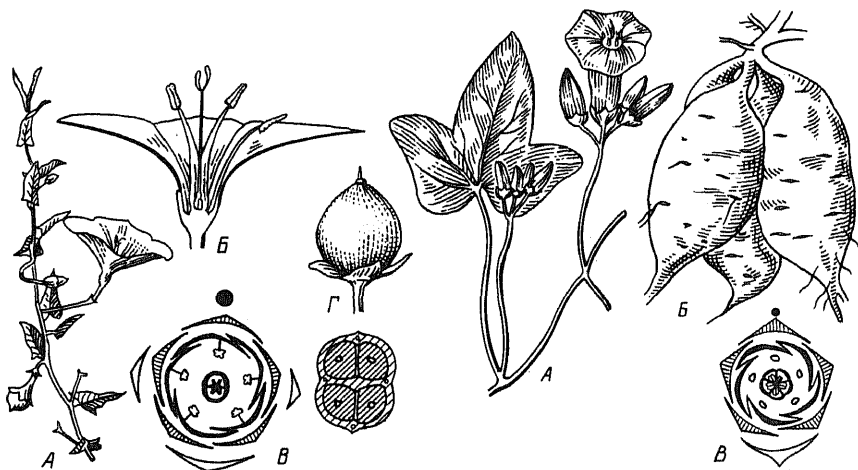


Рис. 222. Вьюнок полевой:

А — репродуктивный побег, Б — цветок (продольный разрез), В — диаграмма цветка, Г — плод (общий вид и поперечный разрез).

Рис. 223. Ипомея батат:

А — репродуктивный побег, Б — клубни, В — диаграмма цветка.

haziальных или головчатых соцветиях. Формула цветка $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$. Плоды коробочковидные.

В умеренной зоне широко распространен вьюнок полевой (*C. arvense*; рис. 222) — корнеотпрысковый многолетник с вьющимся стеблем, достигающим 100—120 см. Цветки белые или бело-розовые, пахучие. Злостный, трудно истребляемый сорняк полей, иногда вызывает полегание хлебов, хорошо поедается крупным рогатым скотом, несмотря на обильное содержание млечного сока. Ареал охватывает территорию всех континентов мира, исключая приполярные пространства и высокогорья.

Род ипомея (*Ipomea*) включает 300 видов. Однолетние и многолетние травы, распространенные преимущественно в тропиках. В СССР в природных условиях 2 вида и в культуре 2 вида.

Ипомею батат (*I. batatas*; рис. 223) возделывают ради крахмалистых клубней («сладкий картофель»), которые образуются на боковых корнях и достигают массы 1—3 кг; родина ее — Центральная Америка, разводят в Средней Азии и на Кавказе. Ипомея пурпурная (*I. purpurea*) — однолетнее растение, вьющееся, с яркими красными, синими или фиолетовыми цветками, возделывают в декоративных целях.

Семейство повиликовые — *Cuscutaceae*

Монотипное * семейство, очень близкое к предыдущему и нередко объединяемое с ним в ранге подсемейства или отдельного рода. Главнейшее отличие — редукция вегетативных органов в связи с паразитизмом. Около 170 видов. Распространены в тропических и субтропических странах всех континентов и частично в областях умеренного климата. Во флоре СССР 36 видов, многие из них — злостные паразиты возделываемых и дикорастущих растений, в том числе и деревьев. Вместо листьев — чешуйки, корень без чехлика, рано отмирает, в стеблях нет камбия, зародыш без семядолей. Репродуктивные органы не подвергались редукции. Цветки мелкие, розовые, белые, желтые. Структура цветка показана на диаграмме (рис. 224). Соцветия дихазисальные головчатые или короткие колосовидные.

Род повилика (*Cuscuta*). Повилика клеверная (*C. trifolii*) — однолетнее растение, паразитирует преимущественно на клевере (европейская часть СССР, Кавказ). Повилика тимьяновая (*C. epithymum*) — однолетнее растение со светло-розовыми цветками, на стеблях имеет присоски, паразитирует на клевере, люцерне; распространена в Европе, на Кавказе, в Сибири, Средней Азии, Средиземноморье, завезена в Америку. Повилика европейская

* Содержит один род.

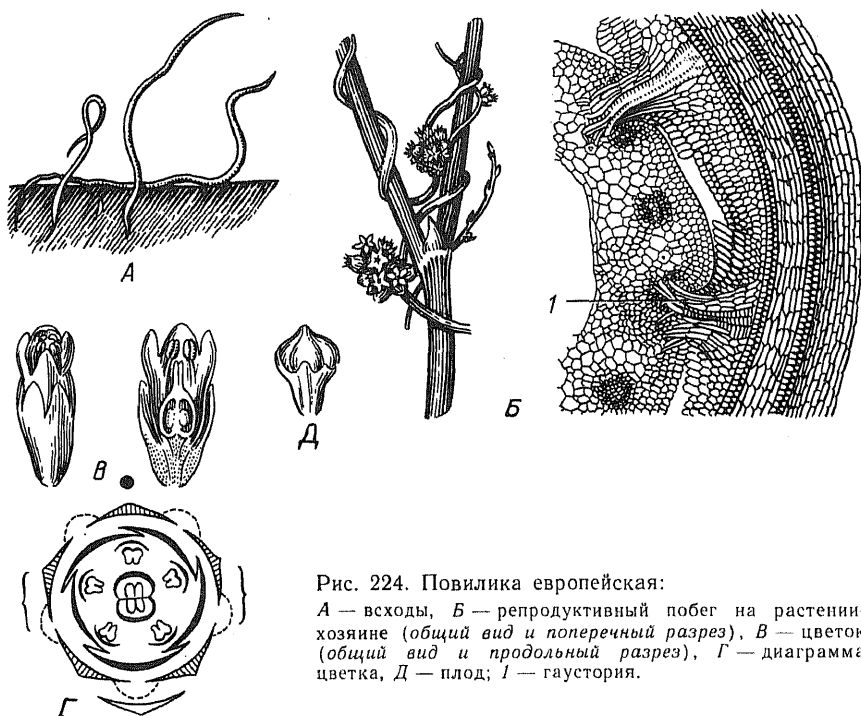


Рис. 224. Повилика европейская:

А — всходы, Б — репродуктивный побег на растении-хозяине (общий вид и поперечный разрез), В — цветок (общий вид и продольный разрез), Г — диаграмма цветка, Д — плод; 1 — гаустория.

(*S. europaea*; см. рис. 224) — однолетнее распространенное растение, паразитирует на конопле, табаке, хмеле, смородине, бобовых и многих дикорастущих. Повилика льняная (*S. epilinum*) паразитирует на льне, редко на сорных травах, распространена по всему миру в льноводческих районах.

Семейство пасленовые — *Solanaceae*

Около 2,2 тыс. видов (85 родов). В средних широтах они представлены в основном травянистыми растениями. Изредка бывают полукустарники и даже кустарники. В тропических странах, особенно в Южной Америке, преобладают лазающие кустарники и деревья. Листья очередные, без прилистников, простые, с цельной или рассеченной пластинкой. В стебле имеются биколлатеральные проводящие пучки. Цветки в завитках или одиночные, с виду актиноморфные, но нередко из-за косого положения завязи слегка зигоморфные. Чашечка 5-зубчатая, сохраняющаяся при плодах. Венчик спайнолепестный, колесовидный, блюдцевидный, трубчатый или ширококолокольчатый. К трубке венчика, чередуясь с его зубцами, изнутри прирастают 5 тычинок с 2-гнездными, реже 4-гнездными пыльниками. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, обычно 2-гнездная, однако в

результате образования ложных перегородок или срастания цветков она бывает 4—6-гнездной. Плод — ягода или коробочка, редко костянка. Многие виды имеют большое хозяйственное значение как овощные культуры (картофель, баклажан, томат, перец), другие содержат ядовитые алкалоиды, их используют как лекарственные. Некоторые однолетники — декоративные растения.

Род паслен (*Solanum*). Около 1,5 тыс. видов. Центр видового разнообразия — Южная Америка. Во флоре СССР всего 10 видов.

Важнейшее экономическое значение имеет картофель (*S. tuberosum*; рис. 225) — один из самых распространенных в культуре видов семейства. Возделывают как однолетнее. Околоцветник актиноморфный, лепестки белые, светло-фиолетовые, желто-розовые, тычинки сложены конусом вокруг столбика. Формула цветка $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5\bar{G}_{(2)}$. Плод — 2-гнездная ягода. Корни тонкие. Стебель имеет подземные побеги — столоны, которые легко отличить от корней, поскольку они несут почки и мелкие чешуевидные низовые листья. На столонах образуются клубни, содержащие 12—25 % крахмала и до 78 % воды. Известно более 1 тыс. сор-

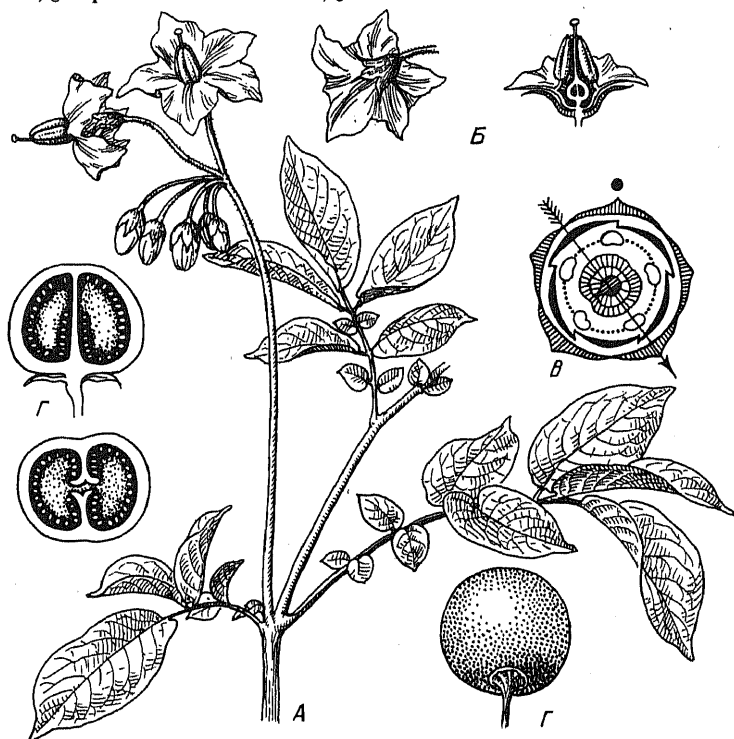


Рис. 225. Картофель:

А — репродуктивный побег, Б — цветок (общий вид со стороны чашечки и продольный разрез), В — диаграмма цветка, Г — плод ягода (общий вид, продольный и поперечный разрезы).

тов — пищевых, кормовых, технических. Возделываемый в СССР картофель относят к виду, который происходит, вероятно, из Чилийских Анд, с острова Чилоэ, но возможно — из Перу. Распространенная овощная культура — синий баклажан (*S. melongena*) — съедобные плоды крупные, темно-фиолетовые; родина Индия. Из дикорастущих можно отметить паслен сладко-горький (*S. dulcamara*) — полукустарник с ярко-красными ягодами, паслен черный (*S. nigrum*) — однолетник с черными ягодами, широко распространенный сорняк.

Род табак (*Nicotiana*). Объединяет 100 видов. Природное распространение — преимущественно Южная Америка, Австралия. Кустарники и травы. Цветки с воронковидным или колокольчатым венчиком, часто ароматичные.

Ряд видов возделывают как технические в однолетней культуре: табак курительный (*N. tabacum*) — в диком виде растет в Перу и Эквадоре, выведено много сортов; махорка (*N. rustica*) (рис. 226). Как декоративные выращивают табак лесной (*N. sylvestris*), табак длиннолистный (*N. longifolia*) и др.

Род перец (*Capsicum*). Число видов от 25 до 50. Полукустарники и травы. Природное распространение — Центральная Америка. Возделывают в странах с умеренным климатом, в том числе в южных районах СССР. Огромное число сортов, как острых, так и салатных, создано на основе перца однолетнего (*C. annuum*), на родине полукустарника.

Из других родов важное значение имеют следующие виды: томат (*Lycopersicon esculentum*) — однолетняя культура, известно около 600 сортов; белладонна (*Atropa belladonna*) — много-



Рис. 226. Махорка:

А — репродуктивный побег, Б — развернутый цветок, В — диаграмма цветка, Г — плод — коробочка (общий вид и поперечный разрез).

летнее растение, содержащее алкалоиды атропин и гиосциамин, возделываемое как лекарственное, занесено в Красную книгу.

*Семейство губоцветные, или яснотковые, —
Labiatae, Lamiales*

Семейство объединяет около 4 тыс. видов (свыше 200 родов). Многолетние и однолетние травы, полукустарники, изредка кустарники. Произрастают на всех континентах, кроме Антарктиды, но наибольшее видовое разнообразие — в засушливых районах Средиземноморья, в Средней Азии.

Стебель четырехгранный. Листорасположение супротивное. Листья простые, без прилистников. Стебель и листья покрыты железистыми волосками или чешуйками, выделяющими эфирное масло. Соцветия — различные виды тирса. Цветки зигоморфные, часто двугубые, изредка почти актиноморфные. Чашечка сросшаяся, колокольчатая, трубчатая или двугубая, обычно 5-членная. Венчик всегда 5-членный, в результате срастания лепестков нижняя часть венчика представлена трубкой, верхняя — отгибом. В типичных случаях отгиб двугубый, верхняя губа состоит из 2 лепестков, а нижняя — из 3. Реже он как бы 4-членный или одногубый. Трубка внутри голая и гладкая или несет кольцо волосков немного ниже места прикрепления тычинок. Наличие или отсутствие этого приспособления — важный систематический признак. Андроцей представлен 4 обычно двусильными тычинками, прикрепленными к трубке венчика, имеются роды только с 2 тычинками. Гинецей всегда из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, однако 4-гнездная (2 перегородки ложные), с 1 семязачатком в каждом гнезде. Столбик довольно длинный, заканчивается 2-лопастным рыльцем. Структура цветка изображена на рисунках 227, 228. Формула цветка яснотки белой (*Lamium album*) $\uparrow Ca_{(5)} Co_{(2+3)} A_{2+2} G_{(2)}$. Плод распадается на 4 орешковидных мерикарпия (эрема).

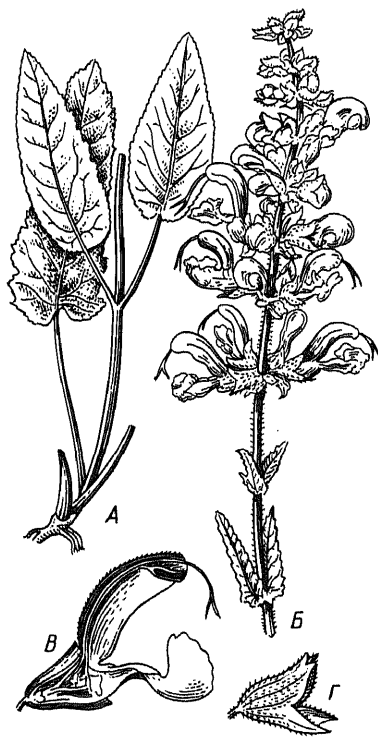


Рис. 227. Шалфей луговой:

А — нижняя часть растения, Б — репродуктивный побег, В — цветок (продольный разрез), Г — чашечка.

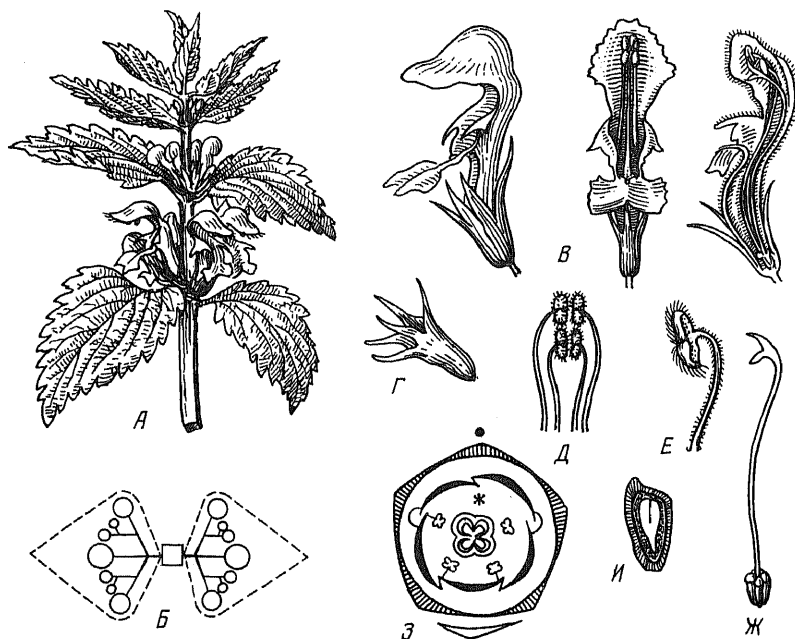


Рис. 228. Яснотка белая:

А — репродуктивный побег, Б — схема боковых соцветий, В — цветок (общий вид и продольный разрез), Г — чашечка, Д — андроцей, Е — тычинка, Ж — гинецей, З — диаграмма цветка, И — эрем (продольный разрез).

Благодаря большому содержанию пахучего эфирного масла яснотковые широко применяют в парфюмерии (виды родов: розмарин — *Rosmarinum* и лаванда — *Lavandula*), в пищевой промышленности (мускатный шалфей — *Salvia sclarea*) и в медицине (мята перечная — *Mentha piperita*; виды родов: шалфей — *Salvia*; см. рис. 227, базилик — *Ocimum*, пустырник — *Leonurus*, чабрец — *Thymus*). Некоторые растения декоративны, их используют в цветоводстве (шалфей блестящий — *Salvia splendens*, иссоп лекарственный — *Hyssopus officinalis*). Сорняки — яснотка белая (*Lamium album*; см. рис. 228), виды родов — чистец (*Stachys*), пикульник (*Galeopsis*) и др.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ЦЕНТРАЛЬНОСЕМЕННЫЕ ОДНОПОКРОВНЫЕ — CENTROSPERMAE MONOCHLAMYDEAE

Околоцветник простой, иногда в двух кругах, не дифференцированный на чашечку и венчик, большей частью чашечковидный, что свойственно ветроопыляемым растениям.

Общее число видов около 750 (45 родов). Небольшие деревья, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Распространены в тропической и умеренной зонах. В тропических лесах нередко формируют травяной и кустарниковый ярусы. Во флоре СССР представлены небольшим числом широко распространенных видов.

Цветки раздельнополые или обоеполые, актиноморфные (рис. 229). Соцветия — различные виды тирса. Околоцветник простой, чашечковидный, 4-членный. Андроец из 4 тычинок, расположенных супротивно листочкам околоцветника, тычиночные нити загибаются к центру цветка. Пестик 1, образован 2 плод-листиками. Завязь верхняя, одногнездная, увенчанная кистевидным рыльцем. Семязачаток 1. Плод — орешек, заключенный в разросшихся внутренних листочках околоцветника. Млечников нет. Листья и стебли обычно покрыты жгучими волосками.

Род крапива (*Urtica*). Число видов 40, в том числе во флоре СССР 10. Распространение — области тропического и умеренного климата обоих полушарий. Многие виды — хорошие кормовые травы, некоторые из них используют в пищу как овощи, иногда они служат для получения волокна. Крапива двудомная (*U. dioica*; см. рис. 229) и крапива жгучая (*U. urens*) — космополиты. Формулы цветков крапивы двудомной: ♀* $P_{2+2}A_0\overline{G}_{(2)}$; ♂* $P_{2+2}A_{2+2}G_0$.

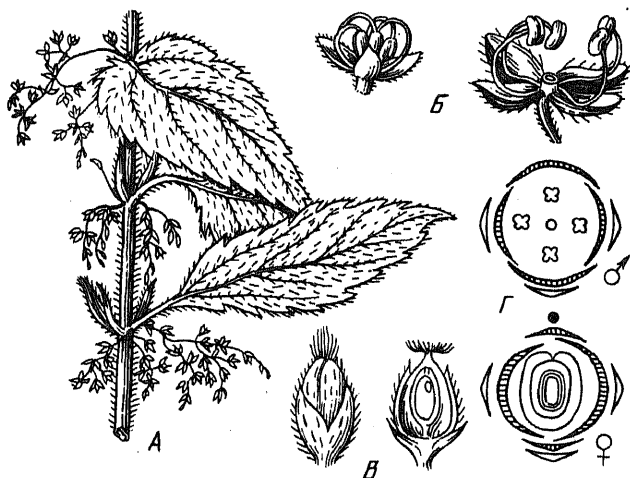


Рис. 229. Крапива двудомная:

А — репродуктивный побег с тычиночными цветками, Б — тычиночный цветок, В — пестичный цветок (общий вид и продольный разрез), Г — диаграммы цветков.

Семейство маревые — *Chenopodiaceae*

Около 1,5 тыс. видов (100 родов), в том числе во флоре СССР около 350. Распространены по всему земному шару, но преимущественно в субтропических странах с засушливым климатом и засоленными почвами (Средняя Азия, юго-запад Северной Америки, Южная Африка, Центральная Австралия). Соцветие тирс с боковыми соцветиями клубочками. Цветки мелкие, невзрачные, циклические или гемициклические, актиноморфные, 5-членные (кроме гинецея), обоеполые или раздельнополые со следами редукции того или другого пола. Околоцветник простой, чашечковидный, у тычиночных цветков иногда редуцирован. Андроцей обычно из 5 тычинок, гинецей ценокарпный из 2—3 (4—5) плодolistиков. Завязь верхняя, иногда полунижняя, одногнездная. Плод односемянный — орешек, семянка, окруженный остающейся чашечкой.

Род свекла (*Beta*). В составе рода 13 видов, в СССР 5 видов. Распространены в Средиземноморье, на западе и юге Европы, в Средней Азии.

Свекла обыкновенная (*B. vulgaris*; рис. 230) — двулетнее растение, в первый год образует розетку прикорневых листьев и корнеплод, во второй год из корнеплода вырастает стебель, несущий соцветие тирс. Возделывают в больших промышленных масштабах для сахароварения, как овощное и кормовое растение. Иногда дичает и растет как сорняк (особенно в Закавказье).

Род марь (*Chenopodium*). Около 250 видов, во флоре СССР 60 видов. Однолетние, двулетние и многолетние травянистые растения, редко кустарники. Многие из них имеют мучнистый налет на листьях и молодых стеблях из пузыревидных волосков. Цветки преимущественно обоеполые, 5-членные. Некоторые виды распространены преимущественно как сорные: марь белая (*Ch. album*; рис. 231), марь стенная (*Ch. murale*). Формула цветка мари белой $*P_{(5)}A_5G_{(2)}$.

Род лебеда (*Atriplex*). Число видов около 230, распространенных преимущественно в умеренной и холодной зонах, в СССР более 30 видов. Однолетние и многолетние травы, редко полукустарники. Лебеда белая (*A. cana*) — полукустарник, ландшафтное растение в полупустынях Средней Азии. Лебеда садовая (*A. hortensis*) и лебеда лоснящаяся (*A. nitens*; рис. 232) — сорные однолетние растения. Формулы цветков лебеды лоснящейся: $*P_0A_0G_{(2)}$; $\overline{3}P_{(5)}A_5G_0$.

Род саксаул (*Haloxylon*). В составе рода 5 видов, 3 из них произрастают на территории СССР.

Саксаул черный (*H. aphyllum*) формирует на лёссово-солончаковых почвах своеобразные саксауловые леса, один гектар которых дает в год до 40 т ценной топливной древесины. На бугристых и грядовых песках в Прибалхашье, Кызылкумах, Каракумах большие заросли формирует саксаул белый (*H. per-*



Рис. 230. Свекла обыкновенная:

А — корнеплод (однолетнее растение), Б — репродуктивный побег (двулетнее растение), В — часть соцветия, Г — цветок (вид сверху и продольный разрез), Д — диаграмма цветка, Е — соплодие — клубочек (общий вид и разрез), Ж — семя (продольный разрез); 1 — остатки околоцветника, 2 — околоплодник, 3 — спермодерма, 4 — зародыш, 5 — перисперм.

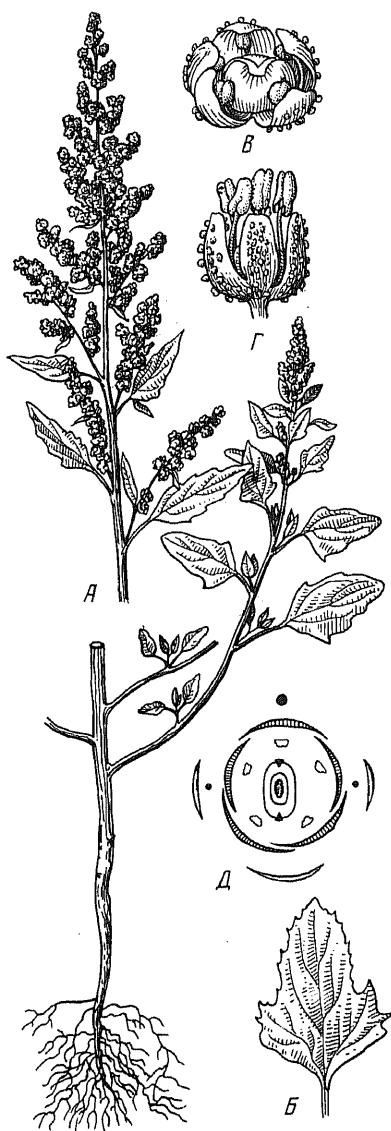


Рис. 231. Марь белая:

А — общий вид, Б — лист срединной формации, В — цветок обоеполый, Г — цветок тычиночный, Д — диаграмма обоеполого цветка.

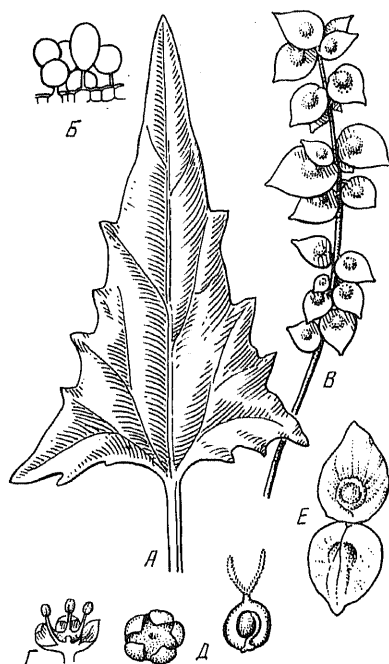


Рис. 232. Лебеда лоснящаяся:

А — лист срединной формации, Б — пузырчатые волоски на эпидерме листа, В — репродуктивный побег, Г — тычиночный цветок (продольный разрез), Д — пестичные цветки (с околоцветником и голый), Е — плод с прицветничками.

sicum). Эти два вида занимают площадь десятки миллионов гектаров. Имеют важное значение для закрепления песков.

Род солянка (*Salsola*). Содержит около 120 видов, в СССР более 50 видов. Жизненные формы — от деревьев до однолетних трав. Широко распространены на засоленных почвах — песчаных и песчано-глинистых (сухие степи, морские побережья, пустыни, луга и т. д.).

Солянка рихтера (черкез; *S. richteri*) — крупное одревесневающее растение (кустарник или деревце), благодаря легкости образования придаточных корней на любом участке стебля (при засыпаний песками) и быстрому росту хорошо закрепляет подвижные пески, разводят как декоративное. Солянка содоносная (*S. soda*) — однолетнее растение, используют как хороший осенний и зимний корм для верблюдов, как овощное растение (салатное), а также для получения соды в кустарном производстве. Разнообразное хозяйственное значение имеют и другие виды.

Из других родов как кормовые имеют важное значение верблюдка (*Corispermum*), кумарчик (*Agriophyllum*) и др. Ежовик, или анабазис (*Anabasis*), содержит ядовитый алкалоид анабазин, используемый как инсектицид.

Семейство гречишные — *Polygonaceae*

Число видов около 900 (40 родов). Центр видового разнообразия — Центральная и Южная Америка (деревья), области с умеренным климатом Северного полушария (кустарники, травы). В странах с засушливым климатом, например в Средней Азии, преобладают кустарники и травянистые однолетники; виды, распространенные севернее, — многолетние травы. Листья очередные или супротивные, реже мутовчатые. Основания междоузлий окружены трубчатым влагалищем — раструбом, образованным прилистниками. Стеблевые узлы нередко вздутые, междоузлия при основании некоторое время удлиняются за счет интеркалярной меристемы. Цветки мелкие, гемициклические или циклические, как правило, обоеполые. Околоцветник простой, 3-, 6-, реже 5-членный, обычно свободный, различной окраски — зеленой, белой, красной. Тычинок 6—9 (3—8). Гинецей ценокарпный из 3 (2—4) плодолистиков. Завязь нижняя. Плоды односеменные — трех-двухгранные орешки, иногда крылатые.

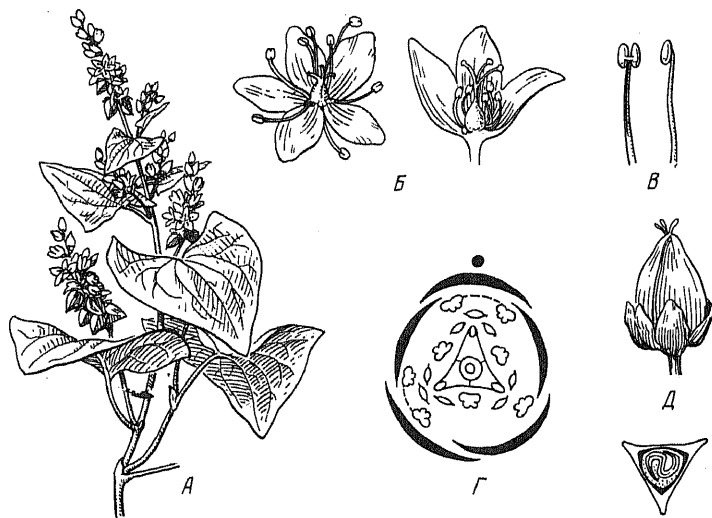
Род горец (*Polygonum*). Около 280 видов, во флоре СССР 160 видов. Основные жизненные формы: кустарники и одревесневающие лианы, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Распространены от северных границ обитания покрытосеменных до Австралии, Южной Африки (Капская Земля) и Чили (род-космополит).

Горец птичий, или спорыш (*P. aviculare*), — однолетнее растение высотой 10—40 см, со стелющимися или приподнимающимися стеблями. Цветки пазушные, по 2—5. Плоды трехгранные, в осно-

вании овальные. В СССР распространены повсеместно, включая Арктику, нередко формирует значительные по площади почти чистые заросли. Растет на приречных песках и отмелях, на пашнях и выгонах, вдоль дорог. Лекарственное и кормовое растение. Горец вьюнковый (*P. convolvulus*) — однолетнее вьющееся растение высотой до 1 м, цветки в пазушных пучках по 3—6; в СССР распространен почти повсеместно, часто выступает как сорняк полевых культур, лекарственное и медоносное растение. Горец вейриха (*P. weyrichii*) — многолетнее растение высотой 2—5 м, цветки в крупных пазушных и верхушечных метелках; распространен на Дальнем Востоке (Сахалин), в Японии и Китае. Возделывают как декоративное, перспективное кормовое растение.

Род ревень (*Rheum*). Всего около 35 видов, во флоре СССР 22 вида. Природное распространение — горные районы Азии, преимущественно Центральной и Восточной. Многолетние травы. От предыдущего рода отличается разрастанием внутреннего круга околоцветника, в дальнейшем облегчающим летучесть плода, крылатыми плодами и андроцеем из 9 тычинок.

Ревень дланевидный, или лекарственный (*Rh. palmatum*), распространен в Китае и Тибете, в СССР его разводят как овощное, декоративное и лекарственное растение. Ревень волнистый (*Rh. undulatum*) распространен в Восточной Сибири, Северной Монголии. Возделывают как овощное растение; выведены сорта. Важнейшее экономическое значение имеет гречиха посевная (*Fagopyrum sagittatum*; рис. 233) — крупная культура, медонос. Формула цветка $*P_5A_8G_{(3)}$.



233. Гречиха посевная:

А — репродуктивный побег, Б — цветки (короткостолбчатый и длинностолбчатый), В — тычинки, Г — диаграмма цветка, Д — плод (общий вид и поперечный разрез).

ГРУППА ПОРЯДКОВ СТЕНКОПОЛОЖНЫЕ РАЗДЕЛЬНОЛЕПЕСТНЫЕ —
TEICHIOSPERMAE CHORIPETALAE

Объединяют преимущественно тропические семейства, филогенетически мало изученные.

*Семейство крестоцветные, или капустные, —
Cruciferae, Brassicaceae*

Крестоцветные распространены на всех континентах мира, но преимущественно в умеренных и холодных областях, вплоть до Арктики. Число видов около 3 тыс. (350 родов). Жизненные формы — травы (преимущественно) и кустарники. Все они связаны между собой настолько тесным родством, что зачастую нет четких морфологических границ не только между отдельными видами, но и родами. В типичных случаях это растения с очередными цельными или разрезанными листьями без прилистников. Характерно накопление гликозидов, которые при расщеплении дают горчичное масло. Соцветие — кисть или метелка; прицветников и прицветничков нет. Строение цветков однообразно. Цветки актиноморфные, обоеполые, с двойным околоцветником. Чашечка свободная, из 4 чашелистиков, расположенных в двух кругах. Венчик также из 4 свободных лепестков, но расположенных в одном круге. Андроей из 6 тычинок в двух кругах, четырехсильный — 4 длинные тычинки во внутреннем круге, а 2, явно более короткие, во внешнем круге. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, из-за ложной перегородки двухгнездная. Столбик с двухлопастным рыльцем, иногда рыльце головчатое. Хорошо развиты нектарии, расположенные у основания коротких тычинок и имеющие вид вздутый или сплошного валика. Формула цветка $*Ca_4Co_4A_{2+4}G_{(2)}$. Плод — стручок, иногда укороченный (стручочек), раскрывающийся двумя створками, отделяющимися от ложной перегородки снизу вверх. У некоторых видов плоды нераскрывающиеся, многосемянные или односемянные, членистые, крылатые (рис. 234). Семена без эндосперма.

Род капуста (*Brassica*). 50 видов, на территории СССР 9 видов. Многие из них введены в культуру.

Капуста огородная (*B. oleraceae*; рис. 235) — полиморфный вид, различают следующие разновидности (рис. 236): капуста дикая (*var. acephala*) — высокое растение, произрастающее в Западном Средиземноморье, на прибрежных скалах; капуста брюссельская (*var. gemmifera*) — двулетнее растение, образующее из пазушных почек маленькие кочанчики; капуста кочанная (*var. capitata*) — двулетнее растение, возделывается как овощное, занимает 30 % площади овощных культур; капуста цветная (*var. botrytis*) — возделывают сорта с бесхлорофилльными, сильно разросшимися соцветиями и недоразвитыми цветками на тол-

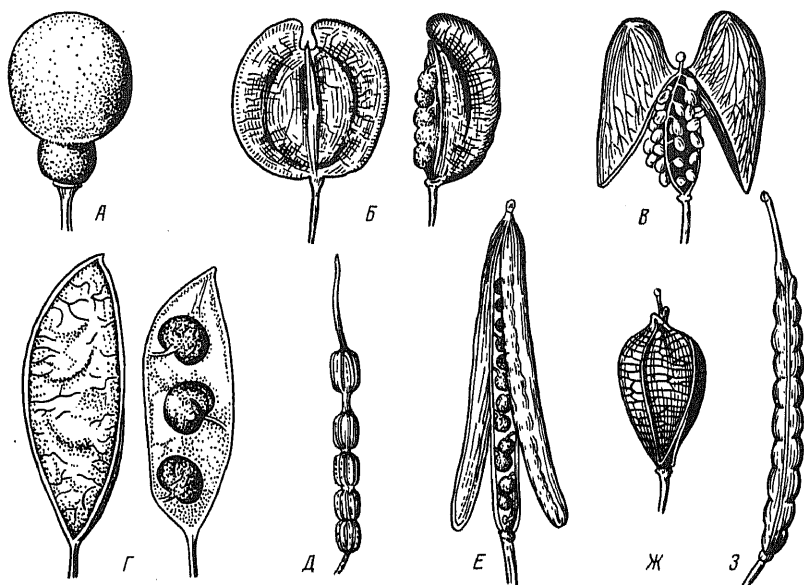


Рис. 234. Плоды крестоцветных:

А — катран морской, Б — ярутка полевая, В — пастушья сумка, Г — дунник много-
 летний, Д — редька дикая, Е — желтофиоль садовый, Ж — рыжик посевной, З — брюква.

стых цветоножках; кольраби (*var. gongyloides*) — двулетнее растение с коротким, шаровидно утолщенным стеблем; капуста савойская (*var. sabauda*) — двулетнее растение, обладающее высокими вкусовыми качествами; возделывают в Западной Европе. Репа, турнепс (*B. rapa*) — двулетние растения, образующие в первый год корнеплод. Выведены и возделываются столовые и кормовые сорта. Сурепица (*B. campestris*) — однолетнее растение высотой до 1 м, часто растет как сорняк, изредка возделывают как масличную культуру (*var. oleifera*). Брюква, рапс (*B. napus*) — одно- или двулетнее растение с высоким облиственным стеблем, возделывают как масличную культуру, корнеплоды используют как овощ и корм. Горчица сарептская (*B. juncea*) — однолетнее растение, возделываемое как масличная культура и для приготовления горчичного порошка.

Естественные заросли некоторых крестоцветных используют в хозяйственных целях, например хрена дикого (*Armoracia rusticana*). Издавна выращивают как декоративные растения — вечерницу, ночную фиалку (*Hesperis matronalis*), желтофиоль садовый (*Cheiranthus cheiri*), левкой однолетний (*Matthiola annua*) и др. Многие крестоцветные — прекрасные медоносы, например виды рода горчица (*Sinapis*). Огромное число видов — злостные сорняки.

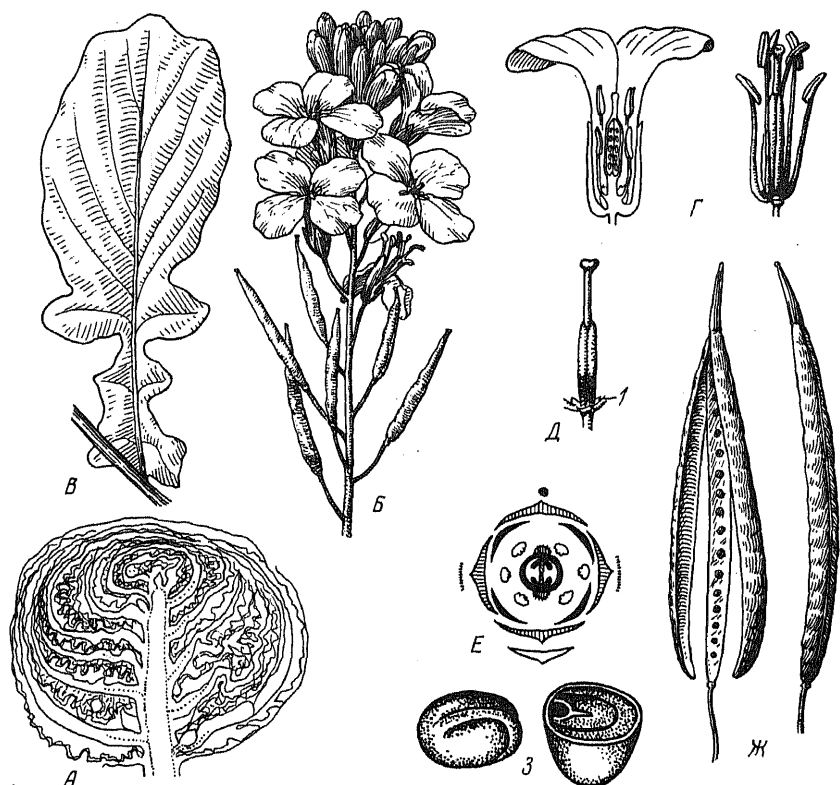


Рис. 235. Капуста огородная:

А — верхушечная почка (кочан) однолетнего растения, Б — соцветие — кисть (двулетнее растение), В — лист цветonoсного побега, Г — цветок (продольный разрез и без околоцветника), Д — гинецей, Е — диаграмма цветка, Ж — плод — стручок, З — семя (общий вид и поперечный разрез); I — нектарий.

Семейство маковые — *Papaveraceae*

В состав семейства входят 450 видов (28—30 родов). Обычно травы, небольшие деревья и кустарники. Распространены в тропических, субтропических и умеренных климатических областях Северного полушария. Листья очередные (иногда мутовчатые), обычно разрезанные, без прилистников. Имеются мешковидные млечные клетки и членистые млечники; млечный сок (красный, желтый, белый) содержит целый ряд алкалоидов, особенно опиумных: морфин, кодеин, пантопон и др. Цветки обоеполые, чаще актиноморфные, иногда зигоморфные, чашечка из 2 чашелистиков, опадающих в начале цветения, венчик из 4 складчатых лепестков, иногда их до 12. Андроцей из большого числа свободных тычинок, расположенных циклически и спирально, иногда

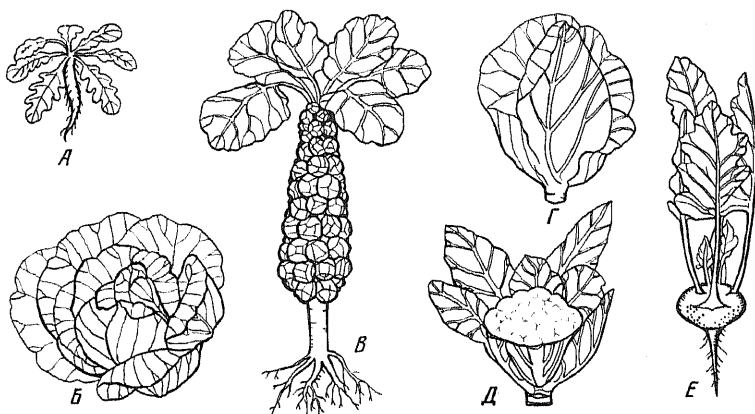


Рис. 236. Разновидности капусты огородной:

А — дикая листовая, Б — савойская, В — брюссельская, Г — кочанная, Д — цветная, Е — кольраби.

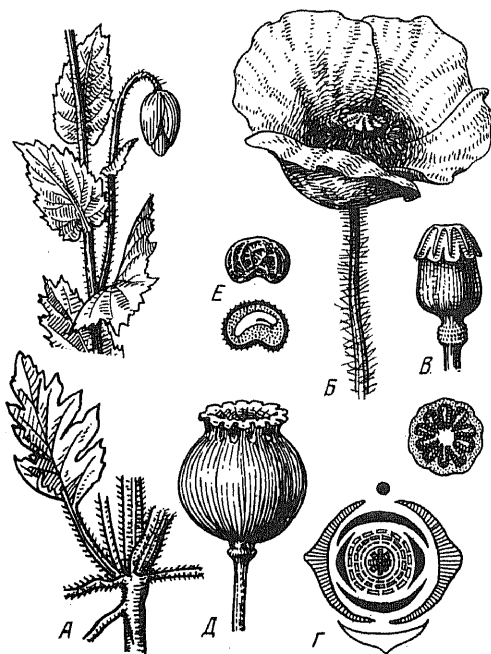


Рис. 237. Мак-самосейка:

А — нижняя часть растения и репродуктивный побег, Б — цветок, В — гинецей (общий вид и поперечный разрез), Г — диаграмма цветка, Д — плод — коробочка, Е — семя (общий вид и продольный разрез).

тычинок всего 4 или 6—12. Гинецей ценокарпный, из 2 или нескольких плодолистиков. Завязь верхняя, двух- или многогнездная, рыльце чаще всего сидячее. Цветки крупные, яркоокрашенные, одиночные или в симподиальных малоцветковых соцветиях. Плод — коробочка.

Род мак (*Papaver*). Крупнейший род семейства, объединяющий около 120 видов, во флоре СССР 50 видов. Многолетники и однолетники с крупными яркоокрашенными цветками.

Мак снотворный (*P. somniferum*) возделывают как масличную культуру, так как семена его содержат до 50 % жирного масла, и для получения опиумных алкалоидов, используемых в медицине. Мак восточный (*P. orientalis*) — многолетник с крупными ярко-красными цветками, возделывают как декоративное. Мак-самосейка (*P. rhoeas*; рис. 237) — однолетний сорняк полей.

ГРУППА ПОРЯДКОВ СТЕНКОПОЛОЖНЫЕ СПАЙНОЛЕПЕСТНЫЕ — TEICHIOSPERMAE SYMPETALAE

Семейство тыквенные — *Cucurbitaceae*

Включает около 1 тыс. видов (120 родов). Распространены в тропических и субтропических странах Старого и Нового Света, заходят в области умеренного климата. Центры видового разнообразия — Восточные Гималаи и Юго-Восточная Азия, Южная Америка. Подавляющее большинство видов — однолетние травы с лазающими, реже стелющимися длинными стеблями, нередко внутри полыми, а снаружи покрытыми жесткими волосками. Характерны биколлатеральные проводящие пучки. Листья без прилистников, довольно крупные, сердцевидные, пальчатолопастные или пальчаторассеченные, очередные. Простые или ветвистые усики — это метаморфизированные пазушные побеги. Цветки актиноморфные (при срастании тычинок бывают зигоморфными), 4-круговые, 5-членные (кроме гинецея), как правило, раздельно-полые, одиночные или в пазушных малоцветковых соцветиях. Растения однодомные или двудомные. Околоцветник двойной, сростный при основании в трубку. Чашечка 5-зубчатая. Венчик 5-лопастный, колокольчатый или колесовидный, изредка почти свободнoleпестный, желтый или белый. Тычиночный цветок имеет 5 тычинок, образующих у большинства видов трехбратственный андроцей (4 тычинки сростаются попарно, а 1 остается свободной). Иногда андроцей однобратственный (род тыква — *Cucurbita*). Пыльники 2-гнездные, S-образно извитые. Гинецей ценокарпный, образован 3 плодолистиками. Завязь нижняя, 3-гнездная, с мясистыми боковыми плацентами, сильно разрастающимися и взаимно почти соприкасающимися посередине так, что завязь кажется 6-гнездной. Семязачатки многочисленные. Столбик короткий, с 3 мясистыми рыльцами. Плод ягодовидный, обычно тыква, иногда достигающая колоссальных размеров и массы более 100 кг. Экзокарп плотный, нередко твердый, деревенеющий, мезокарп и эндокарп сочные. Изредка плод — ягода (род переступень — *Bryonia*). Семена многочисленные, без эндосперма, с широкими семядолями.

Род огурец (*Cucumis*). Однолетнее растение с неветвистыми усиками. Завязь цилиндрическая, шиповатая. Формулы цветков: ♀* $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_0G_{(3)}^-$; ♂* $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(2)+(2)+(1)}G_0$. Объединяет 30 видов, распространенных в Африке и Азии.

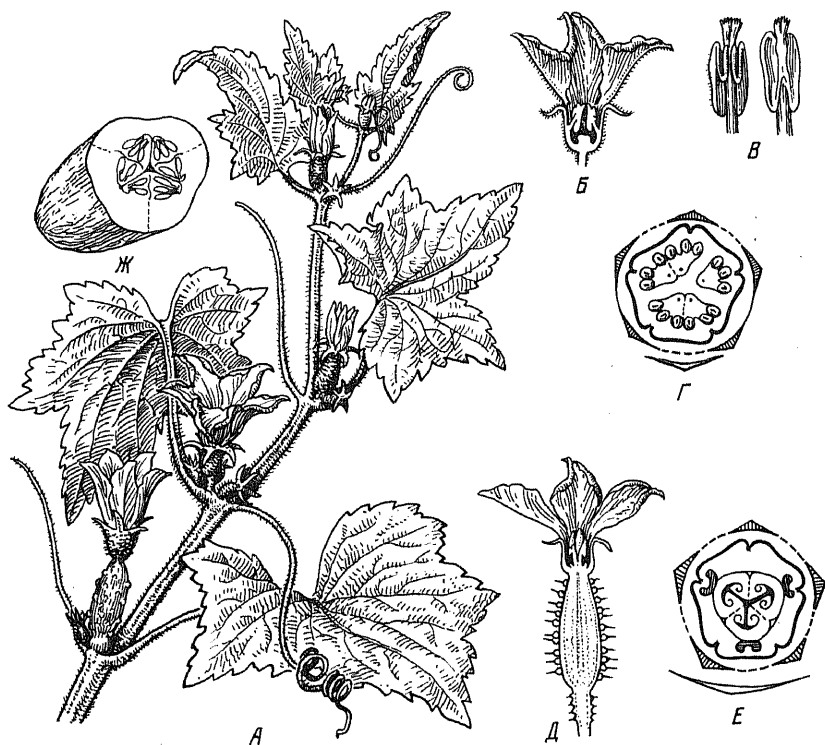


Рис. 238. Огурец посевной:

А — репродуктивный побег, Б — тычиночный цветок, В — тычинки, Г — диаграмма тычиночного цветка, Д — пестичный цветок, Е — диаграмма пестичного цветка, Ж — плод — тыква (поперечный разрез).

Возделывают как овощное растение огурец посевной (*C. sativa*; рис. 238), в диком состоянии не обнаружен, большинство сортов его — полигамные*.

Род дыня (*Melo*). 10 видов, произрастающих в районах умеренно теплого климата. Однолетние травы с ползучим стеблем. Завязь овальная или шаровидная, опушенная.

Дыню посевную (*M. sativa*) возделывают в южных районах СССР, особенно в Среднеазиатских республиках; выведено много сортов.

Род арбуз (*Citrullus*). 3 вида. Растения однолетние и многолетние. Ареал их сосредоточен в южноафриканской пустыне Калахари.

Арбуз съедобный (*C. vulgaris*) возделывают в составе многих сортов. Арбуз кормовой (*C. colocynthoides*) — кормовая культура.

* Имеют однополые и обоеполые цветки в разном соотношении.

Род тыква (*Cucurbita*). Многолетние растения с веретеновидным корнем, иногда с клубнями, или однолетники. В составе рода 18 дикорастущих видов и 5 видов, встречающихся только в культуре. Центр видового разнообразия — Мексика, Гватемала, Гондурас.

Тыкву гигантскую (*C. maxima*) возделывают в центральных районах европейской части СССР (Украина, Поволжье), в Приморском крае. Тыква мускатная (*C. moschata*) имеет сорта, приспособленные к теплоте и влажному климату тропиков, плоды ее обладают высокой сахаристостью, зрелые семена содержат до 52 % масла, в СССР возделывают на Кавказе и в Средней Азии. Кабачки (*C. pepo*) имеют плоды, варьирующие по форме, размеру, окраске; в СССР их возделывают как овощное растение.

Семена многих тыквенных богаты маслом, которое используют как пищевое и как техническое. Колоцинт (*Citrullus colocynthus*) и виды рода переступень (*Bryonia*) — лекарственные растения. Некоторые виды используют как декоративные растения, например виды рода люффа (*Luffa*).

Во флоре СССР тыквенные представлены двумя видами рода переступень и растущим в южных степных районах «бешеным» огурцом (*Ecballium elaterium*), который с силой выбрасывает семена из плода под действием тургорного давления.

Семейство сложноцветные, или астровые, — Compositae, Asteraceae

Объединяет 18—20 тыс. видов (около 1 тыс. родов). Жизненные формы — небольшие деревья, иногда с неветвистым колонновидным стеблем, кустарники, лианы, полукустарники, многолетние и однолетние травы, нередко лазающие, иногда суккуленты. Распространены на всех континентах мира. Это одно из наиболее широко распространенных и высокоорганизованных семейств. Многие роды очень полиморфны, так как находятся в процессе интенсивного формообразования. Виды обладают высокой энергией как семенного, так и вегетативного размножения.

Побеги обычно с очередным, реже супротивным или мутовчатым листорасположением, иногда же сильно укороченные, в виде розетки. Нередко имеются вместилища выделений — млечники и схиогенные смоляные ходы. В клетках накапливается инулин. Характерный признак семейства — соцветие корзинка, которое внешне напоминает цветок. Иногда корзинки собраны в щиток или метелку. Снаружи корзинки расположены прицветники, которые в совокупности составляют *обвертку*. Расположение листочков обвертки по отношению друг к другу, а также их форма и окраска — важные признаки для классификации и определения. Ложь корзинки может быть вогнутой, плоской или выпуклой; гладкой или выемчатой; покрытой щетинками или волосками; внутри выполненной или полым (рис. 239).

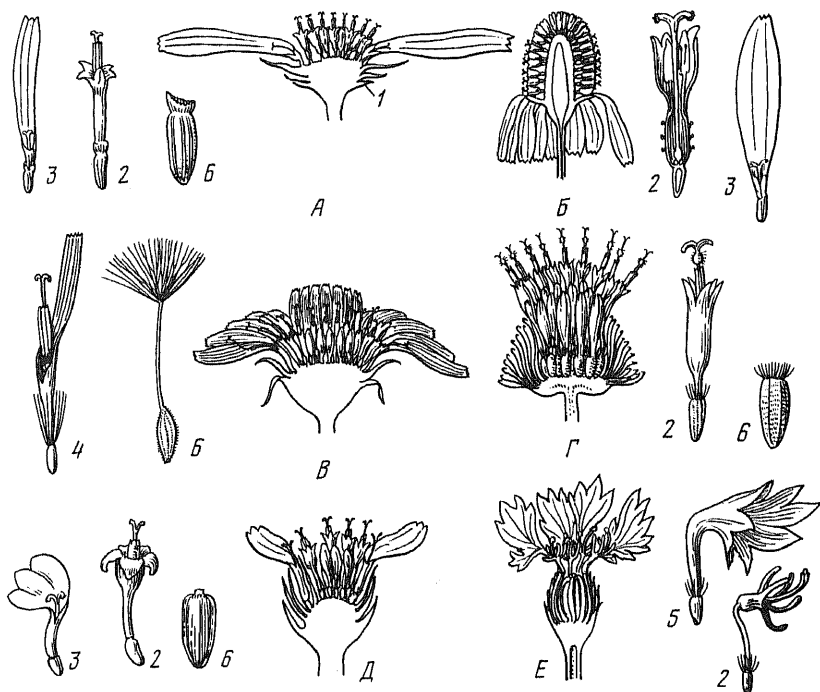


Рис. 239. Соцветия сложноцветных:

А — нивяник, Б — ромашка, В — одуванчик, Г — лопух, Д — тысячелистник, Е — василек;
1 — обертка, 2 — трубчатый цветок, 3 — ложноязычковый цветок, 4 — язычковый цветок, 5 — воронковидный цветок, 6 — плод — семянка.

Цветки очень разнообразны — то довольно крупные и ярко-окрашенные, то мелкие, невзрачные. Типичные цветки 4-круговые. Венчик 5-членный, сростнолепестный, актиноморфный или зигоморфный. Чашечка сростнолистная, прирастает к завязи, свободная часть либо редуцирована, либо в виде 5 зубцов (редко), прицепок, волосков (*хохолок*, *pannus*). Андроцей из 5 тычинок со свободными тычиночными нитями и слившимися в трубку пыльника. Такое строение андроеца характерно только для сложноцветных. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков. Пестик 1. Завязь нижняя, одногнездная. Длинный столбик находится внутри тычиночной трубки, над которой возвышается обычно двухлопастное рыльце (рис. 240). Плод — семянка, нередко снабженный летучкой.

По строению венчика различают следующие основные типы цветков: трубчатые, язычковые, ложноязычковые, воронковидные (см. рис. 239). Известны еще цветки с двугубым околоцветником (южноамериканские виды).

Трубчатый цветок обычно принимают за исходный. Лепестки венчика у него в нижней части срастаются в трубку, в верхней части трубка расширяется и переходит в 5-зубчатый отгиб из

свободных верхушек лепестков. Цветок актиноморфный, обоепо-
лый, иногда однополый. Формула цветка $*Ca_{(5)}-pap-0Co_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$.

Язычковый цветок явно произошел от трубчатого. Нижняя
часть его венчика также в виде трубки, только очень короткой.
Выше образуется пластинчатый отгиб (язычок), заканчива-
ющийся 5 зубчиками. Цветок зигоморфный, обоеполый. Формула
цветка $\uparrow Ca_{(5)}-pap-0Co_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$.

Ложноязычковый цветок легко вывести из двугубого, у ко-
торого венчик имеет только одну губу — нижнюю. Ложный язычок
образован лишь 3 лепестками, на что указывают 3 зубчика на
верхушке язычка. Цветок зигоморфный, часто пестичный, без
тычинок. Формула цветка $\uparrow Ca_{(5)}-pap-0Co_{(3)}A_0G_{(2)}$.

Воронковидный цветок имеет расширение венчика в верхней
части трубки в виде воронки, число зубцов более 5 вследствие
расщепления свободных окончаний лепестков. Цветок бесполой —
без тычинок и пестика. Формула цветка $\uparrow Ca_{(5)}-pap-0Co_{(5-7)}A_0G_0$.

Корзинка может состоять только из трубчатых цветков или
только из язычковых. Часто в центральной части расположены
трубчатые цветки, а по периферии — ложноязычковые или ворон-
ковидные. Крупные краевые цветки бывают иначе окрашены, чем
мелкие срединные, что служит, по-видимому, хорошим ориенти-
ром для насекомых.

Распределение полов в соцветиях очень разнообразно. Кор-
зинка может состоять только из обоеполых цветков (язычковых
или трубчатых), обоеполых и однополых или бесполох (труб-
чатых и ложноязычковых, трубчатых и воронковидных), одно-
полых, собранных в одной корзинке или в разных. В последнем
случае бывают как однодомные растения, так и двудомные.

Перечисленные особенности строения цветков и их распреде-
ление в соцветии имеют решающее значение для классификации
сложноцветных и определения родов. При определении же видов в

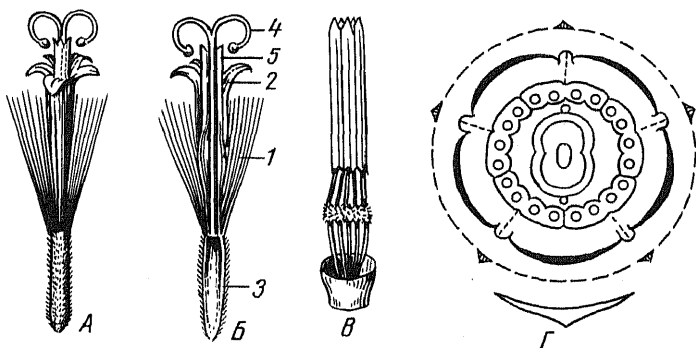


Рис. 240. Трубчатый цветок сложноцветных:

A — общий вид, *B* — продольный разрез, *B* — андрей, *Г* — диаграмма цветка;
1 — хохолок, *2* — венчик, *3* — завязь, *4* — рыльце, *5* — андрей.

пределах рода на первое место выступают особенности строения вегетативных органов.

Сложноцветные имеют большое хозяйственное значение. Среди них немало ценных пищевых (масличных и овощных), пряных, лекарственных, красильных, декоративных, ароматических растений. Многие виды выступают в качестве основных компонентов в растительном покрове, другие — злостные, трудноискоренимые сорняки. Семейство подразделяют на 2 подсемейства: *трубкоцветные* и *язычковоцветные*.

Подсемейство трубкоцветные — *Tubiflorae*

Цветки в основном трубчатые, иногда лишь краевые ложноязычковые или воронковидные.



Рис. 241. Полынь горькая:

А — нижняя часть растения, Б — часть агрегатного соцветия, В — корзинка (общий вид и продольный разрез), Г — трубчатый цветок, Д — тычинка, Е — пестик, Ж — плод семянка.

Род подсолнечник (*Helianthus*). Около 60 видов. Родина — Америка. За пределами естественного ареала возделывают 2 вида: подсолнечник однолетний (*H. annuus*) — кормовая, масличная и пищевая культура мирового значения, медонос; топинамбур, или земляная груша (*H. tuberosus*), — многолетник, в подземных клубнях которого содержится до 15 % инулина; используют как пищевое и кормовое растение.

Род полынь (*Artemisia*). Более 400 видов, во флоре СССР 174 вида. Ареал рода охватывает в основном области умеренного климата Европы, Азии и Северной Америки. Травы (многолетние, двулетние, однолетние) или полукустарники. Побеги прямостоячие или восходящие, с очередным листорасположением. Листья многократно рассеченные, реже цельные, выделяют много эфирных масел. Цветки только трубчатые.

Полынь цитварная (*A. cina*) — лекарственное растение, содержит сантонин, применяющийся как глистогонное средство. Полынь горькая (*A. absinthium*; рис. 241) — растение с троякоперисторассеченными листьями, густым серебристым опушением и специфическим запахом эфирных масел. Используют в медицине, а также в ликерно-водочном производстве. Широко распространена как сорняк. Многие виды полыни в степях, особенно приморских, и в полупустынях выступают в качестве ландшафтных: полынь таврическая (*A. taurica*), полынь морская (*A. maritima*), полынь белоземельная (*A. terrae-albae*) и др. После осенних дождей и заморозков в полыни резко понижается содержание горьких веществ и эфирных масел, и она приобретает кормовое значение.



Рис. 242. Бодяк полевой:

А — нижняя часть растения, Б — репродуктивный побег, В — трубчатый цветок, Г — плод семянка.

Род василек (*Centaurea*). Всего 500 видов, распространенных преимущественно в Северном полушарии, в СССР 150 видов. Центр видового разнообразия — Средиземноморье. Часто растет в посевах зерновых культур, особенно ржи, василек синий (*C. cyanus*; см. рис. 239).

Род бодяк (*Cirsium*). Общее число видов превышает 200, в СССР насчитывают 111 видов. Распространены преимущественно в областях умеренного и субтропического климата Северного полушария. Однодомные, изредка двудомные растения. Трудноистребляемые сорняки полей с мощной и глубокой корневой системой, дающей массу горизонтальных корневых отпрысков. Некоторые виды ценят как медоносные и декоративные растения.

Бодяк полевой (*C. arvense*; рис. 242) — многолетник, высотой 60—120 см, стебель и листья колючие; цветки трубчатые, лилово-розовые, раздельнополые; растения двудомные, волоски хохолка перистые. Растет в лесных и степных районах на залежах и как сорняк в посевах. Бодяк седой (*C. incanum*) — вид, близ-

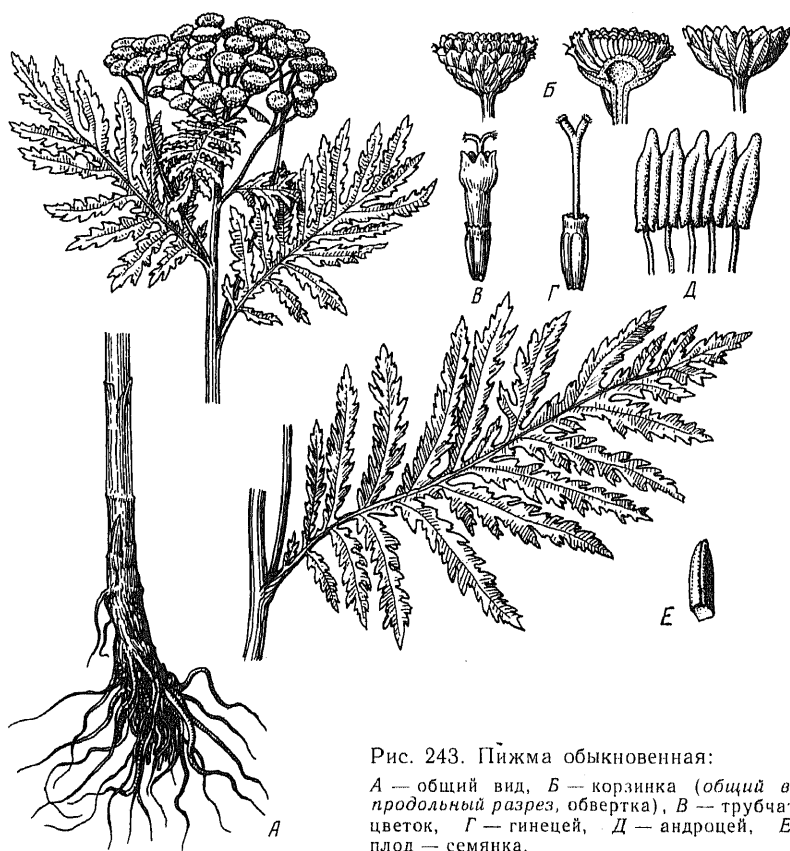


Рис. 243. Пижма обыкновенная:

А — общий вид, Б — корзинка (общий вид, продольный разрез, обертка), В — трубчатый цветок, Г — гиней, Д — андроцей, Е — плод — семянка.

кий к предыдущему, распространен в более южных степных районах и в горах (Кавказ, Средняя Азия). Бодяк обычный (*C. vulgare*) — двулетник с веретеновидным корнем, стебель высотой 100—150 см, листья линейно-ланцетные, сверху шиповато-щетиновые, снизу волосистые до белойочных. Широко распространен как сорняк и на пустырях.

Из других родов подсемейства широкое распространение имеют следующие виды: пупавка полевая (*Anthemis arvensis*) — однолетнее растение высотой 25—40 см, растет часто по сухим местам и в посевах (европейская часть СССР, Кавказ); нивяник обыкновенный, или поповник (*Leucanthemum vulgare*; см. рис. 239), — многолетнее растение высотой 25—80 см, с цельными листьями, корзинки крупные, одиночные или собраны по 2—5, венчики ложноязычковых цветков белые, очень широко распространен по лугам. Возделывают как декоративное растение. Пижма обыкновенная, или дикая рябинка (*Tanacetum vulgare*; рис. 243), — много-



Рис. 244. Одуванчик аптечный:

А — общий вид, Б — корзинка (продольный разрез), В — язычковый цветок, Г — тычинка, Д — плод семянка (общий вид и продольный разрез).

летнее растение с горизонтальным корневищем, высотой 60—150 см, корзинки собраны в щиток, распространена от Арктики (заносное) до Средней Азии, Кавказа и Крыма, возделывают как инсектицидное и лекарственное, а иногда и как декоративное растение; девясил высокий (*Inula helenium*) — растение высотой 60—250 см, с одревесневающими корневищами; цветки золотисто-желтые, корзинки до 8 см диаметром, собранные в редкие кисти или щитки; распространен по всей стране в лиственных лесах и кустарниках, в горах до субальпийского пояса, на лугах, имеет декоративное, медоносное и лекарственное значение.

Подсемейство язычковоцветные —
Liguliflorae

Цветки язычковые. Вегетативные органы всегда содержат членистые млечники.

Род одуванчик (*Taraxacum*). Около 70 видов. Распространены на всех континентах мира. Преимущественно многолетники с розеткой прикорневых листьев. Цветки желтые.

Одуванчик аптечный (*T. officinale*; рис. 244) — распространенное растение, весьма изменчивое, корни содержат инулин. Кок-

сагыз (*T. kok-saghyz*) — произрастает в Восточном Тянь-Шане, корни содержат до 20 % каучука отличного качества.

Род осот (*Sonchus*) — 45 видов, распространенных в Северном полушарии. Многолетние (иногда полукустарники) или однолетние растения. На территории СССР повсеместно произрастают 6 видов. Среди них злостные сорняки, например осот полевой (*S. arvensis*; рис. 245).

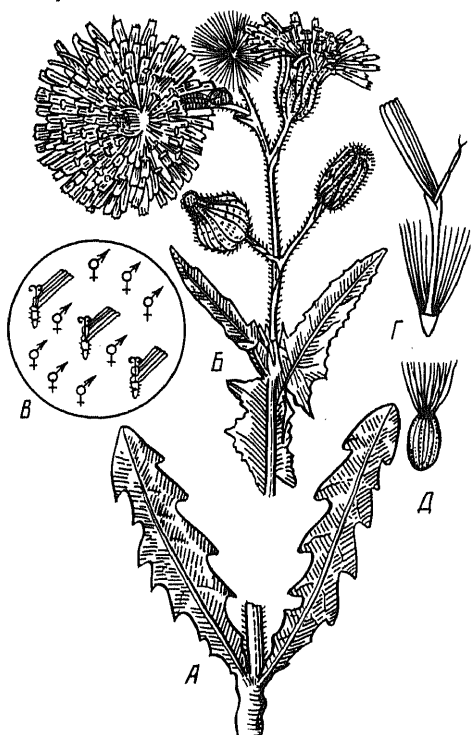


Рис. 245. Осот полевой:

А — нижняя часть растения, Б — репродуктивный побег, В — схема соцветия, Г — язычковый цветок, Д — плод семянка.

КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ, ИЛИ ЛИЛИОПСИДЫ,— MONOCOTYLEDONEAE, LILIOPSIDAE

Общее число видов около 64 тыс. (2,6 тыс. родов, 85—90 семейств). Основные жизненные формы — преимущественно травы (одно-, дву-, многолетние), реже деревья, кустарники, лианы. Распространены на всех континентах мира. Однодольные представляют собой вполне естественный эволюционный ряд, где отдельные порядки и семейства имеют сходную специализацию и взаимосвязаны переходными формами. Кроме уже приведенных выше отличий однодольных от двудольных (см. с. 244), можно назвать еще много дополнительных признаков: флоэма у однодольных не имеет лубяной паренхимы и состоит только из ситовидных трубок и сопровождающих клеток; пограничная линия в проводящем пучке между ксилемой и флоэмой дуговидная — ксилема погибает флоэму; листорасположение двурядное; запасные продукты и продукты метаболизма (эфирные масла, дубильные вещества, алкалоиды, гликозиды и т. д.) менее разнообразны, их молекулы более простого строения.

Среди однодольных много высокоспециализированных растений — *геофитов*, которые переносят неблагоприятные условия жизни в виде корневищ, луковиц, клубней, клубнелуковиц, погруженных в землю; *гелофитов*, которые живут на болотах и сильно увлажненных почвах; *ксерофитов*, которые приспособлены к аридным условиям; *эфемеров*, которые имеют короткий жизненный цикл, заканчивающийся до наступления длительного периода засухи.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ВЕНЧИКОЦВЕТНЫЕ — COROLLIFLORAE

Околоцветник простой венчикообразный, часто с хорошо развитыми нектариями. опыление насекомыми, в тропических странах — также птицами.

Семейство лилейные — Liliaceae

Всего 3,5—4 тыс. видов (170—250 родов, во флоре СССР 44 рода). Представлены во всех флорах мира. Наиболее велика доля лилейных в формировании растительных сообществ в субтропических странах, где наблюдается периодическая засуха, а также в степных и переходных к пустыням областях нетропических стран. Жизненные формы — деревья (в тропических странах), лианы и полулианы, чаще всего травянистые многолетники, вечнозеленые или летнезеленые, и очень редко однолетники. В процессе адаптивной эволюции особенно глубоким изменениям подверглись вегетативные органы, превратившись в луковицы, корневища, клубни, филлокладии, выводковые почки. Листья обычно более или менее мясистые, глянцеватые, цельнокрайные, сидячие. Листорасполо-

жение очередное. Цветки с простым венчиковидным околоцветником, актиноморфные, обоеполые, 3-мерные (изредка 2—4-мерные). Андроец в 2 круга (A_{3+3}). Гинецей ценокарпный, реже почти апокарпный, из 3 плодолистиков, редко из 4. Завязь верхняя. Плод — коробочка или ягода. Семена с эндоспермом.

Род лук (*Allium*) включает 400 видов, в том числе в СССР произрастают 230 видов. Центр видового разнообразия — Средняя Азия, Китай, Передняя Азия. Луковичные или корневищные растения.

Листья двух типов: трубчатые и плоские. Формула цветка $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$. Соцветие — зонтик, в начале развития прикрытый покрывалом (прицветниками). Иногда в соцветии образуются луковички — выводковые почки. Плод — коробочка.

Лук репчатый (*A. cepa*; рис. 246) — листья трубчатые, цветonoсный побег вздутый, соцветие шаровидное; острый запах лука обусловлен наличием эфирного лукового масла (0,03—0,05 %), кроме того, в луке содержатся сахар (до 5 %), витамины B, C, фитонциды. В диком состоянии неизвестен; выведено множество сортов.

Чеснок (*A. sativum*) — листья плоские, линейные, покрывало с длинным носиком, луковица состоит из многих луковок — деток; размножается детками и выводковыми почками; содержит чесночное масло. Вид культивируют.

Лук-порей (*A. porrum*) возделывают ради съедобных оснований стебля и листьев. Лук круглый (*A. rotundum*) — нередко злостный сорняк.

Род лилия (*Lilium*) объединяет 270 видов, распространенных в районах умеренного климата Северного полушария. В СССР 15 видов (европейская часть, Сибирь, Дальний Восток, Закавказье).

Растения с черепитчатыми луковицами. Цветки крупные, в кистях или одиночные. Околоцветник яркоокрашенный (красный, желтый, сиреневый или чисто-белый). Формула цветка $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$.

Лилия белая (*L. candidum*) — родина — Кавказ. Лилия однокорневая (*L. monodelphum*) с желтыми цветками. Лилия королевская (*L. regale*) — декоративное растение. Лилия кудрявая, или мартагон (*L. martagon*) — распространена преимущественно на лесных опушках, в светлых лесах, на субальпийских лугах, на территории СССР почти повсеместно (кроме Средней Азии).

Род спаржа (*Asparagus*). 120 видов, распространенных в засушливых областях всех континентов мира, кроме Америки. В СССР 24 вида. Прямостоячие или вьющиеся корневищные растения высотой до 150 см. Побеги ветвящиеся, несут собранные в пучки филлокладии обычно игловидной формы, сидящие в пазухах редуцированных чешуевидных листьев. Растения двудомные, однополые цветки собраны по два или в большом числе в пазухах редуцированных листьев. Плод — ягода.

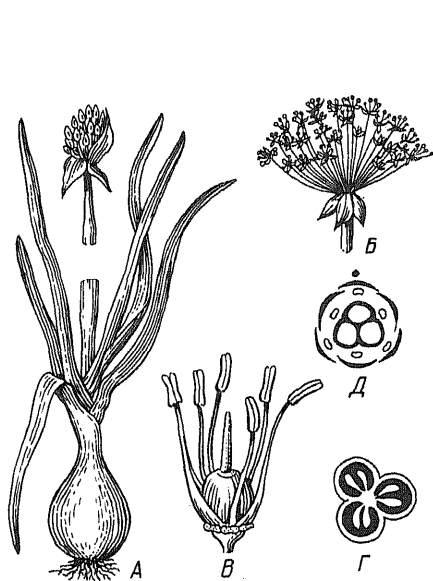


Рис. 246. Лук репчатый:

А — общий вид, Б — соцветие — зонтик, В — цветок без околоцветника, Г — завязь (поперечный разрез), Д — диаграмма цветка.

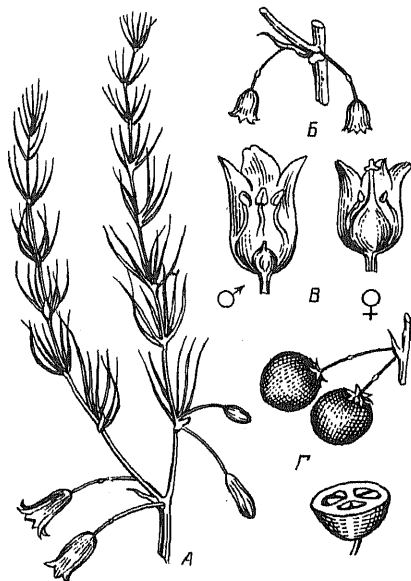


Рис. 247. Спаржа лекарственная:

А — репродуктивный побег мужского растения, Б — часть репродуктивного побега женского растения, В — цветки (продольный разрез), Г — плоды (общий вид и поперечный разрез).

Наиболее широко известна спаржа лекарственная (*A. officinalis*; рис. 247) — растет на лугах, в степях по всей европейской части, на Кавказе и в Западной Сибири. Деликатесный овощ, выращиваемый ради молодых побегов. Содержит аспарагин, имеет лекарственное значение. Два североафриканских вида: спаржу перистую (*A. plumosus*) и спаржу шпренгера (*A. sprengerii*) — часто выращивают как комнатные декоративные растения.

Из представителей других родов заслуживают внимания следующие: иглица понтийская (*Ruscus ponticus*) — двудомный корневищный кустарник, ветви видоизменены в филлокладии с параллельными жилками, декоративное растение; купена лекарственная (*Polygonatum officinale*) — травянистое растение с горизонтальным толстым корневищем, широкоовальными листьями, зеленовато-белыми трубчатыми цветками, распространено почти по всей территории СССР, особенно в европейской части; ландыш майский (*Convallaria majalis*; рис. 248) — корневищное растение, распространенное в областях умеренного климата Северного полушария, используют в лекарственных и декоративных целях; алоэ древовидное (*Aloë arborescens*) — суккулент, выращиваемый во всем мире как декоративное растение, сок его, добываемый из

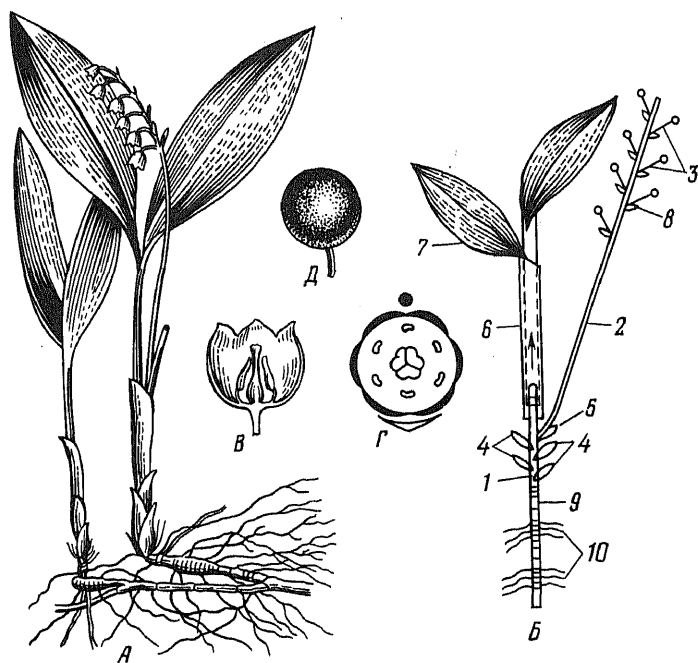


Рис. 248. Ландыш майский:

А — общий вид, Б — схема строения, В — цветок (продольный разрез), Г — диаграмма цветка, Д — плод ягода; 1 — главная ось (всегда вегетативная), 2 — ось второго порядка (репродуктивный побег), 3 — оси третьего порядка, заканчивающиеся цветком (цветоножки), 4 — низовые чешуевидные листья, 5 — предлист бокового побега, 6 — замкнутые влагалища зеленых листьев (7), формирующих ложный стебель, 8 — прицветник (кроющий лист оси третьего порядка), 9 — корневище, 10 — придаточные корни.

листьев (сабур), имеет разностороннее применение в медицине, родина алоэ — полупустыни Южной Африки; сассапариль высокий (*Smilax excelsa*) — кустарник с лиановидными стеблями, несущими очередные кожистые листья, при основании листьев по два усика, цветки раздельнополые, плод — 3-гнездная ягода, распространен на Кавказе, в Малой Азии, Иране; драконово дерево (*Dracaena draco*) — крупное декоративное дерево со стволом высотой 18 м и диаметром 4 м, с пучками линейных листьев на концах ветвей, отдельные экземпляры достигают возраста 3—4 тыс. лет; распространено в тропиках и субтропиках, исключая Америку, выращивают и в СССР.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ЧЕШУЕЦВЕТНЫЕ—GLUMIFLORAE

Весьма специализированная группа, имеющая важнейшее значение. Многие виды и видовые комплексы составляют основу растительности степей, лугов, болот, прерий, саванн. Преобладают

многолетние травы с особым типом ветвления, называемым *кущением*. Надземные стебли ветвятся редко. Листья очередные, влагалищные, или их нет совсем. Околоцветник простой или редуцированный в связи с опылением ветром. Он состоит из чешуек, щетинок, волосков, иногда цветки голые.

Семейство осоковые — Cyperaceae

Общее число видов около 4 тыс. (95 родов). Многолетние травы с длинными или короткими, симподиально нарастающими корневищами, образующими плотные кусты-дернины, или кочки. Изредка клубненосные или однолетние травы. Распространены на всех континентах мира. Большинство видов — обитатели тропических стран. В умеренном и холодном поясе некоторые виды представлены огромным числом особей. Это важнейшие компоненты растительного покрова, особенно на болотах. Стебли чаще трехгранные, редко цилиндрические (род камыш — *Scirpus*), без полости, слабо дифференцированные на узлы и междоузлия. Листья расположены по трем сторонам стебля, линейные или линейно-ланцетные, часто с завернутыми вниз краями, влагалища почти всегда замкнуты, язычка нет. Соцветия — простой или сложный колос или агрегатные, состоящие из многоцветковых, реже одноцветковых колосков, расположенных в пазухах листовидных или кожистых кроющих листьев. Цветок не имеет околоцветника (роды: сыть — *Cyperus*, осока — *Carex*) или он сильно редуцирован и представлен 6 или меньшим числом пленочек (род камыш), реже большим числом щетинок (род пушица — *Eriophorum*). Андроцей, как правило, из 3 тычинок в одном круге. Гинецей образован 3 или 2 плодолистиками. Завязь верхняя, одногнездная, с 1 семязачатком. Столбик несет 3 или 2 довольно длинных нитевидных рыльца. Цветки обоеполые (роды: сыть, камыш, пушица) или раздельно-полые (род осока). В последнем случае растения однодомные, изредка двудомные. У однодомных осок бывает следующее распределение пестичных и тычиночных цветков: соцветие состоит только из пестичных или только из тычиночных цветков; соцветие обоеполое, то есть в одной части находятся только пестичные цветки, а в другой — только тычиночные. При основании цветка расположен видоизмененный кроющий лист, называемый *кроющей чешуйкой*. Пестичный цветок осок, кроме кроющей чешуйки, защищен *мешочком*, образованным путем срастания двух прицветников. Формы и размеры мешочка — важные систематические признаки. Основные типы цветка показаны на рисунке 249. Плод — трехгранный, шаровидный или сплюснутый орешек. Семя с эндоспермом, окружающим зародыш.

Род осока (*Carex*). Один из наиболее полиморфных родов покрытосеменных. Число видов 1,5 тыс., в том числе во флоре СССР 400. Многолетние травы с корневищами. Стебли обычно трехгранные, изредка округлые. Листья линейные, с замкнутыми

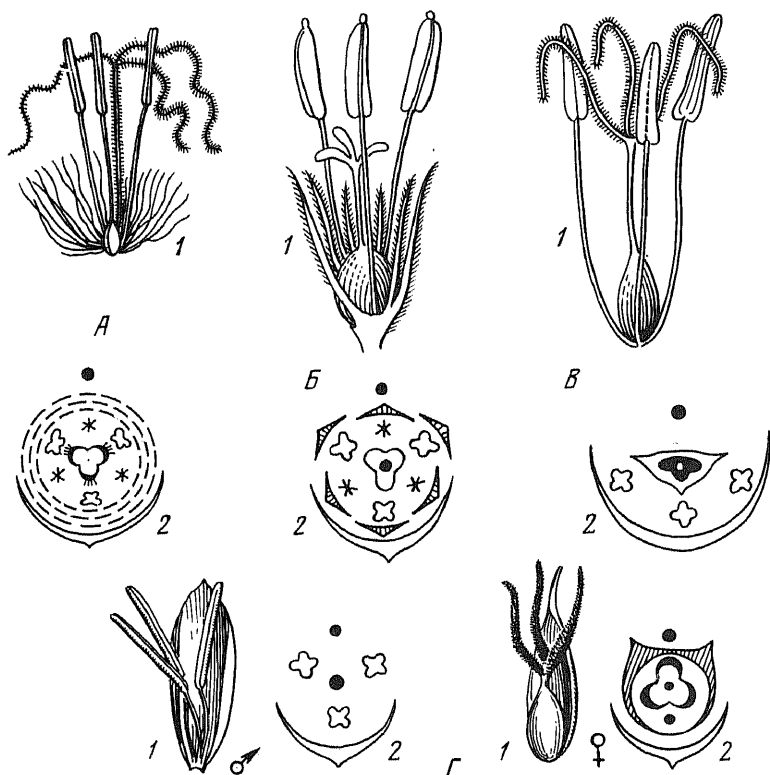


Рис. 249. Цветки осоковых:

А — пушица, Б — камыш, В — сыть, Г — осока; 1 — общий вид, 2 — диаграмма цветка.

влагалищами. Цветки однополые, тычиночные — с 3 тычинками (редко меньше), пестичные окружены мешочком с двураздельным носиком или без него, пестик несет 2—3 рыльца. Формулы цветков: ♀ $*P_0A_0G_{(3)}$; ♂ $*P_0A_3G_0$. Плод — трехгранный или сплюснутый орешек.

Многие виды широко распространены в северных областях Северного полушария, например осока плетевидная (*C. chordorrhiza*), осока сероватая (*C. canescens*) и др. Основными компонентами болотных растительных сообществ считают осоку пузырчатую (*C. vesicaria*; рис. 250), осоку вздутую (*C. rostrata*), осоку двухтычиночную (*C. diandra*), осоку береговую (*C. riparia*) и др. На лугах часто растет осока острая (*C. acuta*), осока лисья (*C. vulpina*), осока заячья (*C. leporina*), осока двурядная (*C. disticha*), осока дернистая (*C. caespitosa*); на мокрых лугах, переходных к болотам, — осока стройная (*C. gracilis*), осока береговая, осока заостренная (*C. acutiformis*). В степных сообществах больше всего распространена осока низкая (*C. humilis*), в лесах —

Рис. 250. Осока пузырчатая:

А — общий вид, Б — пестичный цветок (общий вид и продольный разрез).

осока лесная (*C. sylvatica*), осока звездчатая (*C. stellulata*), осока горная (*C. montana*), осока волосистая (*C. pilosa*) и др.

Осоки сухих мест — степных, пустынных, а также многих горных районов — неплохие пастбищные растения, мало уступающие по своей питательности и поедаемости злакам. Осоки сырых и болотистых местообитаний имеют грубые листья и плохо поедаются скотом. Осоки используют для укрепления подвижных песков (дюн), для плетения циновок, как декоративные растения.

Род болотница (*Eleocharis*). Полиморфный род, включающий свыше 80 видов, распространенных на всех континентах мира. На территории СССР 25 видов. Многолетние и однолетние растения, обитатели сырых лугов, берегов водоемов, болот, а также субальпийских лугов.

Типичный представитель — болотница пятицветковая (*E. quinqueflora*), распространена почти повсеместно от северо-восточной части Кольского полуострова до Крыма и Кавказа, а также в Сибири, на Дальнем Востоке.

Род камыш (*Scirpus*) включает 400 видов, распространенных на всех континентах мира, особенно в тропической и субтропической зонах. На территории СССР 19 видов. Многолетние корневищные или однолетние растения, часто растущие по берегам водоемов, в воде, на болотах.

Представители — камыш озерный (*S. lacustris*; рис. 251), камыш лесной (*S. sylvaticus*) — кормовое растение.

Род пушица (*Eriophorum*). В составе рода 20 видов, распространенных преимущественно в Северном полушарии (Арктика, лесная зона, высокогорье). Во флоре СССР 12 видов.

Пушица влагалищная (*E. vaginatum*; рис. 252) растет на болотах, в основном в тундре, участвует в торфообразовании. Формула цветка $*P_{\text{пар}}A_3\bar{G}_{(3)}$.

Род сыть (*Cyperus*). В СССР произрастают 4 вида, преимущественно в южных районах.

Сыть съедобная, или чуфа (*C. esculentus*), образует корневые клубни, употребляемые в пищу как лакомство; возделывают



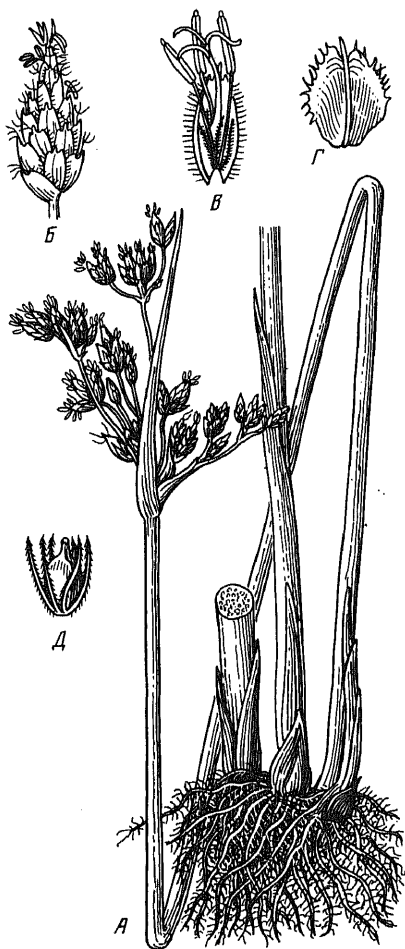


Рис. 251. Камыш озерный:

А — общий вид, Б — колосок, В — цветок с крошащей чешуйкой, Г — крошащая чешуйка, Д — плод.

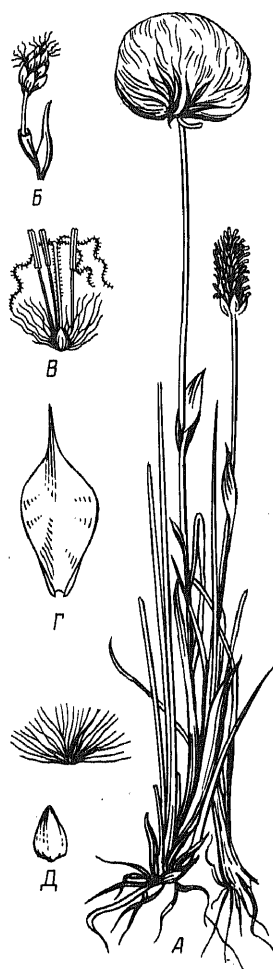


Рис. 252. Пушица влагалищная:

А — общий вид, Б — соцветие, В — цветок, Г — прицветник, Д — плод (с хохолком и без хохолка).

в субтропиках. Папирус (*C. papyrus*) — растение тропической Африки, Сицилии, в древние времена из папируса изготовляли бумагу.

Семейство злаковые, или мятликовые, — *Gramineae*, *Poaceae*

Объединяет 7,5—10 тыс. видов (около 700 родов). Среди них виды-космополиты, распространенные повсеместно. Злаковые нередко доминируют в естественных растительных формациях лу-

гов и степей. Общеизвестно их огромное народнохозяйственное значение как пищевых и кормовых растений. Жизненные формы — преимущественно многолетние и однолетние травы. Максимальное разнообразие жизненных форм приурочено к субтропическим и тропическим странам, где имеются и древовидные представители семейства. Ветвление происходит только в зоне кушения. В зависимости от длины горизонтально расположенной части побега различают растения плотнокустовые, рыхлокустовые и корневищные (рис. 253). Стебель чаще цилиндрический, полый в междоузлиях (соломина; рис. 254), реже выполненный. В основании междоузлий имеется зона роста — интеркалярная меристема (см. рис. 32). Листья очередные и двухрядные, состоят из листовой пластинки и влагалища, обычно разделенного вдоль щелью. На границе между ними сверху расположен язычок, а иногда и ушки (см. рис. 81). Язычок обычно в виде пленки, небольшого гребневидного валика или волосков, иногда отсутствует. У некоторых видов листья дифференцированы на листовую пластинку и черешок. Цветки собраны в многоцветковые (до 50) или одноцветковые *колоски*, а эти последние, в свою очередь, — в сложный колос или агрегатное метельчатое соцветие. В основании колоска расположены *колосковые чешуйки* — видоизмененные листья. Каждый цветок образуется на оси колоска в пазухе прицветника — *наружной цветковой чешуйки*. Колосковые и наружная цветковая чешуйки могут быть



Рис. 253. Ветвление злаковых:

А — плотнокустовое (белоус), Б — рыхлокустовое (мятлик), В — корневищное (пырей); 1 — придаточные корни, 2 — зона кушения, 3 — побег первого порядка, 3₂—3₃ — боковые побеги второго и последующих порядков, 4 — корневище.

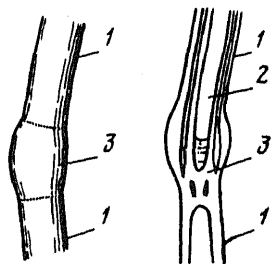


Рис. 254. Стебель злака — соломина:

1 — междоузлие, 2 — полость, 3 — узел.

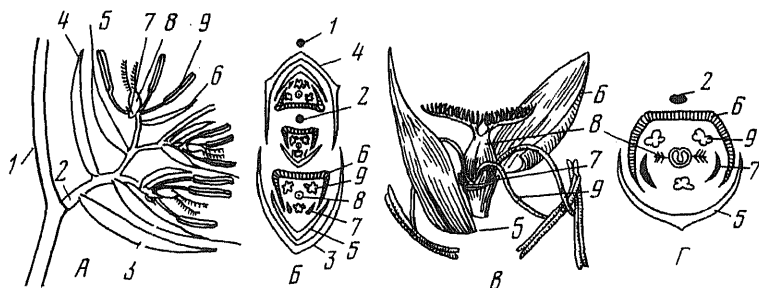


Рис. 255. Цветок и колосок злаков (схема):

А — трехцветковый колосок, Б — диаграмма колоска, В — цветок, Г — диаграмма цветка; 1 — ось колоса, 2 — ось колоска, 3 — нижняя колосковая чешуйка, 4 — верхняя колосковая чешуйка, 5 — наружная (нижняя) цветковая чешуйка, 6 — внутренняя (верхняя) цветковая чешуйка, 7 — цветковые пленочки (лодикулы), 8 — гинецей, 9 — андроцей.

без киля и с килем, без ости и с остью, отходящей от верхушки или от спинки. Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые, реже раздельнополые, в последнем случае растения однодомные. Трехчленный цветок, типичный для однодольных, можно наблюдать только у немногих современных злаков. У большинства представителей околоцветник редуцирован до 1 внутренней цветковой чешуйки (возникшей в результате срастания двух листочков) и 2 цветочных пленочек — лодикул. Тычинок обычно 3 (наружный круг), реже 2 или 1, но иногда 6 или даже больше. Гинецей ценокарпный из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, всегда с 1 семязачатком. Формула цветка $\uparrow P_{(2)+2} A_3 G_{(2)}$. Строение колоска и цветка в виде обобщенных схем и диаграмм представлено на рисунке 255. Плод — зерновка. Зародыш прилегает к эндосперму сбоку. Кожистый околоплодник слипается с кожурой семени, а иногда и с цветковыми чешуйками (см. рис. 125).

Семейство подразделяют на 3 подсемейства: бамбуковидные, мятликовидные, просовидные.

Подсемейство бамбуковидные — Bambusoideae

Около 600 видов, сосредоточенных в тропических и субтропических странах. Корневищные одревесневающие растения. В СССР только 3 вида рода саса (*Sasa*). Это относительно небольшие растения (стебли высотой до 3 м, диаметром 1 см), произрастают на Сахалине и Курильских островах. В основных местах распространения бамбуки — крупные растения высотой до 40 м. Листья черешковые. Черешок в основании расширяется во влагалище. Листовая пластинка ланцетная, овальная. Колоски одно-, многоцветковые. Цветки обоеполые: тычинок обычно 6 (3+3), иногда больше (20—30), пестик 1, столбиков 2 (реже 3). Плод — зерновка, иногда ягдовидный. Бамбуковидные широко применяют

как строительный и поделочный материал (водопроводные трубы, многие бытовые изделия). Молодые побеги используют в пищу. Размножают корневищами. Бамбуковидные обладают способностью быстрого роста. В благоприятных условиях за 4—6 недель некоторые виды достигают высоты 15—20 м. В западной части Грузии возделывают виды из родов филлостаксис (*Phyllostachys*) и арундинария (*Arundinaria*).

Подсемейство мятликовидные — *Poaceoideae*

Колоски имеют 2 колосковые чешуйки, многоцветковые или одноцветковые. Листья большей частью с пленчатым язычком и равномерно распределенной (диффузной) хлорофиллоносной паренхимой. Сюда относят многие роды, включающие важнейшие пищевые крупяные и хлебные культуры, а также кормовые травы первостепенного экономического значения.

Род пшеница (*Triticum*). 19 видов, из них только 4 известны в естественных условиях, остальные — в культуре или одичавшие. На территории СССР произрастают 13 видов, главным образом в Грузии (центр видового разнообразия, а возможно, и родина пшениц). Жизненные формы — одно- и двулетние травы. Расте-

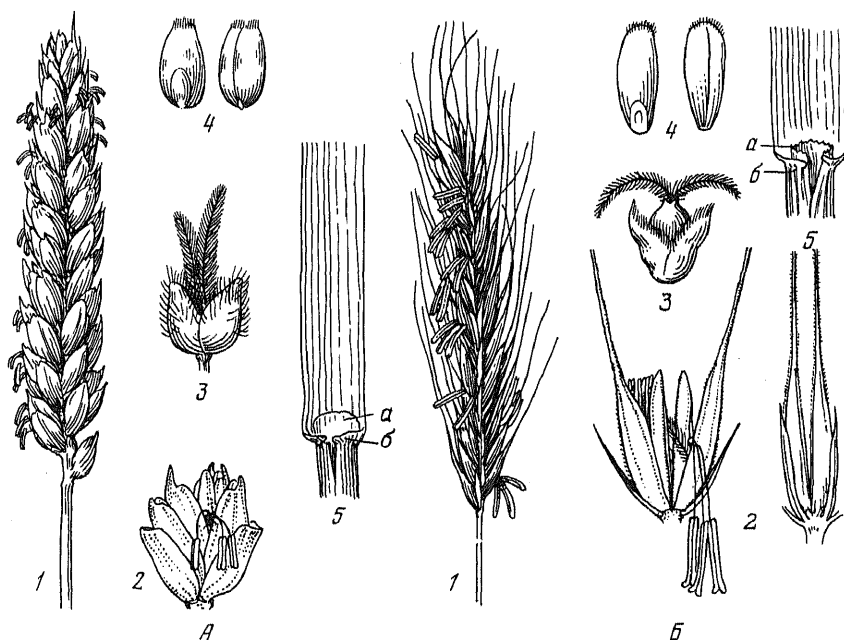


Рис. 256. Пшеница мягкая — А, рожь посевная — Б:

1 — соцветие — сложный колос, 2 — колосок, 3 — пестик и лодички, 4 — плод — зерновка, 5 — лист (а — язычок, б — ушки).

ния самоопыляющиеся и перекрестноопыляющиеся с помощью ветра. Колоски одиночные, 3—7-цветковые. Плоды, как правило, образуются лишь из 2—3 нижних цветков. Соцветие — сложный колос. Основная хлебная культура мирового сельскохозяйственного производства. Известно свыше 4 тыс. сортов.

Пшеница твердая (*T. durum*) — один из видов, наиболее распространенных в культуре, особенно в южных районах страны (Поволжье, Кавказ, Западная Сибирь), дает самое высококачественное зерно для изготовления манной крупы, макарон, крупчатой муки. Пшеница мягкая (*T. aestivum*; рис. 256, А) по занимаемой площади стоит на первом месте, культура ее сосредоточена в степных и лесостепных районах, вместе с тем продвинута далеко на север (Ленинградская область, Сибирь). Пшеница двузернянка (*T. dicoccum*) — яровые сорта возделывают ограниченно (в республиках Закавказья, в Татарской АССР).

Род рожь (*Secale*) насчитывает около 8 видов, распространенных в областях умеренного климата, преимущественно в горных районах Северного полушария. Во флоре СССР 5 видов, сосредоточенных на Кавказе.

Рожь дикая (*S. sylvestre*) имеет широкий ареал (южные и юго-восточные районы европейской части, Кавказ, Западная

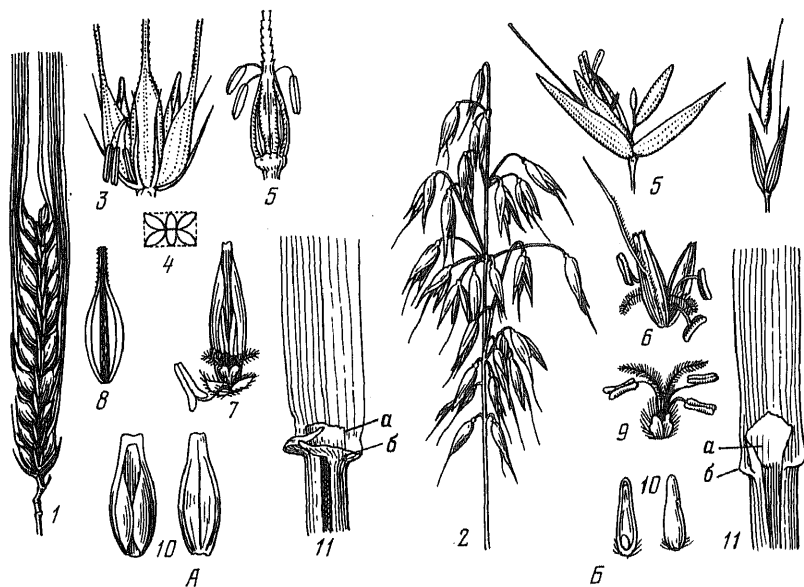


Рис. 257. Ячмень обыкновенный — А, овес посевной — Б:

1 — соцветие — сложный колос, 2 — соцветие агрегатное метелковидное, 3 — три колоска на уступе оси соцветия, 4 — поперечное сечение сложного колоса (схема), 5 — колосок, 6 — цветок, 7 — цветок без наружной цветковой чешуйки, 8 — наружная цветковая чешуйка, 9 — цветок без цветковых чешуек, 10 — плод — зерновка, 11 — лист (а — язычок, б — ушечко).

Сибирь, Средняя Азия), это многолетние и однолетние травы, колоски 2-цветковые, нижняя цветковая чешуйка остистая, зерновка наверху пушистая. Рожь посевную (*S. cereale*; рис. 256, Б) возделывают как одно- и двулетнюю (озимую) культуру в районах лесной зоны европейской части СССР, Сибири; в южных районах — сорняк.

Род ячмень (*Hordeum*) включает 26 видов, в том числе во флоре СССР 10 видов. Дикорастущие виды встречаются в Крыму, на Кавказе, в Средней Азии. В отличие от пшеницы и ржи у ячменя на каждом уступе оси колоса расположены 3 одноцветковых колоска.

Широко возделывают во всех районах СССР два вида: ячмень двурядный (*H. distichum*) и ячмень обыкновенный, или ячмень четырехрядный (*H. vulgare*; рис. 257, А). У первого в каждой группе из трех колосков только в среднем образуются обоеполый цветок и зерновка, у второго — во всех трех колосках. Используют в пивоварении, для изготовления перловой крупы, а также на корм скоту.

Род пырей (*Agropyron*). Всего 70 видов, распространенных преимущественно в умеренных зонах. Во флоре СССР около 60 видов. Многолетние растения с длинными горизонтальными или короткими корневищами, плотнокустовые. Соцветие в виде прямого сложного колоса с одиночными 3—13-цветковыми сидячими колосками, прижатыми к оси колоса широкой стороной.

Пырей ползучий (*A. repens*; рис. 258, А) — очень полиморфный вид, злостный сорняк полей, особенно остистая форма.

Род овес (*Avena*). Около 33 видов, распространенных в основном в странах Средиземноморья. На территории СССР произрастают 18 видов. Соцветие агрегатное — колоски собраны в раскидистую метелку. Колоски крупные, 2—4-цветковые. Некоторые сорные виды, например овсюг (*A. fatua*), встречаются на всех континентах мира. Возделывают овес посевной (*A. sativa*; см. рис. 257, Б) как ценнейшую крупяную и кормовую культуру.

Род мятлик (*Poa*). Около 200 видов, распространенных в умеренных и холодных странах. На территории СССР около 110 видов. Некоторые из них — космополиты. Другие входят в луговые, степные и даже болотные злаковые и злаково-разнотравные сообщества, нередко выступая в качестве одного из основных компонентов. Иногда сорняки полей и огородов. Хорошие кормовые травы. Некоторые, особенно ценные, возделывают.

Мятлик луковичный (*P. bulbosa*) — многолетнее плотнокустовое растение, широко распространенное в степях, пустынях и на песках, ценное пастбищное растение. Мятлик однолетний (*P. annua*; рис. 258, Б) — однолетнее или двулетнее плотнокустовое растение, растет повсеместно. Ценное пастбищное растение, часто сорное. Мятлик луговой (*P. pratensis*) — многолетник с горизонтальным подземным корневищем. Имеет большое значение как хорошо поедаемое и высокоурожайное кормовое растение.

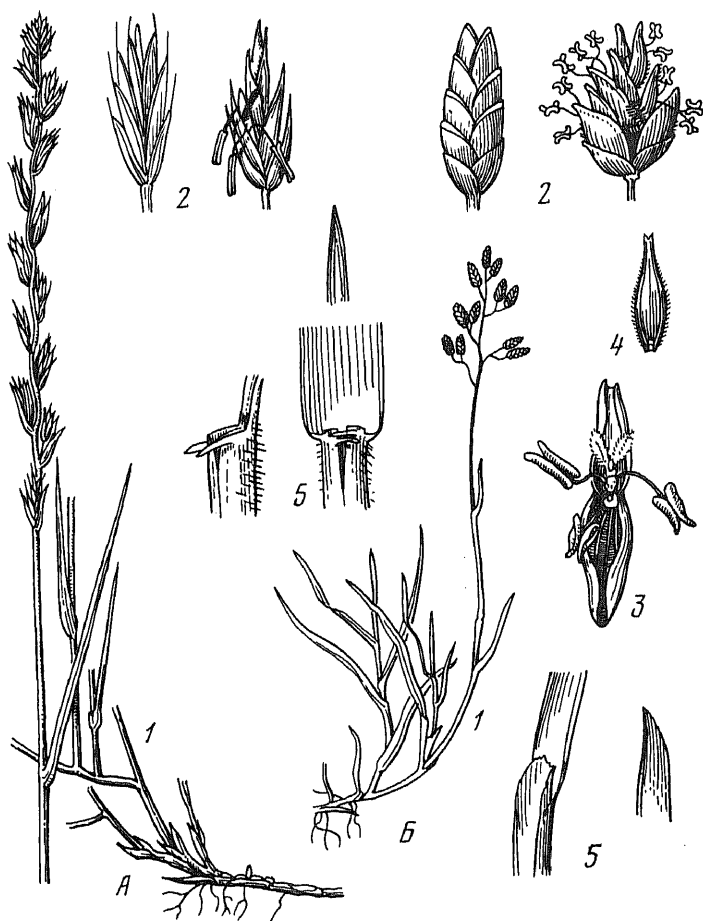


Рис. 258. Пырей ползучий — А, мятлик однолетний — Б:

1 — общий вид, 2 — колосок, 3 — цветок, 4 — наружная цветковая чешуйка, 5 — лист.

Род коостер (*Bromus*). Около 100 видов, распространенных главным образом в умеренных областях Северного полушария с заходом в Южную Америку и горные районы тропических стран. На территории СССР 44 вида — многолетние и однолетние растения с замкнутыми влагалищами. Соцветие агрегатное метельчатое, с довольно крупными колосками. Ценные кормовые травы.

Коостер безостый (*B. inermis*) — многолетнее корневищное растение, выносливое к недостатку влаги и низким температурам.

Коостер кровельный (*B. tectorum*) — однолетнее растение засушливых местообитаний, особенно распространен в посевах в европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии. Коостер ржа-

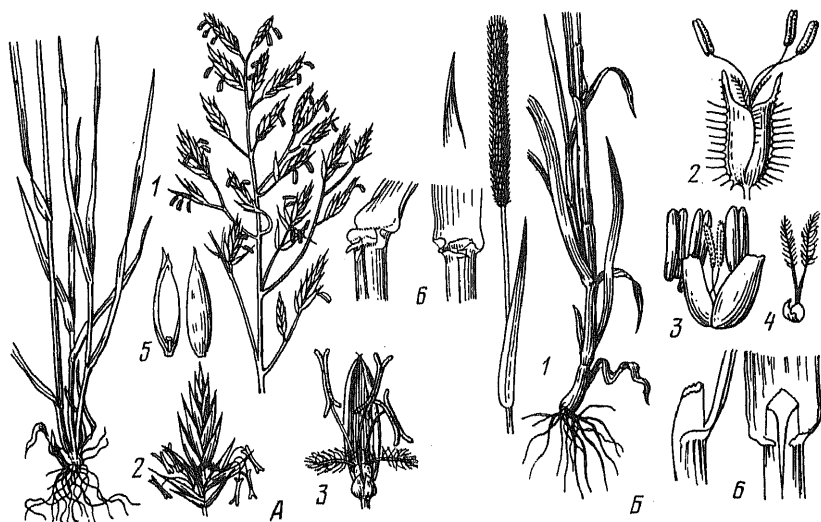


Рис. 259. Овсяница луговая — А, тимфеевка луговая — Б:

1 — общий вид, 2 — колосок, 3 — цветок, 4 — пестик, 5 — плод — зерновка с цветковыми чешуйками, 6 — лист.

ной (*B. secalinus*) — озимый и яровой сорняк полей, особенно в посевах ржи и овса.

Из других родов заслуживают внимания следующие виды: овсяница луговая (*Festuca pratensis*; рис. 259, А) — важный компонент луговых растительных сообществ, отличное кормовое растение; белоус торчащий (*Nardus stricta*) — плотнокустовой многолетник, ландшафтное растение многих местообитаний, особенно субальпийских лугов в Карпатах, на Кавказе; показатель чрезмерного выпаса и кислых малопродуктивных почв; плевел опьяняющий (*Lolium temulentum*) — однолетний сорняк яровых хлебов, обитатель лесных и лесостепных районов страны, космополит; зерновки, пораженные грибом, содержат ядовитый алкалоид темулин, вызывающий головную боль и летаргию; тимфеевка луговая (*Phleum pratense*; рис. 259, Б) — короткокорневищное многолетнее растение с соцветием султан, растет обычно на заливных лугах и лугах среднего увлажнения, одна из лучших кормовых трав, часто возделываемая в смеси с клевером.

Подсемейство просовидные — Р а п і с о і d e а е

Колосковых чешуек больше 2, колоски всегда одноцветковые, иногда образуется второй цветок — тычиночный, язычки листьев волосковидные, хлорофиллоносная паренхима листьев сосредоточена вокруг жилок.

Род кукуруза (*Zea*). Однодомные растения, цветки и соцветия раздельнополюе. Тычиночные колоски двухцветковые в вер-

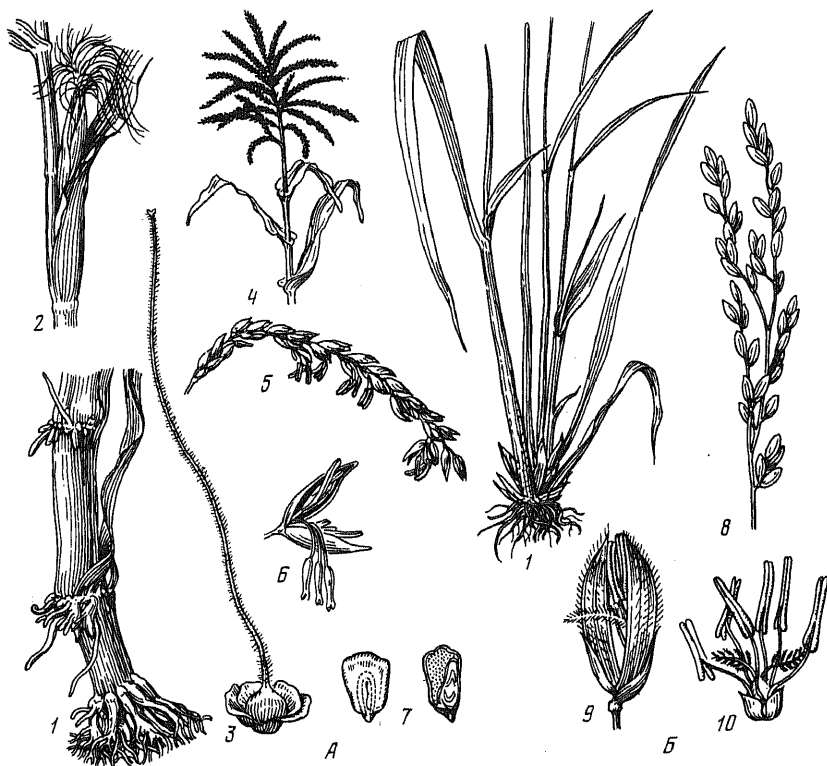


Рис. 260. Кукуруза — А, рис посевной — Б:

1 — нижняя часть растения, 2 — часть стебля с соцветием пестичных цветков, 3 — колосок с пестичным цветком, 4 — часть стебля с соцветием тычиночных цветков, 5 — часть соцветия тычиночных цветков, 6 — колосок с тычиночным цветком, 7 — плод (общий вид и продольный разрез), 8 — соцветие, 9 — колосок, 10 — цветок без цветковых чешуек.

хушечных агрегатных метельчатых соцветиях, пестичные — в соцветиях-початках, расположенных в пазухах листьев и покрытых обертками из листьев. Стебли выполненные. Родина — Мексика.

Кукуруза обыкновенная (*Z. mays*; рис. 260, А) — однолетнее растение, известно только в культуре. Подразделяют на 8 подви- дов. Имеет большое значение как пищевое, кормовое и техническое растение. В США, Аргентине и Европе это — в основном кормовое растение; в Мексике, Китае, Индии, в нашей стране в Молдавии и западных районах Грузии — хлебная культура. В кукурузной муке отсутствует клейковина. Кукуруза многолетняя (*Z. diploper- renne*) — дикорастущий вид, недавно обнаружен в горах Мексики, предположительно родоначальник кукурузы обыкновенной.

Род рис (*Oryza*). В составе рода 24 вида, распространен- ных в Азии, Африке, Австралии, Южной Америке. Колоски одно-

цветковые в агрегатных метельчатых соцветиях, колосковых чешуек 4, тычинок 6.

Возделывают 2 вида, важнейший из них — рис посевной (*O. sativa*; рис. 260, Б). Занимает второе место после пшеницы, но во многих странах Центральной, Юго-Восточной и Средней Азии — основная хлебная культура. Известно более 2 тыс. сортов.

Род сорго (*Sorghum*) включает около 40 видов. В основном засухоустойчивые и жаровыносливые растения тропических стран (преимущественно Африка). В СССР 8 видов, возделываемых или сорных. Стебли выполненные, заканчиваются агрегатным метельчатым соцветием. Колоски одно- или двучетковые, в последнем случае один — обоеполый, второй — тычиночный. Зерновка округлая. Сорго обыкновенное (*S. vulgare*) — крупное (высотой до 6 м), однолетнее растение, известно только в культуре, зерно перерабатывают на крахмал, сахар, спирт. Джугара (*S. durra*) — однолетнее растение, ось соцветия изогнута, возделывают как хлебную, кормовую и техническую культуру (Средняя Азия). Гумай, или джонсонова трава (*S. halepense*), — многолетнее корневищное растение, в южных районах — трудноискоренимый сорняк.

Род просо (*Panicum*). 400 видов, распространенных в тропических и субтропических зонах с заходом в области умеренного климата. Во флоре СССР всего 4 вида, один из них — просо посевное (*P. miliaceum*). Возделывают как крупяную культуру.

Род сахарный тростник (*Saccharum*). 15 видов, распространенных в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Стебли выполненные.

Основной возделываемый вид — тростник сахарный (*S. officinarum*) — широко культивируют в Бразилии, на Кубе, в Центральной Америке, Китае, Индии, в СССР — на юге Таджикистана. Стебли содержат до 15—20 % сахара. Используют для получения сахара, рома, спирта, патоки. На территории нашей страны (в поймах рек Сырдарья, Амударья) произрастает дикий сахарный тростник (*S. spontaneum*), используемый в качестве одной из родительских форм для получения новых сортов.

Признаки отличия злаковых от осок (род *Carex*)

Злаковые

1. Стебель цилиндрический, внутри полый, состоит из хорошо выраженных узлов и междоузлий; выполненные стебли имеют только виды родов кукуруза, сахарный тростник и сорго
2. Влагалища чаще открытые; на границе листовой пластинки и влагалища более или менее выраженный язычок
3. Соцветия и цветки обоеполые, исключения крайне редки (вид рода кукуруза)
4. Плод — зерновка

Осоки

1. Стебель чаще всего трехгранный, без полости, слабо дифференцирован на узлы и междоузлия
2. Влагалища почти всегда замкнуты, язычок отсутствует
3. Соцветия и цветки чаще раздельнополые
4. Плод — трехгранный, шаровидный или сплюснутый орешек

Вопросы для самоконтроля

1. Каков жизненный цикл покрытосеменных?
2. Каково происхождение цветка (эвантова теория)?
3. Каковы примитивные признаки структуры цветка в свете эвантовой теории?
4. Каковы признаки различия между покрытосеменными и голосеменными?
5. На какие классы делят покрытосеменные и каковы основные признаки этих классов?
6. После изучения каждого из семейств необходимо ответить на следующие вопросы:
 - а) объем семейства;
 - б) место семейства в эволюционном ряду;
 - в) географическое распространение представителей семейства;
 - г) экология представителей семейства;
 - д) строение вегетативных и репродуктивных органов у представителей семейства;
 - е) важнейшие роды и виды, входящие в состав семейства;
 - ж) хозяйственное значение представителей семейства.

Глава 7. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЦАРСТВА РАСТЕНИЙ

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

Происхождение и эволюцию царства растений нужно рассматривать в связи с историей развития Земли, которую принято изображать в виде следовавших одна за другой шести *геологических эр*. Это катархеозойская, археозойская, протерозойская, палеозойская, мезозойская и кайнозойская эры. Их, в свою очередь, делят на *геологические периоды*. Каждая из эр имеет определенные осадочные породы, в которых находят окаменелые остатки и отпечатки растений. Изучение последних позволило установить общую картину эволюции органического мира, а иногда и воспроизвести (реставрировать) особенности строения вымерших растений.

В *катархеозойскую эру* (более 4,5 млрд. лет назад) в Мировом океане развивались физико-химические процессы, создавшие условия (субстрат и материал) для возникновения жизни.

Считают, что жизнь на нашей планете возникла в Мировом океане в *археозойскую эру* (2,7—4,5 млрд. лет назад). Более точно установить, когда появились первые растительные организмы, пока не удалось. Остатки древнейших растений из-за простоты их студенистого плазматического тела не дошли до нас в окаменелом состоянии, они бесследно исчезли. Но продукты их жизнедеятельности в виде разнообразных пород бактериального и водорослевого происхождения, а также остатки аминокислот, которые входили в состав белковых тел первичных организмов, сохранились. Это были примитивные формы жизни — предклеточные, одноклеточные, предъядерные, одноклеточные ядерные и колониальные (рис. 261).

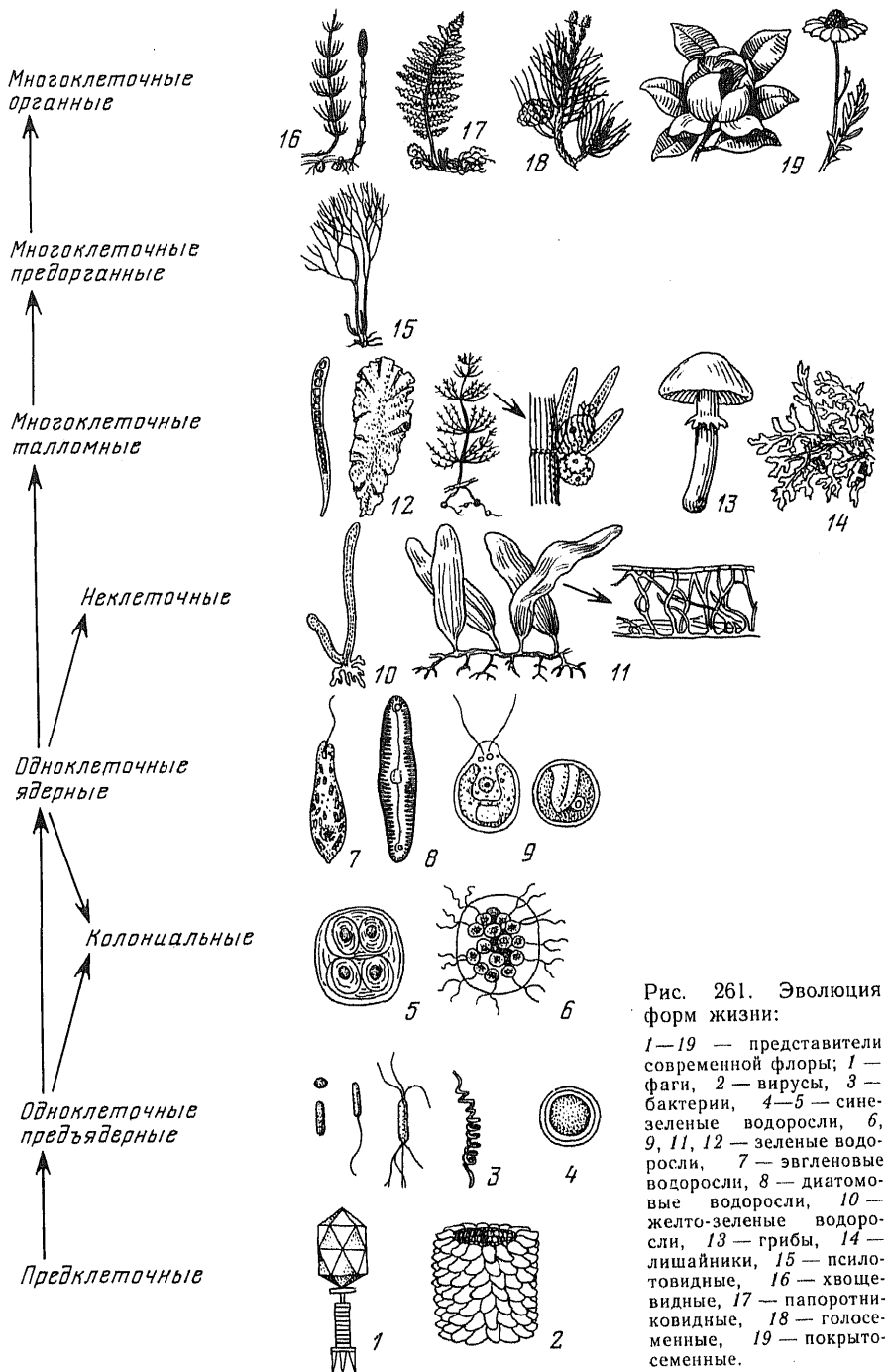


Рис. 261. Эволюция форм жизни:

1—19 — представители современной флоры; 1 — фаги, 2 — вирусы, 3 — бактерии, 4—5 — синезеленые водоросли, 6, 9, 11, 12 — зеленые водоросли, 7 — эвгленовые водоросли, 8 — диатомовые водоросли, 10 — желто-зеленые водоросли, 13 — грибы, 14 — лишайники, 15 — псилоитовидные, 16 — хвощевидные, 17 — папоротниковидные, 18 — голосеменные, 19 — покрытосеменные.

Развитие жизни на Земле шло очень медленно, особенно в археозойскую и протерозойскую эры, составляющие более половины всего геологического летоисчисления. Так, по данным палеонтологов, только в *протерозойскую эру* (570—2700 млн. лет назад) определились две основные линии эволюции живой природы, различающиеся по способу питания: автотрофные (царство растений) и гетеротрофные (царство животных) организмы. В эту же эру наряду с широким развитием одноклеточных и колониальных синезеленых водорослей появляются красные и зеленые водоросли (рис. 262), новые группы бактерий, например железобактерии.

Важнейшие события в истории развития царства растений произошли в силурийском и девонском периодах *палеозойской эры* (230—570 млн. лет назад). В *силурийском* периоде (405—440 млн. лет назад) появились риниовидные — первые сухопутные растения (рис. 263). Это были еще небольшие (15—20 см в высоту) растения. Они нередко покрывали сушу сплошным ковром. Возможно, что в это время уже существовали грибы, мхи, лишайники. В *девонском* периоде (360—405 млн. лет назад) произошло массовое расселение высших споровых. Они достигли больших размеров. Чередование фаз в жизненном цикле (гаметофит и спорофит), установившееся тогда у многих растений, оказалось очень полезным для них, так как позволило часть жизни проводить в воде (гаметофит), а другую часть — на суше (спорофит). Сухопутный образ жизни у спорофита способствовал развитию надземной части, образовались проводящие пучки. Важнейшим стимулом эволюции



Рис. 262. Происхождение и эволюция водорослей.

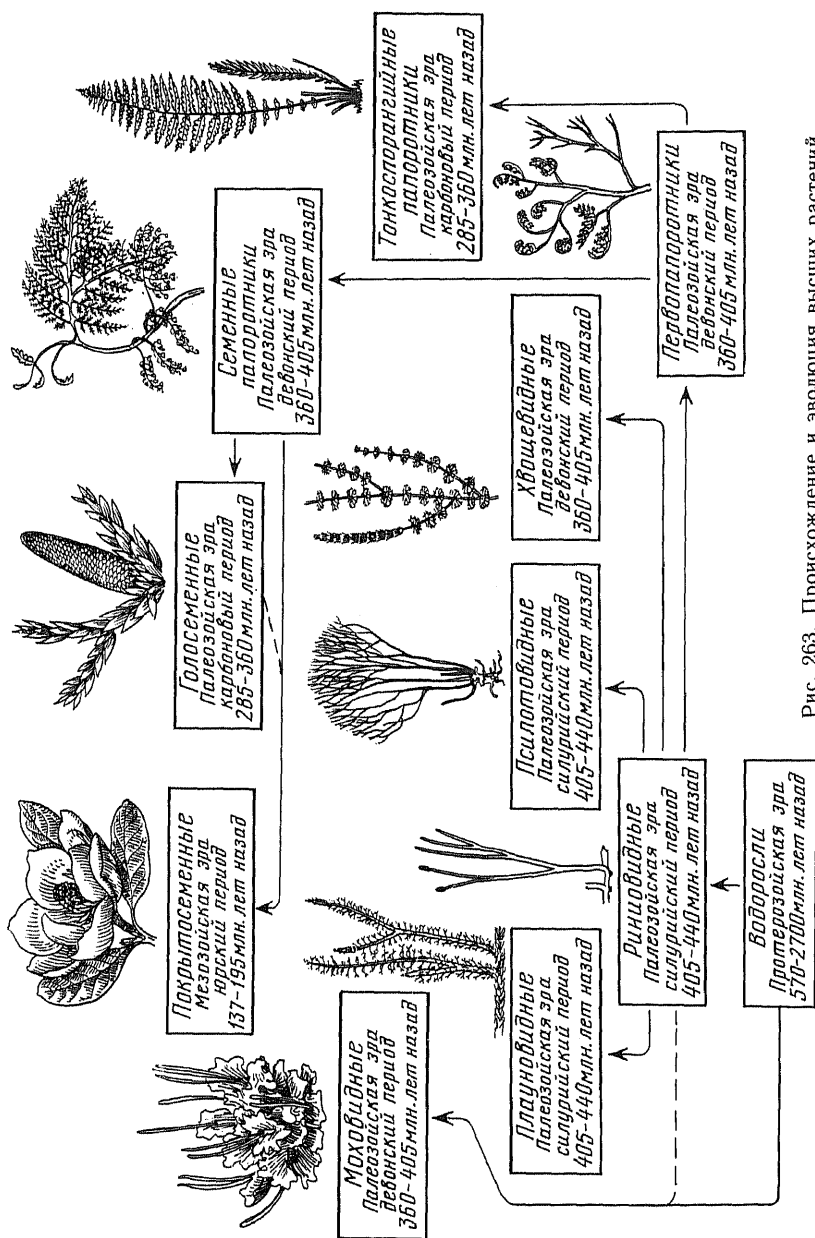


Рис. 263. Происхождение и эволюция высших растений.

растений на суше послужила возможность естественной гибридизации. В *карбоновом* периоде (285—360 млн. лет назад) сформировались семенные папоротники и представители хвощевидных — каламиты, появились близкие к хвойным кордаиты, достигавшие 30 м высоты. Всюду, где была илистая, пропитанная водой почва, эти деревья формировали леса. Немало их было по берегам лагун. Подмытые водой, особенно во время разливов, деревья падали, покрывались наносами. Огромные скопления их подвергались разложению без доступа воздуха и превращались в залежи каменного угля. В *карбоновом* периоде риниовидные исчезли. В это отдаленное время суша Земли в световом и тепловом отношении была однотипной, так как относительно небольшая поверхность ее омывалась безбрежной теплой акваторией и многократно пересекалась широкими полноводными реками и заболоченными пространствами. На поверхность суши эффективно действовало также внутреннее тепло Земли. Кроме того, атмосфера была до предела насыщена влагой, тучи непроницаемым слоем окутывали Землю. Все это способствовало выравниванию климата в приполярных участках континентов. В *пермском* периоде (230—285 млн. лет назад) большинство семенных папоротников, древовидных плауновидных и кордаитов вымерло, плауновидные и хвощевидные начали исчезать, зато началось развитие новых видов голосеменных, в том числе саговниковых, предков современных араукариевых и других хвойных и гинкговых. В конце пермского периода господствовали голосеменные.

В *триасовый* (195—230 млн. лет назад) и в основном в *юрский* (137—195 млн. лет назад) периоды *мезозойской* эры (67—230 млн. лет назад) флора голосеменных значительно обогатилась. Леса *юрского* периода состояли из саговниковых, гинкговых, араукариевых. В изобилии развивались мхи, появились кэйтониевые, которые имели гомологи настоящих плодolistиков и ягодovidные плоды. В *меловом* периоде (67—137 млн. лет назад) началось развитие покрытосеменных. Появление их было важным поворотным этапом в истории растительного и животного царств. Древесные покрытосеменные — магнолия, лавр, платан, эвкалипт, фикус, тополь, ива, бук, виноград и другие — завоевывали большие пространства на Земле. Тогда же распространились и древовидные однодольные — пальмы. Из травянистых растений в результате приспособления к новым условиям выделились водяные формы.

В *кайнозойскую* эру (0—67 млн. лет назад) покрытосеменные достигли мощного развития. Два первых периода этой эры — *палеогеновый* (67—25 млн. лет назад) и *неогеновый* (25—0,7 млн. лет назад) отличались теплым климатом. Уже тогда ландшафт поверхности Земли напоминал современный. Появились лиственные леса. Среди древесных пород распространились хлебное дерево, инжир, мирт, дуб, клен, ясень, грецкий орех и др. Хвойные имели важнейшее значение в образовании чистых и смешанных лесов (с примесью лиственных пород). Сформировалась богатая

травянистая флора. В следующий — *четвертичный* (современный) период, насчитывающий около 0,7 млн. лет, произошло резкое изменение климата Земли в сторону понижения температуры и увеличения количества осадков. Это привело к колоссальному накоплению льдов в высоких широтах, в частности в Северном полушарии. Эта громада льдов двигалась к югу. Началась ледниковая эпоха. Во время наибольшего оледенения ледники доходили до центральной части Европы. На территории, занимаемой теперь Украиной, они по Днепру спускались к нынешним Днепропетровской и Житомирской областям. Появились холодостойкие растения. Конец неогенового периода связан с появлением и развитием человека, который стал новым фактором, способствовавшим изменению состава растительности: введение в культуру полезных растений положило начало вытеснению дикой растительности.

Таким образом, в истории развития растительного мира можно выделить три периода: *водорослевый* (протерозойская эра — первая половина палеозойской), *высших споровых* (вторая половина палеозойской эры), *семенных* — голосеменных (первая половина мезозойской эры) и покрытосеменных (от второй половины мезозойской эры до наших дней).

ПЕРВЫЕ СУХОПУТНЫЕ ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

По данным палеонтологии, первенцы суши — риниовидные, появившиеся около 400 млн. лет назад. Их предками были водяные растения, вероятно, высокоорганизованные зеленые водоросли, типа харовых. Риниовидные произрастали в основном на болотистых местах. Вегетативное тело их — телом — известно только в ископаемом состоянии. Структура предбегающего тела риниовидных позволяет легко представить переход от верхушечного (дихотомического) ветвления к боковому с моноподиальным нарастанием, наблюдаемому у многих групп высших растений (см. рис. 177). Подземная часть телом напоминает корневище с одноклеточными ризоидами.

Риниовидные дали начало другим высшим споровым (см. рис. 263). Происхождение моховидных достоверно не установлено. Одни ученые считают, что они произошли от риниовидных; другие связывают их появление с зелеными водорослями. Последняя точка зрения более предпочтительна. Так или иначе моховидные представляют собой тупиковую линию эволюции.

ПЕРВЫЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

Вопрос о происхождении покрытосеменных и их предполагаемых предках неустанно тревожит ученых. Огромные усилия для его разрешения предпринимали с начала текущего столетия. Внимание к покрытосеменным связано с исключительным значением, которое они имеют в жизни природы и в хозяйственной деятель-

ности человека. Только с появлением на Земле покрытосеменных возникли условия развития млекопитающих и самого человека, так как до этого на Земле не было пищи.

Происхождение покрытосеменных обычно связывают с проблемой появления цветка. Имеется несколько теорий происхождения цветка. В наши дни наиболее обоснованной и единственно вероятной надо считать эвантову теорию, которая затем сомкнулась со стробилярной, выводящей цветок из шишки голосеменных.

Таким образом, родоначальником покрытосеменных могут быть только голосеменные. В качестве возможных предков покрытосеменных выдвигали все известные порядки голосеменных. Некоторые из вероятных родоначальных форм были отвергнуты по причине более высокой микроскопической организации тела (наличие сосудов у гнетовых), чем у примитивных групп покрытосеменных (отсутствие сосудов). Если придавать решающее значение структуре древесины, то единственно возможными предками могут быть примитивные саговники или беннеттиты. Но для столь ответственного вывода учет признаков только микроскопической структуры тела явно недостаточен. Необходимо привлечь к сопоставлению и анализу более широкий круг надежных признаков общей организации, в частности строения репродуктивных органов. Тщательный сравнительный анализ шишек, микроспорангиев и семязачатков голосеменных показал, что из числа известных голосеменных наиболее вероятный родоначальник покрытосеменных — или семенные папоротники, или беннеттиты. Высказывали также очень интересное предположение, что беннеттиты и покрытосеменные имели общего предка. В происхождении цветка покрытосеменных доказывали участие беннеттитов, так как первичную модель обоеполого цветка можно вывести только из обоеполой шишки. Такие шишки из всех ныне известных голосеменных имеют только беннеттиты. Многие видные представители классической филогенетической систематики пришли к выводу, что покрытосеменные имеют родственные связи как с семенными папоротниками, так и с саговниками и беннеттитами. Однако ни одна из гипотез происхождения покрытосеменных неспособна объяснить «поразительный факт» (по выражению Ч. Дарвина) появления их в Северном полушарии как бы внезапно в огромном количестве и видовом разнообразии на всех континентах. Также остается открытым вопрос о месте их изначального появления.

В 1954 г. новую теорию эволюции покрытосеменных, принципиально отличную от предыдущих, выдвинул крупный ботаник-географ и систематик-эволюционист М. Г. Попов. В основе этой теории лежит отдаленная гибридизация, совершавшаяся в начале мелового периода. Автор исходил из постулата, что гибридизация, имеющая колоссальный размах в наши дни при создании новых сортов растений, играла еще большую роль в процессе видообразования в отдаленные геологические эпохи. На основании морфологического анализа систематических групп архегониаль-

ных он пришел к выводу, что среди них господствуют три основных типа структуры тела: *филлофитный*, когда преобладает система стеблей, стебли не ветвятся или слабо ветвятся, метамерия не выражена (папоротниковидные, беннеттиты); *артрофитный*, или членистый, когда преобладает система скелетных осей, хорошо выражена метамерия побегов (хвощевидные, гнетовые), *микрофильный* — мелколистный, разобченный между разными систематическими группами, наиболее ярко представлен у плауновидных. В соответствии с этим в качестве исходной родительской пары М. Г. Попов выдвинул беннеттиты и гнетовые. В результате столь отдаленной гибридизации одновременно вследствие расщепления образовался целый веер семейственных типов покрытосеменных со смешанным типом структуры тела.

Так как первичные семейственные группы были представлены древесными (одревесневающими) видами, то позоная эволюция была в основном соматической: от деревьев к травам. Последние формировались в двух линиях: в высоких северных широтах — холодоустойчивая, или криофильная (многолетние травы), в более южных, степных районах — засухоустойчивая, или аридная (однолетники).

Теория гибридогенного происхождения покрытосеменных объясняет одновременное появление покрытосеменных сразу в разных районах тропической зоны, внезапное возникновение многих семейственных типов, определяет геологическое время появления родоначальника первичных покрытосеменных, отвечает на многие другие вопросы. Она открывает путь к построению филогенетической системы.

ПРИЧИНЫ МНОГООБРАЗИЯ ВИДОВ И ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Царство растений представлено необозримым разнообразием, которое в ходе эволюции непрерывно увеличивается. Это положение легко подтверждается статистическими данными — количеством видов, входящих в подцарства.

	Количество видов
Подцарства Предклеточные и Талломные предъядерные (отделы Вирусы, Бактерии, Сине-зеленые водоросли)	3600
Подцарство Талломные ядерные беспластидные (отделы Грибы, Слизевики)	100 000
Подцарство Талломные ядерные пластидные (6 отделов Водорослей, отдел Лишайники)	52 000
Подцарство Предпобеговые архегонияльные (отделы Риниовидные, Псилотовидные, Моховидные)	35 000
Подцарство Побеговые архегонияльные (отделы Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные)	50 000
Подцарство Побеговые пестичные (отдел Покрытосеменные)	250 000—300 000

Наиболее эволюционировавшая систематическая группа — отдел Покрытосеменные — насчитывает самое большое число видов — около 300 тыс. Это колоссальное разнообразие видов увеличивается за счет внутривидового многообразия (полиморфизма): подвидов, рас, популяций. Кроме того, нередко один вид содержит несколько четко различающихся жизненных форм, дислоцированных в разных участках ареала.

Внутривидовой полиморфизм в рамках разных систематических групп вызван различными причинами: в одних случаях — гибридизацией, в других — приспособлением растений к разнообразным, особенно экстремальным * условиям среды. Одним из наиболее ярких примеров может служить род полынь (*Artemisia*). Виды его в Северном полушарии распространены почти повсеместно: от жарких пустынь до арктических широт и высокогорий. Они способны заселять территории, недоступные для других покрытосеменных. Ответные реакции на сильную засуху, засоленность почвы, на высокие и низкие температуры выражены в изменении макроструктуры тела растений и репродуктивных органов, а также микроскопической структуры и физиологических свойств. Так, у видов одного из подродов (*Seriphidium*) возникает своеобразная структура обертки, полностью изолирующая цветки соцветия от влияния иссушающего воздуха пустыни; венчик цветка во время опыления, оплодотворения и на ранних этапах образования плодов всегда закрыт, зубцы его сходятся верхушками и заклеены выделениями эфирного масла. С усилением защиты основных органов цветка от иссушения (высоко в горах — от холода) развиваются клейстогамия, а следовательно, и самоопыление; в период летней засухи затухают физиологические процессы, растения находятся в состоянии скрытой жизни — анабиоза, лишь после осенних дождей они вновь проявляют признаки жизни — образуют мелколистные стерильные побеги; вырабатывается ксероморфная структура тела, проявляющаяся во внешнем габитусе, в густом опушении из волосков или железок; в связи с общей ксерофилизацией в органах растений накапливается огромное количество разнообразных эфирных масел. По существу, у полыней можно наблюдать все стадии становления новых видов.

Причиной полиморфизма видов, а следовательно, развития формообразовательного процесса служит также апогамия — бесполое размножение. Один из общеизвестных примеров полиморфизма на этой почве — род ястребинка (*Heiraceum*), объединяющий 600 видов.

Нужно отметить, что в приведенных случаях, как и в других, когда процесс возникновения новых морфологических признаков и физиологических свойств ведет к формообразованию, оно совершается обязательно под контролем генетического кода наследственности.

* Крайние условия существования.

Можно констатировать, что виды, эволюционно более молодые, возникшие на основе гибридизации, экспансирующие в природе, менее консервативны, тогда как виды древние, стабилизированные географически и экологически, более стабилизированы и морфологически. Следовательно, у разных видов размах внутривидовой дифференциации различен. Естественно, что большой размах внутривидовой дифференциации — свидетельство процветающих видов, высокого потенциала формообразовательного процесса и экспансии.

Большой размах формообразовательного процесса наблюдают у некоторых групп возделываемых растений под влиянием целенаправленной селекционно-генетической работы. Он заметно ускоряется с применением химических, лучевых или термических воздействий. На базе некоторых видов возделываемых растений создано огромное число сортов. Сходные сорта затем объединяют в группы разных рангов, вплоть до подвидов и новых возделываемых видов, именуемых культигенами. Так, на базе природного вида — капуста огородная (*Brassica oleracea*) — селекционеры и генетики создали целую серию внутривидовых таксонов: капуста брюссельская, капуста кочанная, капуста савойская, кольраби и др. (см. рис. 236). Одни систематики рассматривают их в качестве разновидностей, другие — подвидов, третьи — видов. На основе природного вида — сельдерея пахучего (*Apium graveolens*) — уже создано три группы сортов: листовые, черешковые и корнеплодные. Эти группы имеют четкое различие по структуре тела, и теперь уже их рассматривают в качестве особых разновидностей. Как и разновидности капусты, они находятся на пути обособления в самостоятельные виды.

Таким образом, в природе и в культуре легко наблюдать все этапы формообразовательного процесса, под которыми понимают зримые качественные преобразования группы растений (популяции). Они выражаются в изменении структуры тела растения и его репродуктивных органов, а также физиологических свойств.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

ЭВОЛЮЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Размножение как свойство живой материи существовало на самых ранних этапах ее развития. Одновременно с развитием растений от первоначальных форм жизни до современных эволюционировали и способы размножения. Эволюция размножения стала важной движущей силой общей эволюции царства растений и привела к возникновению новых специализированных органов.

Бесполое размножение — наиболее древний и, несомненно, из-

начальный способ размножения. Оно представлено у всех групп растений, включая покрытосеменные.

Наиболее примитивный способ бесполого размножения — *вегетативное*. Его наблюдают на самых ранних этапах развития жизни — у доклеточных. У многих предъядерных (например, у бактерий) это и сейчас единственный способ размножения. Каждая крупная естественная группа растений нередко обладает свойственными только ей формами вегетативного размножения. Так, у сине-зеленых водорослей это гормогонии, у лишайников — изидии и соредии, у грибов — хламидоспоры и почкование, у некоторых моховидных — выводковые тельца (см. рис. 139, 159, 176, 180). Наиболее разнообразны формы вегетативного размножения у высших растений, особенно у покрытосеменных.

Велико разнообразие спор *собственно бесполого* размножения. В процессе эволюции они утратили способность воспроизводить новую особь, сходную с материнской (спорофит), а дают начало новому поколению (гаметофиту).

Половое размножение возникло на очень ранних этапах эволюции, но время его появления точно не установлено. У некоторых современных примитивных групп растений половой процесс неизвестен. Не вызывает сомнений, что такие природные группы, как сине-зеленые водоросли и большинство бактерий, никогда не имели полового размножения. Другие, например некоторые грибы, возможно, утратили его. Половой процесс утрачен и у некоторых высокоорганизованных растений, например у покрытосеменных (партеногенез). В настоящее время наука еще не располагает достаточными данными для воспроизведения полной картины эволюции полового процесса у растений. Твердо установлено, что у растений, стоящих на более низкой ступени эволюции, половой процесс протекает в более примитивной форме, чем у растений, стоящих на более высокой ступени эволюции. Один из показателей уровня эволюции — специализация гамет. Наиболее примитивен *изогамный* половой процесс. Более высокий уровень — *гетерогамия*. Наиболее специализированным половым процессом считают *оогамия* (см. рис. 136). Мужская гамета теряет подвижность, приспособившись к наземным условиям жизни, и доставляется к яйцеклетке пыльцевой трубкой. Таким образом, у семенных растений половой процесс не связан с наличием водной среды, это — приспособление к сухопутному образу жизни.

Половое размножение развивалось не изолированно от бесполого, а во взаимной связи с ним. Каждая природная группа растений в жизненном цикле имеет свою закономерность смены бесполого и полового размножения. У многих низших растений смена ядерных фаз не выражена, спорофит почти полностью выпадает из жизненного цикла (диплоидна лишь зигота). В жизненном цикле некоторых низших растений и всех высших существует чередование спорофита и гаметофита. Степень их морфологической разнородности и преобладания в жизненном цикле служит важным

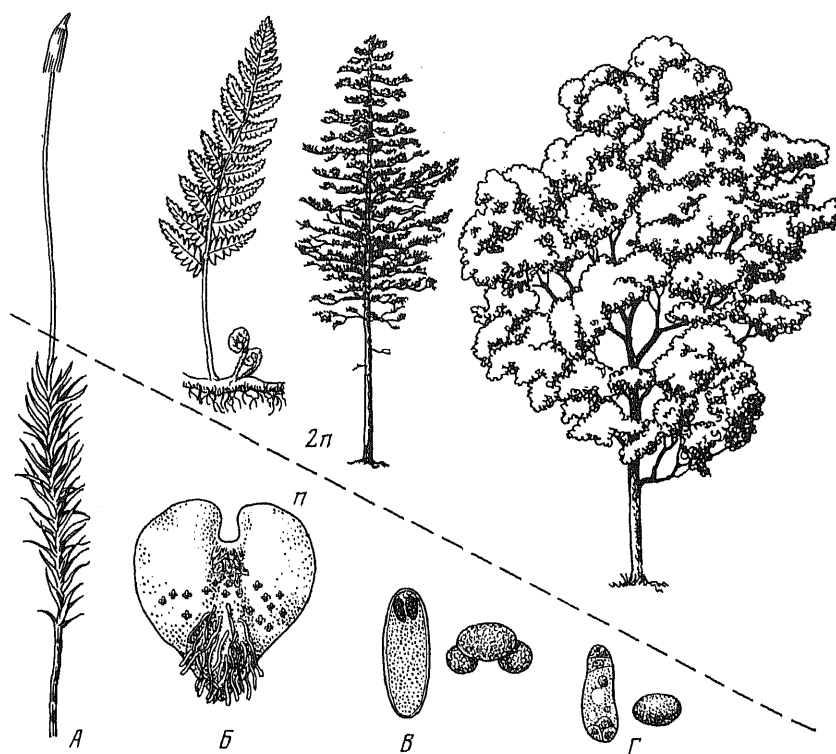


Рис. 264. Соотношение гаметофита и спорофита у различных групп высших растений:

А — моховидные, Б — папоротниковидные, В — голосеменные, Г — покрытосеменные.

показателем эволюционного уровня изучаемой группы растений. На основании работ В. Гофмейстера (1849, 1851) установлена важная *общая закономерность*: в процессе эволюции спорофит приобретает всё большее развитие и самостоятельность; гаметофит, напротив, все более редуцируется, полностью теряет свою самостоятельность и всецело зависит от спорофита, что и наблюдают у наиболее высокоорганизованных семенных растений — голосеменных и покрытосеменных (рис. 264). В. Гофмейстер, изучая жизненные циклы различных природных групп растений, показал, что между высшими споровыми и покрытосеменными нет такого большого разрыва, как предполагали ранее (см. рис. 186, 198).

ОНТОГЕНЕЗ

Онтогенез — это индивидуальное развитие растения от зиготы до естественной смерти. Онтогенез включает три периода: *предзародышевый* (проэмбриональный), *зародышевый* (эмбриональ-

ный), *послезародышевый* (*постэмбриональный*). У семенных растений онтогенез обычно наблюдают с момента прорастания семян и до полного отмирания растений.

Длительность онтогенеза у разных систематических групп растений неодинакова: у бактерий — десятки минут, у баобаба и секвойи — тысячи лет. Соотношение между ростом вегетативных органов и плодоношением в онтогенезе может быть различным. Существуют *монокарпические* растения — плодоносящие однократно, и *поликарпические* — плодоносящие многократно. К монокарпическим относят однолетние растения, двулетние, которые

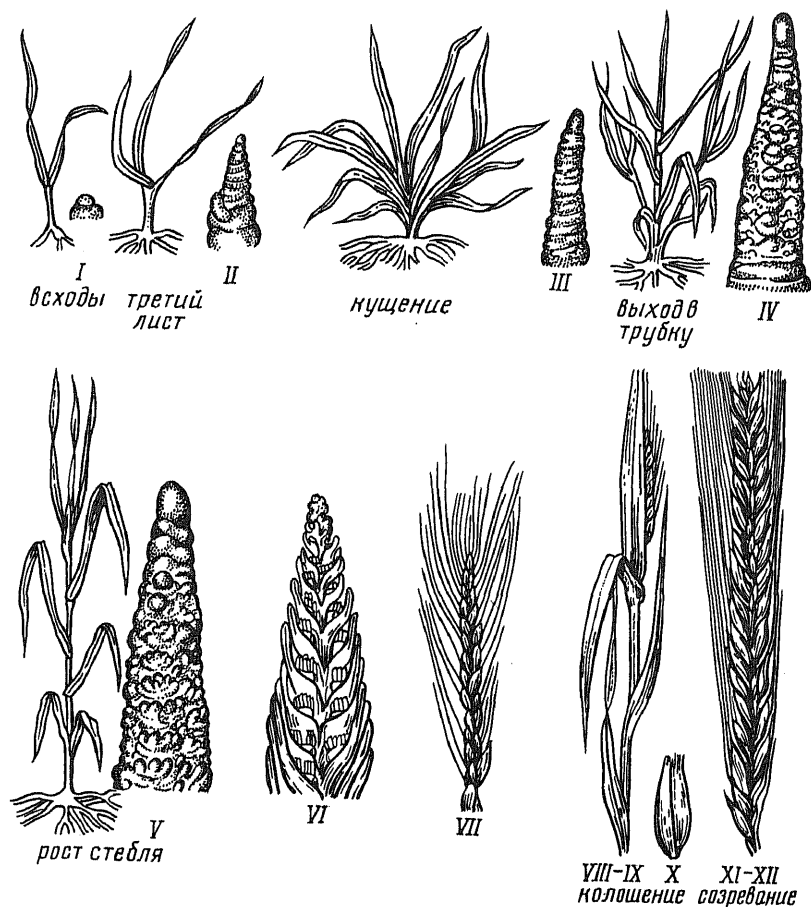


Рис. 265. Этапы органогенеза ячменя двурядного (по Куперман):

I — недифференцированный конус нарастания, II — дифференциация листьев и междоузлий стебля, III — дифференциация оси соцветия, IV — дифференциация лопастей соцветия, V — формирование цветковых бугорков, VI—IX — микро- и мегаспорогенез, гаметогенез, образование зиготы, X—XII — формирование плода.

цветут на второй год жизни (морковь, свекла), и даже некоторые многолетние, которые цветут лишь после многолетнего роста вегетативных органов, достигающих больших размеров (агавы, бамбуки). Монокарпические растения после цветения отмирают. К поликарпическим принадлежат многолетние растения, которые цветут и плодоносят каждый год. В то же время у них ежегодно идет рост вегетативных органов.

В ходе онтогенеза растение последовательно проходит определенные *фазы*. У разных групп растений эти фазы могут быть различными, характерными для данной группы. Например, у однолетних двудольных отмечают прорастание семян, всходы, первую пару настоящих листьев, формирование побега, бутонизацию, цветение, плодоношение; а у однолетних злаков — прорастание семян, всходы, кушение, выход в трубку, колошение, цветение, налив и созревание зерновки (рис. 265). При бесполом размножении онтогенез начинается с деления материнского организма или возникновения специализированной клетки или группы клеток (например, выводковой почки), из которых формируется зачаток нового организма.

Для возделываемых растений важно знать закономерности заложения и срок формирования в онтогенезе отдельных органов растений. Ф. М. Куперман и ее сотрудники провели фундаментальные исследования и разработали методику контроля за темпами последовательного заложения и формирования органов — этапами органогенеза. Пользуясь этой методикой, агроном получает информацию о формировании урожая и делает выводы о необходимости активного воздействия на убыстрение или замедление темпов органогенеза.

ФИЛОГЕНЕЗ

Филогенез охватывает эволюцию растений, начиная с археозойской эры (примерно 4,5 млрд. лет назад), когда появились первые неклеточные и безъядерные формы жизни, и до настоящих дней. Можно говорить также о филогенезе какой-либо конкретной систематической группы любого ранга, начиная от отдела и кончая видом. В процессе эволюции различные систематические группы возникали в определенной последовательности (см. рис. 261). Наконец, можно изучать филогенез отдельных структур (филоморфогенез) или физиологических свойств растений.

Между филогенезом и онтогенезом установлена взаимосвязь, сформулированная Э. Геккелем (1866 г.) в виде закона, названного *биогенетическим*: в ходе онтогенеза наблюдают воспроизведение (повторение, рекапитуляции) некоторых фаз развития, которые были свойственны предкам. Так, в онтогенезе моховидных из споры вырастает протонема, по структуре напоминающая зеленую водоросль, из которой затем формируются типичные для каждого вида гаметофиты (см. рис. 182). Это свидетельствует о том, что

предками моховидных были водоросли, вероятно зеленые. У многих папоротниковидных первые листья имеют дихотомическое жилкование, свойственное первопапоротникам. Сеянцы лиственницы несколько первых лет бывают вечнозелеными. Первые листья у некоторых цитрусовых сложные, а более поздние представлены одной листовой пластинкой.

Нельзя, однако, сводить онтогенез к повторению филогенеза. В ходе онтогенеза под влиянием факторов внешней среды, а также гибридизации возникают новые признаки структуры и физиологические свойства, которые закрепляются наследственно. В результате таких изменений в филогенезе образовались экологические группы и различные жизненные формы растений.

Вопросы для самоконтроля

1. Когда и где возникла жизнь на Земле? Как шла эволюция царства растений?
2. Каковы первые сухопутные высшие растения? Каково происхождение покрытосеменных?
3. Каковы причины разнообразия видов и жизненных форм покрытосеменных?
4. Какова эволюция размножения растений?
5. В чем эволюционное преимущество полового размножения?
6. Какова связь бесполого и полового размножений? Каково эволюционное значение морфологической разнородности спорофита и гаметофита в жизненном цикле и доминирования спорофита?
7. Какова связь между филогенезом и онтогенезом? О чем говорит биогенетический закон?

Часть третья

ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ (фитогеографии)

География растений — это важный раздел ботаники, задача которого состоит в изучении распространения и распределения растений на нашей планете, в установлении причин и закономерностей этого распространения, в изучении истории флоры континентов и мировой акватории. Происхождение и ход исторического развития флоры и ее отдельных компонентов (видов) — необходимая научная основа использования и охраны последних. Обогащение ассортимента возделываемых сельскохозяйственных культур путем интродукции* немислимо без учета ботанико-географических предпосылок. Для решения этих задач необходимо использовать выводы, а также применять методы ряда смежных наук: исторической геологии и палеонтологии, физиологии и морфологии растений и т. д. География растений — часть более общей науки биогеографии, которая исследует распространение в биосфере организмов и их естественных сочетаний — биоценозов**.

Объем и задачи географии растений одни ученые представляют широко, другие — более узко. Родоначальники географии растений К. Вильденов, А. Гумбольдт понимали ее как крупную комплексную науку и выделяли три основных раздела: *флористическую, экологическую и историческую географию*. Каждый из этих разделов представляет особую науку со своими задачами и методами работы. Но все они связаны между собой и со смежными ботаническими науками, прежде всего с систематикой.

Глава 8. ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ

Задача флористической географии или флорологии состоит в изучении распространения видов или систематических единиц более высокого ранга (родов, семейств) и их совокупностей — флор.

Флора — исторически сложившееся сочетание видов растений на определенной территории. Основной метод изучения их — *ареалогический*.

* Перенос растения из одного района в другой.

** Совокупность растений и животных, населяющих данную территорию и связанных друг с другом сложными биотическими взаимоотношениями, включая биоценотический отбор видов.

Ареал — это часть поверхности суши или акватории, в пределах которой встречаются данный вид. В зависимости от поставленной задачи можно изучать ареал систематической единицы любого ранга (вид, род, семейство и т. д.).

Основа всякого ботанико-географического исследования заключается в установлении ареалов изучаемых видов (флористическая география), изучении истории становления и развития ареала (историческая география) и установлении закономерности распределения изучаемого вида в пределах ареала (экологическая география).

Для большей наглядности и удобства изучения ареал принято изображать на географических картах, где отмечают все известные пункты нахождения изучаемого вида. Особенно тщательно отмечают крайние пункты (в направлении всех стран света), за пределами которых данный вид не встречаются. Затем эти крайние пункты соединяют замкнутой линией, которая очерчивает площадь распространения, то есть ареал, данного вида.

Каждый вид возник лишь однажды на определенной территории, которую называют *центром происхождения* вида. Отсюда он расселялся, пока не встречал непреодолимую преграду — горный хребет, море, неподходящие условия, конкуренцию других видов. Размеры ареалов различных видов сильно варьируют. Есть *растения-космополиты*, ареалы которых охватывают все континенты мира (кроме Антарктиды). Наибольшее число космополитов — водяные растения, что объясняется однородностью водной среды (виды родов; тростник — *Phragmites*, рдест — *Potamogeton*, чистуха — *Alisma* и др.) или же сорные и мусорные (рудеральные) растения, связанные с деятельностью человека (виды родов: звездчатка — *Stellaria*, крапива — *Urtica*, одуванчик — *Taraxacum*, подорожник — *Plantago* и др.). Другой крайностью считают виды, локализованные на определенных, большей частью небольших участках суши и нигде в других местах больше не встречающиеся. Их называют *эндемичными*. Примеры таких видов: сосна пицундская — *Pinus pithyusa* (мыс Пицунда на Черноморском побережье Кавказа), пихта камчатская — *Abies gracilis* (Восточное побережье полуострова Камчатка), жень-шень — *Panax shin-seng* (Дальний Восток) и др.

Замечательный советский ученый Н. И. Вавилов и его сотрудники показали, что возделываемые растения, как и дикорастущие, ограничены в продвижении, то есть имеют определенные ареалы, и возможности человека в распространении сельскохозяйственных растений не беспредельны.

Различают *сплошные* ареалы, когда вид занимает одну территорию, и *разорванные (дизъюнктивные)*, когда вид занимает несколько явно разобщенных и настолько отдаленных друг от друга территорий, что обмен семенами или спорами между ними невозможен. Например: осока желтая — *Carex flava* (Северная Америка, Евразия), кислица обыкновенная — *Oxalis acetosella* (Европа и

Сибирь до Байкала, Дальний Восток, Северная Америка), роза иглистая — *Rosa acicularis* (Северная Америка, Евразия) и др.

Большинство разорванных ареалов возникло в результате преобразования сплошных из-за локального (местного) вымирания особей. Это вторичное явление. На возникновение разорванных ареалов существенно влияли исторические факторы (оледенение, движение материков). На разобщенных материках имеется много общих семейств, родов и даже видов, что можно объяснить теорией горизонтального перемещения материков (А. Вегенер). Согласно этой теории в палеозойской эре на Земле существовала единая материковая суша. В меловом периоде мезозойской эры (после появления покрытосеменных) от нее отделилась Австралия. Связь Африки с Индией и Южной Америкой продолжалась до начала кайнозойской эры, а связь Евразии с Северной Америкой — до четвертичного периода этой эры.

В рамках ареала индивидуумы, его слагающие, распределены неравномерно. В одних местообитаниях их могут встречать массами, в других — изредка, а в третьих — могут вовсе не встречать. Это и будет распределение вида внутри ареала, иначе, его *топография*. Отдельные, хорошо выраженные местообитания (биогеотопы), занятые изучаемым видом, называют *участками ареала*. Разные участки ареала, обособленные пространственно и заметно отличающиеся условиями обитания, нередко содержат более или менее обособленные внутривидовые формы данного вида — *экоотипы*, *хеморасы* и т. д.

Изучение ареалов позволяет представить географическое пространство растений на земном шаре. Одни семейства встречаются только в тропиках, другие — во внетропической зоне, некоторые есть только в Америке или Австралии. Изучение флор отдельных территорий дает материал для *флористического районирования*, для выделения на земной поверхности *флористических царств* и более дробных флористических пространственных единиц — областей, провинций, округов и т. д. Одна из наиболее общепринятых теорий деления суши Земли принадлежит Л. Дильсу, который выделяет шесть флористических царств.

Голарктическое (Holarctic), или *северное* (Borealis), царство — это почти сплошная масса суши, расположенная вокруг Северного полюса (циркумполярно), с господством представителей семейств: сосновые (*Pinaceae*), ивовые (*Salicaceae*), осоковые (*Cyperaceae*), лютиковые (*Ranunculaceae*). В его состав входит огромный континент Евразии, за исключением полуостровов Индокитай и Индостан, которые лежат к югу от тропика Козерога и некогда были островами в море Тетис. Сюда относят также северную нетропическую Африку (включая пустыню Сахару), а в Западном полушарии — почти всю Северную Америку.

К югу от голарктического царства между двумя тропиками (с небольшим заходом на север от тропика Рака и на юг от тропика

Козерога) простираются: в Восточном полушарии — палеотропическое царство, в Западном — неотропическое.

Палеотропическое (Paleotropis) по своей территории стоит на втором месте после голарктического. Оно занимает огромные пространства в Африке (к югу от пустыни Сахары, за исключением небольшой юго-западной оконечности континента), юго-западную часть Аравийского полуострова, Новую Гвинею, Новую Зеландию, Северное и Северо-Восточное побережье Австралии, тропические острова в Тихом океане (Филиппины, Малайский архипелаг, Фиджи, Самоа, Сандвичевы и др.). Несмотря на чрезвычайную расчлененность этого царства, палеоботанические данные свидетельствуют о единстве его флоры — наиболее древней и консервативной. Здесь распространены многочисленные виды семейств: пандовые (*Pandonaceae*), непентовые (*Nepenthaceae*), диптерокарповые (*Dipterocarpaceae*). Множество пальм — финиковая (род *Phoenix*), кариота (род *Cariota*), корифа (род *Corypha*), ливистона (род *Livistona*), каламус (род *Calamus*) и др. В аридных районах распространены суккуленты — молочай (род *Euphorbia*), алоэ (род *Aloe*).

Неотропическое (Neotropis) дислоцировано в Средней и Южной Америке (за исключением крайней южной части континента, Чили и Патагонии), в южной части полуострова Флорида, на Антильских островах. В флористическом отношении это наиболее древнее и наиболее самобытное царство. В его пределах сосредоточены ареалы семейств: кактусовые (*Cactaceae*), насчитывающие около 1800 видов; циклантовые (*Cyclanthaceae*), близкие к пальмовым, а также нескольких родов пальм, в частности кокосовой (род *Cocos*). Здесь распространены 40 видов хинного дерева (род *Cinchona*) и другие роды семейства мареновые (*Rubiaceae*). Особый колорит тропическим лесам придают разнообразные эпифиты. Одни из них относят к семейству бромелиевые (*Bromeliaceae*), другие — к семейству орхидные (*Orchidaceae*). Бромелиевые свойственны только влажным тропическим лесам Америки. Орхидные представлены здесь особенно широко. Некоторые роды встречаются только в тропической Америке.

Австралийское (Australis) — самое крупное из трех нетропических флористических царств в Южном полушарии. Занимает почти всю Австралию и остров Тасмания. Здесь сосредоточено около 10 тыс. видов покрытосеменных, из которых 8 тыс. эндемичны. Преобладающие семейства: бобовые (*Fabaceae*), миртовые (*Myrtaceae*), сложноцветные (*Compositae*), осоковые (*Cyperaceae*), злаковые (*Graminae*). Целый ряд семейств свойствен только Австралии. Около 300 видов составляют папоротниковидные. Как и в следующем флористическом царстве, здесь сформировались и преобладают ксерофитные типы растительности.

Капское (Carpensis) — самое маленькое флористическое царство, расположенное в юго-западной части Африки (к югу от реки Оранжевой и на восток до Драконовых гор). На этой небольшой

территории сосредоточено огромное число видов высших растений — около 15 тыс. Из них более 3 тыс. эндемичны. Для сравнения напомним, что на огромной территории СССР произрастает всего около 19 тыс. видов высших растений.

Антарктическое (Antarctis) — расположено на юго-западной оконечности Южной Америки, на Огненной Земле, Фолклендских островах, а также на островах Тристан-да-Кунья, Кемпбелла и др. В противоположность двум предыдущим царствам здесь преобладают леса, а на открытых местообитаниях — моховая тундра. Флора антарктических лесов небогата по числу видов — около 2 тыс., из которых 75 % эндемов. Флора антарктических островов крайне бедна. На некоторых из них произрастают всего 20—25 видов покрытосеменных. Явно преобладают споровые. Выше 62° ю. ш. растут лишь мхи, лишайники и водоросли.

Польский ботаник-географ В. Шафер выделяет еще седьмое флористическое царство — *средиземноморское* (Mediterranis).

Территория Советского Союза находится в голарктическом царстве. Флора его включает около 19 тыс. видов, объединяемых в 155 семейств. К семейству астровые принадлежит около 2 тыс. видов, к семейству бобовые — около 1,6 тыс. видов, к семейству мятликовые — около 1 тыс. видов, к семействам сельдерейные, капустные, розановые — около 0,7 тыс. видов.

Глава 9. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ

Экология — наука о взаимоотношениях живых организмов с окружающей средой и между собой. А. Гумбольдт определил экологию растений как ботанико-географическую науку. Термин «экология» предложил известный немецкий ученый-дарвинист Э. Геккель (1869). Развитие экологии растений в недрах ботанической географии связано прежде всего с именами А. Гризебаха, А. Энглера, О. Друде.

Экологическую географию растений подразделяют на: экологию видов, экологию растительных группировок, сельскохозяйственную экологию, фитоценологию. Во многих странах мира экологию понимают очень широко — как науку об экосистемах (биогеоценозах).

Жизнь высших растений тесно связана с окружающей средой, прежде всего с почвой и климатом. Зеленые растения получают из атмосферы углекислый газ, от солнца — энергию, а из почвы — воду и минеральные соли. Причем углекислого газа в атмосфере содержится всего 0,03 %, а необходимые растениям соли и влага находятся в почве в ограниченном и распыленном состоянии. Все это обуславливает необходимость для растений иметь большую поверхность поглощения. В ходе эволюции растения выработали колоссальную площадь соприкосновения с внешней средой (листья с атмосферой, корни с почвой), во много раз большую, чем у высших животных. Вот почему растения особенно быстро и тонко

реагируют на изменения условий жизни. В то же время и сами растения в ходе жизнедеятельности изменяют окружающую их среду. Хорошо известно, что лес с годами поднимается все выше и образует более густой полог. Это изменяет условия жизни для подлеска и травянистого покрова. По мере роста растения постоянно попадают в новые условия (например, корни проникают в более глубокие горизонты почвы). Реакция растений на условия среды давно привлекала внимание ученых как объект исследования.

Поднимаясь в горы с предгорных равнин, можно наблюдать не только смену растительных сообществ (степь, лес, субальпийские и альпийские луга, тундры), но и преобразование (трансформацию) структуры жизненных форм близких, а иногда одних и тех же видов. Влияние своеобразных условий жизни в высокогорье (низкая температура, физиологическая сухость, качество освещения и др.) приводит к тому, что деревья и кустарники приобретают приземистые формы, высокие травы становятся полурозеточными и розеточными (рис. 266). Г. Бонье при изучении таких трансформаций делил растения каждого предназначенного для исследования вида на две половины. Одну из них высаживали в долине, а другую — в горах на высоте 2300 м над уровнем моря. Результаты эксперимента поразительны. Так, топинамбур (*Helianthus tuberosus*), в обычных условиях высокое стройное растение, в высокогорье вырос в виде розетки мохнатых листьев, прижатых к почве. Более полно изучены изменения структуры и физиологических свойств растений при выращивании их на Памире на высоте 3600 м над уровнем моря. Помимо изменения структуры растений, в том числе и микроскопической, в них повысилась концентрация

сахаров и витаминов. Вследствие этого кормовые травы высокогорья отличаются очень высокой питательностью.

Приспособления растений к условиям местообитания можно наблюдать не только в горах, но и когда виды попадают в новые, достаточно контрастные условия. Это происходит и при изменении естественных условий обитания, и при интродукции растений. Если проросток горца земноводного сухопутной формы (*Polygonum am-*



Рис. 266. Влияние высоты над уровнем моря на солнцевет монетелистный: А — на равнине, Б — в горах (в одном масштабе).

phibium f. *terreste*) перенести с глинистых берегов в водную среду, то он за несколько недель приобретает признаки водяной формы (*P. amphibium* f. *aquatica*). Известный фитоэколог Йох. Варминг установил, что в холодную и пасмурную погоду могут возникать клейстогамные цветки. Именно поэтому растения на арктическом и альпийском участках ареала более приспособлены к самоопылению, чем особи этих же видов в других местобитаниях. Давно известно, что некоторые солончаковые растения (горчица морская — *Cakile maritima*, солерос травянистый — *Salicornia herbacea* и др.), произрастая на незасоленной почве, теряют характерные признаки солончаковых растений, например суккулентность. Земледельцы давно установили, что условия питания и правильно разработанная агротехника сельскохозяйственных культур сильно влияют на количество и качество урожая.

Следовательно, индивидуумы одного вида, произрастающие в разных условиях, в ходе онтогенеза реагируют на эти условия изменением структуры и функций. Изменениям подвержены как микроскопические структуры — величина клеток и межклетных пространств, относительная толщина коры, центрального цилиндра и сердцевины в осевых органах, соотношение палисадной и губчатой паренхимы в листьях, число устьиц на единицу поверхности листа и другие, так и макроскопические — макроструктуры побегов, корней, клубней и т. д.

Конечно, особи разных видов реагируют на изменения условий среды неодинаково. Так, некоторые несолончаковые растения (подорожник большой — *Plantago major*, лядвенец рогатый — *Lotus corniculatus*), будучи перенесенными на солончаковую почву или при поливе раствором хлористого натрия, приобретают облик суккулентов (толстые листья). Большинство же несолончаковых растений на сильнозасоленных почвах неспособно адаптироваться и погибает. Значит, далеко не все растения в равной степени способны реагировать изменчивостью на изменяющиеся условия жизни. Это зависит от разных причин: в одних случаях от пути эволюции данной группы растений и ступени эволюции, на которой они находятся, в других — от относительно легкой морфолого-физиологической подвижности или, наоборот, консерватизма, обусловленных происхождением и уровнем их генетической стабильности. При этом нужно отметить, что разнообразные формы изменчивости присущи в первую очередь вегетативным органам, а не репродуктивным, поскольку вегетативные органы и более долговечны, и более активны в отношении обмена веществ. В крайних условиях существования репродуктивное размножение бывает более или менее подавлено, и некоторые виды размножаются только вегетативным способом.

Важнейшее практическое значение экологии как науки — изучение условий, при которых можно получить максимальную продукцию хозяйственно ценных видов или участков растительного покрова. Только на основе строго достоверных экспериментальных

данных можно планировать допустимые нормы заготовок леса, технических или лекарственных растений в данной местности. Чрезмерные нормы заготовок или выпаса приводят к уничтожению природных растительных богатств. Масштабы заготовок фитомассы не должны превышать ее естественного прироста путем регенерации или семенного воспроизведения.

Экология имеет большое значение для практического земледелия. В разработке научно-теоретических основ отечественного земледелия, в организации и проведении экспериментальных полевых экологических исследований первостепенное значение имели работы русских ботаников-экологов В. В. Докучаева, Г. Ф. Морозова, С. П. Костычева, Г. Н. Высоцкого, Л. А. Иванова, В. Р. Вильямса, Б. А. Келлера, Е. П. Коровина, В. Н. Сукачева, П. А. Генкеля. Девиз отечественной экологической школы — освобождение сельскохозяйственного производства от стихий и капризов природы.

К. А. Тимирязев указывал, что основная задача земледельца состоит в том, чтобы создать для растения оптимальные условия существования — наилучшим образом обеспечить питание растений. В этом случае растение даст больший урожай плодов, семян, клубней. Чтобы удовлетворять потребности возделываемых растений, необходимо детально изучить их строение и жизнь. Отсюда и вытекает основная задача агронома. Она состоит в том, чтобы, тщательно изучив природу культивируемых растений, правильно подбирать и создавать такую среду, такие условия, при которых растения будут давать самый высокий урожай. Значит, современная агрономия должна строиться прежде всего на экологической основе. В нашем социалистическом государстве при высоком уровне механизации, химизации и электрификации сельского хозяйства агроном имеет большие возможности для создания растениям оптимальных условий существования.

Экологические факторы. Среда обитания растений складывается из отдельных элементов — *экологических факторов*. Они необходимы для существования растений и оказывают на них то или иное воздействие. Окружающая среда складывается из *живых (биотических)* и *неживых (физических)* факторов. Единицы территории с определенным комплексом неживых факторов называют *экотопами*. К ним можно отнести песчаные местности, каменистые осыпи и т. д. Экологические факторы могут влиять на растение непосредственно (тепло, влага, плодородие почвы) или косвенно (высота над уровнем моря, воздух, ветер).

Экологические факторы среды обычно подразделяют на следующие группы:

климатические — свет, тепло, воздух (его состав, движение), осадки, влажность воздуха, электрические явления;

почвенные — физические свойства, механический состав, химизм и микробиология почв и грунтов;

орографические — высота над уровнем моря, экспозиция (освещение солнцем) и крутизна склонов, характер рельефа;

биотические — вся совокупность организмов (животные, растения, микроорганизмы);

антропогенные — человек и его хозяйственная деятельность, влияющие непосредственно на растения и на другие экологические факторы.

Деление условий жизни на отдельные факторы и неизбежное в таком случае их противопоставление весьма условно, искусственно, а иногда и просто противоречиво. Поэтому необходимо всегда исходить из представления о тесной взаимосвязи и взаимопроникновении элементов среды, так как изменение одного из них неминуемо влечет за собой изменение других.

Физиологическое значение климатических и ряда почвенных факторов, необходимых для жизни зеленых растений, рассматривают в курсе физиологии растений. Но их количественное соотношение в различных условиях конкретной среды обитания и воздействие на растения в комплексе с другими факторами составляют предмет экологии.

Климатические факторы во многом определяют распространение видов.

Свет. Роль света в жизни растений очень велика, так как фотосинтез, а значит, и жизнь зеленых растений без него невозможны. Интенсивность света на поверхности Земли варьирует в широких пределах. Она зависит от времени года, времени суток, условий погоды, прозрачности атмосферы. Неравноценно в отдельных районах Земли и качество света, соотношение длинноволновых (красных) и коротковолновых (синих, ультрафиолетовых) лучей. Длительность дня в течение летнего периода увеличивается от экватора к полюсам.

Различные виды растений неодинаково реагируют на интенсивность света. Это позволило выделить две группы растений: *светолюбивые* и *тенелюбивые*. Но такие группы не всегда четко обособлены, так как существуют промежуточные растения, объединяемые в группу *теневыносливых*.

По отношению к продолжительности освещения обособились растения *длинного дня* (виды родов: пшеница — *Triticum*, рожь — *Secale*, овес — *Avena*, картофель — *Solanum* и др.) и *короткого дня* (виды родов: просо — *Panicum*, сорго — *Sorghum*, рис — *Oryza* и др.). Существуют растения, которые заметно не реагируют на длину дня (виды родов: томаты — *Lycopersicum*, горох — *Pisum* и др.). Это явление называют *фотопериодизмом*. Его надо учитывать при интродукции, так как растения короткого дня (южные) при длинном дне (в северных широтах) не зацветают.

Свет оказывает формирующее действие на растения. Оно проявляется в размерах, форме и структуре (макро- и микроскопической) световых и теневых листьев (см. рис. 104), а также во влиянии на ростовые процессы. Выросшие в притенении побеги всегда длиннее, чем находившиеся на свету, так как свет хотя и стимули-

лирует деление клеток, но задерживает их рост растяжением. В лесу деревья имеют более высокие, очищенные от ветвей стволы. В загущенных посевах травянистые растения склонны к полеганию. Сильно задерживают рост растений сине-фиолетовые лучи, поэтому растения, выросшие в горах, более приземистые, чем в долинах (см. рис. 266).

Вода в жизни растений имеет огромное значение: все физиологические процессы протекают при ее участии. На 50—90 % растения состоят из воды. Водоснабжение растений осуществляется в основном за счет двух источников: осадков (дождь, снег) и грунтовых вод. Распределение количества осадков по климатическим зонам и временам года неравномерно. Недостаток воды, приводящий к нарушению водного баланса растений, называют *засухой* (атмосферной и почвенной). Она вызывает длительное *завядание* растений, перегрев цитоплазмы (*запал*), влияет на формирование цветков и плодов (*захват*). Это в конечном счете значительно снижает урожай. От условий водоснабжения зависят внешний облик растений и их внутренняя структура. По отношению к влаге выделяют следующие группы растений: *ксерофиты*, *мезофиты*, *гидрофиты*, *сигрофиты* (см. с. 100—101).

Тепло. С температурой непосредственно связаны как начало и темп, так и торможение и прекращение физиологических и биохимических процессов — прорастание семян, рост, фотосинтез, дыхание и др. Различают *минимальную* (наименьшую), *оптимальную* (наилучшую) и *максимальную* (предельно высокую) температуру, при которой протекает тот или иной процесс.

Различные виды растений по-разному реагируют на низкие и высокие температуры. Тропические растения страдают от холода уже при 2—5 °C, а в Верхоянске при средней температуре января — 50 °C растут леса. Многие растения, захваченные осенью морозом, продолжают нормальный рост весной (виды родов: земляника — *Fragaria*, звездчатка — *Stellaria*, фиалка — *Viola*; сем. злаковые — *Gramineae* и др.). Наибольшей *жаростойкостью* (выносливостью к высоким температурам) отличаются ксерофиты (см. с. 100).

Тепловой фактор — ведущий в зональном распределении растений на территории земного шара и в поясном распространении растений в горах. Общую сумму положительных температур или среднюю температуру данной местности не считают надежными показателями возможности возделывания или интродукции того или иного вида. Для этого надо знать продолжительность периода благоприятных для нормального роста и развития растений температур, а также время наступления и продолжительность минимальных и максимальных температур, так как разные виды имеют разную продолжительность вегетационного периода.

Под воздействием низких температур формировались низкорослые (береза карликовая — *Betula nana*), стелющиеся (кедровый стланник — *Pinus pumila*, можжевельник туркестанский —

Juniperus turkestanica), подушкообразные (виды родов: астрагал — *Astragalus*, камнеломка — *Saxifraga*) формы древесных и кустарниковых растений. Низкие температуры сильно влияли на процесс *геофилизации* — погружения нижней части растения в почву. Геофилизация стала необходимой предпосылкой появления разнообразных подземных органов вегетативного размножения покрытосеменных — корневищ, луковиц, клубней и др., что дало им преимущество в борьбе за существование, за господство на Земле. В ходе эволюции покрытосеменных геофилизация сыграла важную роль в *трансформации* (преобразовании) жизненных форм от деревьев к травам.

Воздух. Для растений имеет значение как газовый состав воздуха, так и его перемещение (ветер).

В разных частях планеты газовый состав воздуха достаточно постоянен. В жизни растений важную роль играют только два компонента: кислород и углекислый газ. Содержание кислорода в воздухе около 21 %, углекислого газа 0,03 %. В припочвенном слое воздуха содержание углекислого газа выше вследствие разложения органических веществ и дыхания почвенных микроорганизмов, что повышает интенсивность фотосинтеза.

В случае загрязнения воздух может ограничивать жизнь растений и оказывать влияние на структуру растительного покрова. Особенно опасны выбросы промышленных предприятий — сажа, окись азота, соединения фтора, фенолы, сернистый газ и др. Очень сильно загрязняют воздух выхлопные газы двигателей внутреннего сгорания. Особенно чувствительны к загрязнению воздуха лишайники, хвойные кроме лиственницы, а также лиственные породы: липа (род *Tilia*), береза (род *Betula*), дуб (род *Quercus*), клен (род *Acer*), граб (род *Carpinus*) и др. Наиболее выносливы тополь (род *Populus*), туя (род *Thuja*), крушина (род *Rhamnus*), бузина (род *Sambucus*) и др.

Большое влияние на растения оказывает ветер. Причина его возникновения — неравномерное распределение атмосферного давления на земной поверхности. Особенно опасны сухие горячие ветры — *суховей*. Они усиливают транспирацию и приводят к завяданию, отмиранию почек, опадению бутонов, щуплости зерна. Ветер ломает стволы деревьев, выворачивает их с корнем (ветровал).

Формирующее действие ветра проявляется в образовании флагообразных крон у деревьев, когда ветер в течение года дует более или менее в одном направлении и на обращенной к ветру стороне почки отмирают.

Ветер как экологический фактор имеет и положительное значение в жизни растений. Он способствует опылению (анемофилия) и распространению спор, семян, плодов (анемохория). Анемофильные растения продуцируют огромное количество мелкой сухой пыльцы. Иногда пыльца имеет воздушные мешки, увеличивающие ее парусность (виды рода сосна — *Pinus*). У анемохорных

растений семена и плоды вырабатывают соответствующие приспособления — парашютики из волосков, крылья и др.

Почвенные факторы имеют большое значение в распространении многих видов и растительных группировок. В то же время почва, как показал В. В. Докучаев, — «природное тело», и ход почвообразовательного процесса во многом зависит от растений.

На растение оказывают влияние химические (валовой состав, гумус, реакция, солевой режим) и физические (механический состав, водно-воздушный режим, плотность) свойства почвы. Они действуют на растение не изолированно, а во взаимосвязи.

Некоторые виды растений имеют настолько узкую приспособленность к почвенным факторам, что могут служить *индикатором* (показателем) характера почвы. Растения-индикаторы — это чаще всего виды, занимающие относительно небольшой по площади ареал, поскольку они связаны со специфическими условиями среды, присущими относительно небольшим пространствам.

По отношению к плодородию почвы выделяют следующие группы растений: *эутрофы* — для нормального роста и развития требуют богатых почв (виды родов: сныть — *Aegopodium*, ясменник — *Asperula*, пролеска — *Scilla* и др.), и *олиготрофы* — растут на бедных почвах (см. с. 104).

По отношению к отдельным химическим факторам обособились: *нитрофилы* — растения богатых азотом почв (виды родов: крапива — *Urtica*, белена — *Hyoscyamus*, дурман — *Datura* и др.); *оксифилы* — растения кислых почв (виды родов: хвощ — *Equisetum*, щавель — *Rheum*, черника — *Vaccinium* и др.); *нейтрофилы* — растения нейтральных почв (виды родов: клевер — *Trifolium*, люцерна — *Medicago*, тимopheевка — *Phleum*, костер — *Bromus* и др.); *базифилы* — растения щелочных почв (виды родов: ковыль — *Stipa*, полынь — *Artemisia*, астрагал — *Astragalus* и др.); *кальцефилы* — растения известковых почв (виды родов: качим — *Gypsophyla*, горечавка — *Gentiana* и др.); *кальцефобы* — растения, отрицательно реагирующие на избыток кальция (олиготрофные виды); *галофиты* — растения засоленных почв (см. с. 104).

Физические свойства почв также существенно влияют на растения. Растения песчаных почв объединяют в группу *псаммофиты* (виды родов: саксаул — *Haloxylon*, джужгун — *Calligonum*, полынь — *Artemisia* и др.). У них стержневой корень уходит вглубь, а у поверхности образуется масса мелких корней, использующих конденсационную влагу. Защитой от погребения им служит способность образовывать почки возобновления и придаточные корни на засыпанных побегах. Семена и плоды снабжены летучками или вздуты, легко переносятся по поверхности песка и не засыпаются им, а после дождя быстро прорастают и закрепляют песок.

С помощью растений-индикаторов можно устанавливать не только типы почв и их свойств (засоленность, механический состав и др.), но и наличие грунтовых вод, полезных ископаемых. При-

существование в растительном покрове пустынь или полупустынь сообществ *фреатофитов* — растений, корневая система которых постоянно связана с грунтовыми водами, служит надежным показателем залегания здесь пресных грунтовых вод. Надежными гидроиндикаторами являются саксаул черный (*Haloxylon aphyllum*), верблюжья колючка (*Alhagi kirghizorum*), полынь песчаная (*Artemisia arenaria*) и др. Присутствие чия блестящего (*Lasiagrostis splendens*) указывает на близость грунтовых вод. В качестве индикатора меди на Алтае используют качим патрэна (*Gypsophyla patrinii*), индикаторами цинка служат некоторые виды родов фиалка (*Viola*) и ярутка (*Thlaspi*).

Применение растительности в качестве индикатора особенно важно при аэрофотосъемке как основы для почвенного и геологического картографирования. На фотоснимке в большинстве случаев видны лишь растительность и рельеф, по которым и ведется распознавание основных компонентов ландшафта, почв, пород, грунтовых вод.

Орографические факторы косвенно влияют на растения. Различают макро-, мезо- и микрорельеф.

Макрорельеф — это крупные неровности поверхности материков — горы. При подъеме в горы изменяются климатические, почвенные и другие экологические факторы, что влечет за собой смену растительных сообществ. Крутизна склонов, их ориентация также сильно сказываются на распределении растительности. На южном склоне растут более теплолюбивые и светолюбивые растения. Горные хребты влияют на направление воздушных течений. Так, горы Крыма и Кавказа ограждают Черноморское побережье от холодных ветров, поэтому там растут субтропические растения.

Мезо- и микрорельеф способствует перераспределению питательных веществ почвы, в низких элементах рельефа накапливаются снег и вода, застаивается холодный воздух, создается свой микроклимат. Характер рельефа необходимо учитывать при размещении возделываемых культур, закладке садов, виноградников.

Биотические факторы. Взаимоотношения растений с другими живыми организмами сложны и многообразны.

Между растениями они могут проявляться в форме паразитизма (виды родов: повилика — *Cuscuta*, заразиха — *Orobanche*; отд. Грибы — *Mycophyta* и Бактерии — *Bacteriophyta*) и симбиоза (с грибами и бактериями); через выделение физиологически активных веществ, оказывающих угнетающее или стимулирующее действие (фитонциды, колины, маразмины, антибиотики); в виде конкуренции за свет, воду и т. д.

Почвенная флора (бактерии, грибы, водоросли и др.) имеет важное значение для высших растений, создавая для них благоприятные условия жизни — минерализуя органические вещества, фиксируя атмосферный азот, продуцируя стимуляторы роста, антибиотики и т. д. В ризосфере (объеме почвы, примыкающей к корням) число микроорганизмов в сотни и тысячи раз больше.

Животные также играют большую роль в жизни растений. Они участвуют в опылении (энтомофилия, орнитофилия, мирмикофилия), распространении семян и плодов (зоохория), уничтожении вредных насекомых и грызунов. Роющие животные (кроты, суслики, земляные черви) разрыхляют и перемешивают почву.

Травоядные животные существенно влияют на травостой, вызывая угнетение ценных кормовых растений и способствуя разрастанию колючих, пахучих и груботравных растений. Животные повреждают вегетативные органы растений, ослабляя их, или же уничтожают семена, плоды, клубни, луковицы, корневища и др. Потери урожая от птиц и грызунов общеизвестны.

А н т р о п о г е н н ы е ф а к т о р ы. В результате хозяйственной деятельности людей идет обогащение флоры, создание огромного количества новых сортов возделываемых растений, насаждение лесных полос, орошение и обводнение. Вместе с тем с грузами переносятся на огромные расстояния семена сорных растений (из Америки в Европу были завезены виды родов: мелколепестник (род *Erigeron*), щирица (род *Amarantus*), амброзия (род *Ambrosia*) и др.; а из Европы в Америку — виды родов: чертополох — *Carduus*, лопух — *Arctium*, подорожник — *Plantago* и др.

С неправильным орошением в пустынной зоне связано вторичное засоление почв; осушение заболоченных территорий снижает уровень грунтовых вод и вызывает иссушение соседних незаболоченных, обмеление рек, берущих начало в заболоченных местах; идет распашка новых площадей под посевы и посадки.

Влияние человека на растительный покров быстро возрастает в соответствии с темпом технического прогресса, ростом населения и городов. Могучие технические средства в руках человека, экологически необразованного, приводят к нарушению цепи взаимосвязей в живой природе и к гибели целых экосистем*. Антропогенная стихия впервые вспыхнула и достигла угрожающих размеров в капиталистическом обществе. Последствия никем не регулируемого уничтожения лесов в особенно уязвимых горных районах земного шара ярко демонстрировал Ф. Энгельс. Он писал: «Людам, которые в Месопотамии, Греции, Малой Азии и в других местах выкорчевывали леса, чтобы получить таким путем пахотную землю, и не снилось, что они этим положили начало нынешнему запустению этих стран, лишив их, вместе с лесами, центров скопления и сохранения влаги» **.

Конечно, человеческую деятельность прекратить невозможно, но в деле природопользования ее необходимо направить в разумное русло. Природу надо охранять, восстанавливать, реконструировать с учетом всех взаимосвязей в экосистемах.

* Устойчиво функционирующая система, включающая сообщество живых организмов и среду их обитания.

** Маркс К., Энгельс Ф. Соч. — 2-е изд. — Т. 20. — С. 496.

ФИТОЦЕНОЛОГИЯ (геоботаника)

Это один из наиболее молодых и развивающихся разделов экологической географии, основная задача которого — изучение растительных сообществ (фитоценозов) для выяснения причин их возникновения и развития, путей и способов хозяйственного использования, а также преобразования. Наряду с другими разделами ботанической географии фитоценология имеет большое значение для сельского хозяйства. Всестороннее изучение и хозяйственное использование растительного покрова, особенно на территориях, занимаемых лугами, лесами, болотами, связаны с успехами фитоценологии.

Фитоценоз — это исторически сложившееся сочетание взаимодействующих сопряженных растений на однородных участках территории. В этом определении внимание концентрируется на том, что фитоценоз — это совокупность не случайного набора растений, а сообщество взаимодействующих видов, не изолированное сообщество, а связанное с определенной территорией, то есть с факторами внешней среды, продукт длительного исторического развития в процессе приспособления растений к условиям существования.

Одно из важнейших свойств фитоценоза как устойчивой системы — его способность к самовосстановлению. Сочетание растений, неспособных к самовосстановлению, в отличие от фитоценоза называют *группировкой*.

Фитоценозы изучают по универсальной программе. Первоочередное внимание отводят изучению видового состава, ярусности (надземных частей и корневых систем), степени участия отдельных видов в формировании данного фитоценоза, жизненности отдельных видов и другим параметрам.

Каждый тип фитоценоза имеет определенный *видовой состав*. Чем благоприятнее вся сумма экологических факторов, тем больше видов содержит фитоценоз. Однако роль видов в фитоценозе неравноценна. Виды, которые преобладают по числу особей, биомассе (*обилие*) или же имеют большую площадь горизонтальной проекции надземных частей на поверхность почвы (*покрытие*), играют в фитоценозе ведущую роль. Их называют *доминантами*.

Известны фитоценозы, сформированные только одним видом. Такие фитоценозы можно наблюдать в особых местообитаниях, где один из видов растений благодаря лучшей приспособленности имеет явное преимущество перед другими. Таковы, например, заросли некоторых видов рода солянка (*Salsola*) на засоленных почвах, камыша озерного (*Scirpus lacustris*) на местообитаниях с близким залеганием грунтовых вод.

Виды растений, формирующие фитоценоз, располагаются над землей на разной высоте. Их корни проникают в почву и подпочву тоже на разную глубину. Это явление называют *ярусностью*. Число надземных ярусов фитоценоза может быть от одного до восьми. Для лесов средней полосы обычно выделяют следующие семь яру-

сов: деревья выше 6 м, деревья ниже 6 м, кустарники высотой около 2 м, травы высотой около 0,8 м, травы высотой около 0,3 м, травы высотой около 0,1 м, напочвенные растения высотой около 0,03 м. Так, например, в сосняке-черничнике можно наблюдать пять ярусов: сосна (род *Pinus*) в первом ярусе, орешник (род *Corylus*) во втором, черника (род *Vaccinium*) в третьем, кислица (род *Oxalis*) в четвертом, зеленые мхи (подкласс *Bryidae*) в пятом.

Надземные ярусы можно наблюдать и в травянистых фитоценозах, однако они обособлены менее четко, чем в фитоценозах, где сосредоточены виды с контрастными жизненными формами. В северных разнотравных степях выделяют семь ярусов. В сухих степях и тем более в пустынях их всего два-три.

При раскапывании корневых систем растений, формирующих фитоценозы, обнаружили подземную ярусность.

Ярусное расположение определяет возможность совместного произрастания видов с разными экологическими особенностями. Это не только снижает межвидовую борьбу за существование, но иногда создает взаимную помощь. Многоярусные фитоценозы наиболее производительны.

В земледельческой практике давно уже применяют смешанные двух-, трехъярусные посевы: картофеля и фасоли, вики и овса, травосмеси из нескольких видов злаков и бобовых и др. Для получения высоких урожаев необходимо совмещать на одном поле биологически и экологически неравнозначные виды и сорта.

У различных видов растений, слагающих фитоценоз, наступление одинаковых фаз не совпадает во времени. Например, одни виды зацветают, в то время как другие лишь пробуждаются к жизни. Соответственно этому внешний вид фитоценоза (*аспект*) по сезонам бывает неодинаков. Так, аспект луговой степи в разные сезоны может быть желтым от горлицы, лиловым от шалфея, белым от поповника.

Смена аспектов свидетельствует о подвижности фитоценоза. Но это не изменяет его основных свойств и признаков. Смена одного фитоценоза другим может произойти в результате изменения внешних условий — климата, почв. Например, при заболачивании леса ему на смену может прийти болото. Нередко смена фитоценоза связана с деятельностью животных и человека (выпасы, покосы, искусственное орошение, порубки, пожары и т. д.).

Одновременно с подвижностью наблюдается и устойчивость фитоценозов, которые при нарушении более или менее полно возвращаются к своему исходному типу. Так, после распахивания восстанавливается степь; на месте вырубленного ельника появляется березняк или осинник, но постепенно их снова заменяет ельник.

Главная задача фитоценологов состоит в разработке научных основ рационального использования и защиты лугов, лесов, тундры и других типов растительного покрова, в том числе и трансформированного, например сельскохозяйственных посевов и насаждений. Фитоценологи совместно с агрономами, почвоведом, эконо-

мистами прогнозируют эффективность мелиоративных мероприятий, продвижение земледелия на север и восток, работают в заповедниках, участвуют в землеустройстве и лесоустройстве всей огромной территории нашей страны.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ЗОНЫ И ПОЯСА

Совокупность фитоценозов образует *растительный покров*, или *растительность* определенной территории. Распределение растительного покрова на земном шаре тесно связано с природными условиями и прежде всего с климатом.

Наблюдая нашу планету с космического корабля, космонавты видят, что по обе стороны от экватора широкой полосой простирается зеленая тропическая растительность, которая в зависимости от количества и сезонности выпадения осадков формирует вечнозеленые (дождевые) леса, переменно-влажные листопадные леса, ксерофитные редколесья и кустарники, саванны, а в полосе морских приливов — мангровые леса. За полосой зеленой растительности к северу от экватора расположены огромные безлесные пространства — пустыни, степи, прерии. В более высоких широтах вновь появляется полоса вечнозеленых лесов, но не лиственных, как в тропиках, а хвойных (таежных). Севернее тайги, вокруг полюса, простираются тундра и холодные воды морей Северного Ледовитого океана. Вблизи полюса и на высокогорных хребтах находятся вечные льды и снега.

К югу от экватора суши относительно мало.

Этот разноцветный растительный ковер существенно изменяется по временам года, особенно зимой, когда огромные пространства континентов, начиная примерно с 40° с. ш. и выше, покрываются снежным покровом.

Таким образом, можно сделать следующие выводы: растительный покров континентов неоднороден; наиболее типично *широтная зональность* представлена в Северном полушарии; на тех пространствах Земли, где в течение года совершается смена погоды (тепла и холода, засухи и дождей), изменяется и внешний облик растительного покрова.

Учение о зонах и всеобщей закономерной связи явлений в природе впервые было сформулировано основоположником биогеографии В. В. Докучаевым в конце прошлого века. Именно он показал связи между мертвой и живой природой, между растительным, животным и минеральным царствами.

В высоких северных широтах циркумполярно расположена *полярная зона (зона арктических пустынь)*. Вегетация происходит здесь лишь в короткий период полярного лета при низких температурах. Средняя температура самого теплого месяца июля не превышает 0°C. В состав этой узкой зоны входят северная оконечность полуострова Таймыр и группа островов: северный остров Новой Земли, Северная Земля, Земля Франца-Иосифа, часть Но-

сибирских островов, остров Геральда и др. В этой зоне произрастает не более 40—50 видов растений. Сомкнутого растительного покрова нет. Только одиночные растения или небольшие куртинки мхов и лишайников разбросаны среди щебня и камней.

Зона дождевых тропических лесов (гилей) опоясывает континенты на 7—8° к северу и югу от экватора. Погода здесь довольно стабильная, средняя годовая температура не ниже 18—20 °С. Минимальная температура никогда не падает ниже 0 °С. Осадки обильные — 8000—10 000 мм в год, выпадают равномерно в течение года. Растительный покров сплошной (сомкнутый), многоярусный. В его составе много жизненных форм, экологических групп растений и огромное разнообразие видов. Дождевые тропические леса хорошо представлены как в Западном, так и в Восточном полушариях. По структуре, составу видов и их комплексов (ассоциаций) эти леса неоднородны. В них явно преобладает древесная жизненная форма — фанерофиты. По числу видов деревьям не уступают одревесневающие лианы. Лишь на прогалинах, преимущественно у водоемов, образуются ассоциации травянистых растений — крупнотравье. В их составе бананы (род *Musa*), ароидные (сем. *Araceae*), канны (род *Canna*), папоротники (отдел *Polypodiophyta*), бегонии (род *Begonia*).

Между этими двумя контрастными зонами расположены промежуточные, последовательно сменяющие друг друга.

Общие закономерности учения о зональности климата, а следовательно, и растительности были сформулированы в начале прошлого века и активно разрабатывались в середине его (А. Гумбольдт, Ф. Скоу, А. Де Кандоль).

Ж. Константен дифференцирует земной шар на шесть климатических зон:

полярная — температура в течение всего года ниже 10 °С;

холодная — 1—4 месяца температура умеренная, в остальные месяцы — холодная;

умеренно холодная — лето умеренное, зима холодная;

умеренно теплая — лето жаркое;

субтропическая — много жарких месяцев;

тропическая — весь год температура выше 20 °С.

Эти зоны отличаются друг от друга не только климатом, но и внешним видом, и, перемещаясь из одной в другую, можно наблюдать смену растительности.

Критерием климата служат не только физические характеристики (температура, количество осадков), но и характер растительности данной области. Поэтому наиболее точное определение климата следующее: климат пустыни, климат тундры, климат дождевых тропических лесов и т. д.

Нужно, однако, отметить, что система зональности (климата, почв, растительности) базируется на наблюдениях и обобщениях, проведенных в условиях ровного рельефа водораздельных территорий. Но практически в разных участках континентов обязатель-

но существуют орографические условия, нарушающие эту общую закономерность, особенно, когда горные системы расположены в широтном направлении. Существенно влияют на климат теплые течения, например Гольфстрим, Куроисио.

На огромных пространствах европейской части СССР ни орографический фактор (Среднерусская и Приволжская возвышенности, Донецкий кряж и др.), ни влияние теплых течений не нарушают сколько-нибудь значительно зональной системы. То же можно сказать о территории Западно-Сибирской низменности.

В европейской части СССР выражена четырехступенчатая зональность: *полярная зона, тундра, лес, степь. Пустынная зона* у нас представлена в азиатской части страны, к югу от линии, соединяющей низовье Волги и Алтай.

Зоны, следующие одна за другой, не имеют резко выраженных границ. Между ними имеются достаточно значительные по площади переходные зоны: лесотундра, лесостепь, полупустыня и др. Растительные зоны тоже не однородны по структуре растительного покрова, составу видов и жизненных форм. Так, в рамках тундровой зоны выделяют подзоны мохово-лишайниковых тундр, кустарниковых тундр и лесотундр. Дифференцируют на подзоны и другие зоны.

В пределах растительных зон, кроме господствующего типа зональной растительности, встречаются и незональные участки. Это отдельные островки или полосы растительного покрова, отличающиеся своим особым обликом и генетическими связями с определенным местообитанием. Такие включения в основной тип зональной растительности называют *интразональными*. В зависимости от происхождения и приуроченности к определенным местообитаниям эти включения подразделяют на три группы:

интразональная растительность (в узком смысле) — тип растительности, который никогда не формирует особой зоны, но входит в состав одной или нескольких зон, например растительность солонцов, солончаков, сфагновых болот в подзонах лесной зоны;

экстразональная растительность — не самобытна, как в предыдущем случае, но генетически связана с растительностью какой-либо другой зоны, например небольшие островки дубравы в степной зоне, в подзонах широколиственных и хвойных лесов;

азональная растительность — нигде не формирует особой зоны, но может включаться в ряд смежных зон, например растительность пойменных лугов рек, текущих в меридиональном направлении. Конечно же, растительность пойменных лугов, пересекающих зону степей, будет существенно отличаться по флористическому составу от растительности пойменных лугов, пересекающих лесную зону.

В горных же регионах СССР (Туркмения, Кавказ, Алтай и др.) общая зональность изменяется. По направлению от подножия к горным вершинам простираются, сменяя друг друга, различные полосы растительности, называемые здесь *поясами*, или

вертикальными зонами. Ученые, изучающие закономерности распространения и распределения растений в горах, установили, что чем ближе к экватору расположены горы, тем более полно и четко выражены пояса растительности. Так, в высоких северных широтах, в зоне тундры, при восхождении в горы ничего другого, кроме растительности тундры, не встречаются. Напротив, в горах, расположенных вблизи экватора в зоне пустынь, например в Килиманджаро, четко выражен полный спектр поясов растительности. Значит, полнота вертикальной зональности зависит как от пространственного фактора (высота гор), так и от географической широты.

Вопросы для самоконтроля

1. Каковы задачи географии растений? Какие разделы в ней выделяют?
2. Каковы задачи флористической географии? Что такое флора?
3. Что такое ареал? Какие типы ареалов Вы знаете?
4. Какие растения называют космополитами, эндемиками? Что такое центр происхождения вида?
5. Какие флористические царства выделяют на Земле? В каком флористическом царстве находится территория Советского Союза?
6. Каковы задачи экологической географии?
7. Что такое экологические факторы? Как их классифицируют?
8. Какие растения называют индикаторами? Каково их практическое значение?
9. Каково значение экологии для охраны природы и сельского хозяйства?
10. Что такое фитоценоз? Какими параметрами он характеризуется? Каково значение фитоценологии в сельскохозяйственной практике?
11. Что такое растительность?
12. Почему растительный покров Земли имеет зональность? Каковы основные растительные зоны СССР?
13. Что такое растительный пояс?
14. Какие участки растительности называют интразональными?

Указатель русских названий растений

- Абрикос 260
Агава 96, 331
Агатис 227
Айва 258
Акация белая 59*, 98
Акопит 249, 250, 251*
Актинидия 103
Алоэ 46, 100, 103, 303, 336
Алыча 260
Амброзия 346
Анабазис 285
Анабена 140
Ананас 124
Андреа 203
Андреевые мхи 194, 202
Антоцерос 203
Антоцеротовые 191, 202
Анфельция 175, 185
Апельсин 127*
Араукариевые 322
Араукария 82, 227
Арбуз 13, 292
Аристиды 96
Ароидные 350
Арундинария 311
Археогониальные 189, 190, 324
Аскомицеты 144, 148, 145*, 150, 164
Аспидистра 39*
Астрагал 98, 343, 344
Астровые (см. сложноцветные)
- Багульник 104
Бадан 55
Базидиомицеты 144, 155, 156*, 157*, 164
Базилик 280
Бақлажан 278
Бактерии, 8, 13, 24, 70, 106, 107, 129, 137, 138, 141, 144, 319, 320, 325, 328, 330, 345
- Бамбук 331
Бамбуковидные 310, 311
Бамия 266
Банан 127*, 350
Баобаб 330
Барбарис 59*, 98, 161, 162*, 248*
Барбарисовые 248
Батат 129
Бегония 33*, 130, 350
Белена 125*, 344
Белладонна 278
Белокрыльник 101, 108*, 118*
Белоус 96, 104, 315
Белый гриб 159, 164
Беннеттиты 224, 225, 324, 325
Береза 103, 128, 271, 272*, 342, 343
Березовые 271
Бересклет 96
Бешеный огурец 293
Бирючина 93*
Бобовоцветные 86
Бобовые (мотыльковые) 62, 84, 216, 275, 336, 337, 348
Бодяк 77, 100, 102*, 297*, 298
Болиголов 267*
Болотница 307
Бомбейская пенька (см. кенаф)
Борщевик 269
Ботридий 185
Ботритис 163, 164
Боярышник 59*, 60, 98
Бриевые мхи 194, 195, 203
Бриофиллум 92
Бромелиевые 336
Брусника 96
Брюква 166, 288*
Бузина 45*, 343
Бук 87*, 271*, 322
Буковые 269
Букоцветные 86

Василек 83*, 294*, 298
 Василестник 249, 250, 252*
 Вельвичиевые 236
 Вельвичия 82
 Венчиковые 244, 301
 Вербейник 95*, 108*, 111*
 Вербена 118*
 Верблюдка 285
 Верблюжья колючка 345
 Вереск 104
 Ветреница 249
 Вех 269
 Вечерница, фиалка ночная 288
 Вика (горошек) 128, 261*, 262, 348
 Виноград 10, 60, 95*, 97*, 98, 103, 108*, 110, 127*, 322
 Вирусы 137, 138, 319*, 325
 Вишня 129, 130, 260*
 Водоросли 4, 10, 20, 21*, 22, 24, 94*, 95, 106, 129, 131, 132, 168, 169, 170*, 184, 320*, 321*, 325, 337, 345
 — бурые 138, 170, 173, 174*, 175, 184, 320*
 — диатомовые 138, 172*, 173*, 184, 319*, 320*
 — желто-зеленые 138, 170, 171*, 184, 319*, 320*
 — зеленые 22, 138, 170, 177, 178, 184, 319*, 320*, 323, 322, 331
 — золотистые 137, 320*
 — красные 138, 170, 175, 176*, 184, 320*
 — криптофитовые 138, 320*
 — пиррофитовые 138, 320*
 — сине-зеленые 22, 137, 139, 140*, 184, 319*, 320*, 325, 328
 — эвгленовые 138, 319*, 320*
 Водосбор 125*, 249
 Вольфия 71
 Вороний глаз 101
 Вошерия 171*, 185
 Высшие 20, 22, 95, 129, 131, 132, 137, 189, 328, 329*, 337, 345
 — споровые 84, 320, 323, 329, 337
 Вьюнковые 274
 Вьюнок 274*
 Вяз 126*

Гвоздика 108*
 Гелидиум 175
 Гемиаскомицеты 150, 164
 Георгин 129
 Герань 48*

Гетеробазидиомицеты 158
 Гиацинт 98
 Гигартия 176*
 Гинкго 226*
 Гинкговые 226, 322
 Гладиолус 98
 Гледичия 59*, 98
 Глеокапса 140*
 Гнетовые 224, 236, 235*, 234, 325
 Головная пыльная 159, 160*, 164
 — твердая 159, 160*, 164
 Голосеменные (сосновые) 52, 65, 72, 73, 84, 86, 138, 220, 235, 239, 240, 245, 319, 321*, 322—325, 329*
 Горец 338*
 Горечавка 344
 Горичвет 348
 Горох 60, 61, 98, 115, 122*, 125*, 261, 262, 341
 Горошек (см. вика)
 Горчица 288, 339
 Граб 343
 Грацилария 176
 Грецкий орех 322
 Гречиха 35*, 126*, 286*
 Гречишные 84, 285
 Грибы 8, 24, 68, 69, 107, 129, 131, 132, 137, 141—144, 164, 319*, 320, 325, 328, 345
 — высшие 144, 164
 — несовершенные (см. дейтеромицеты)
 — низшие 144, 164
 Груздь 159
 Груша 48*, 98, 258
 Губоцветные (яснотковые) 70, 111*, 279
 Гуза (хлопчатник коротковолокнистый) 265
 Гумай (джонсонова трава) 317

Двудольные (магнолиописиды) 33, 47, 52, 65, 66*, 72, 73, 75, 80, 82, 243*, 244, 331
 Девясил 300
 Дейтеромицеты (несовершенные грибы) 144, 163*, 164
 Делессерия 176*
 Джонсонова трава (см. гумай)
 Джугара 317
 Джугун 344
 Диазия 176*
 Диатома 172*

Диктиота 175
Диктиотовые 175
Диплодина 163*, 174
Диптерокарповые 336
Драконово дерево 70, 304
Драпарнальдия 21*
Драцена 244
Дрожжи 150, 151*, 164
Дуб 45*, 61, 69*, 103, 126*, 270*,
322, 343
Дурман 125*, 344
Дурнишник 128
Душистый колосок 242
Дынное дерево 96
Дыня 292

Ежевика 256
Ель 82, 227, 229, 230*

Жгутиковые 168, 320*
Железобактерии 320
Желтофиоль 288*
Жень-шень 334
Живокость 249
Живучка 92

Заразиха 107, 345
Звездчатка 334, 342
Зверобой 111*
Земляная груша (см. топинамбур)
Земляника 97*, 98, 126*, 129, 257*, 342
Зигнема 21*
Зигомитеты 144, 148, 164
Злаки (мятликовые) 61, 62, 84, 96, 123,
308, 309*, 310*, 317, 331, 336, 337, 342,
348
Зонтичные (сельдерейные) 84, 266,
267*, 337

Ива 59*, 322
Ивовые 335
Иглица 97*, 98
Инжир 124, 322
Импомея 73, 275
Ирис 44*, 64*, 97*, 129
Иссоп 280

Кабачки 293
Кактус 46, 59*
Кактусовые 100, 336
Каламитовые 212, 322
Календула 118*
Калина 92
Каллитамнион 176*

Калужница 101, 115, 249
Камнеломка 343
Камыш 305, 306*, 307, 307*, 347
Канатник 266
Канна 109, 112, 350
Капуста 125*, 167*, 287, 289*, 290*, 327
Капустные (см. крестоцветные)
Картофель 13, 35*, 36, 60, 96, 97*, 103,
127*, 129, 277*, 278, 341, 348
Катран 288*
Каулерпа 177, 181*
Качим 344, 345
Кедровый стланик 342
Кейтониевые 322
Кенаф (бомбейская пенька) 266
Кипарис 227
Кипарисовые 233
Кирказон 78, 79*
Кислица 101, 334, 348
Клевер 95*, 118*, 120, 261, 263, 275,
344
Клен 126*, 128, 322, 343
Клещевина 35*, 111*
Клинолистные 212
Клубника (полуница) 257, 258
Клюква 104
Ковыль 100, 102*, 144
Кок-сагыз 300
Коллетотрихум 163*, 164
Колосняк 96
Колоцинт 293
Кольраби 96, 97*, 288, 327
Конопля 109, 276
Коньютаты 178, 181
Кордаиты 226, 322
Коровяк 44*
Костер 314, 344
Костяника 257
Кошачья лапка 92
Крапива 13, 281*, 334, 344
Крапивные 281
Крестоцветные (капустные) 111*, 287*,
337
Кровохлебка 258
Крушина 163, 343
Крыжовник 60
Кубышка 100, 247
Кувшинка 100, 247*
Куколь 122*
Кукуруза 32, 35*, 36, 53*, 80, 81*, 88,
89*, 95*, 109*, 240*, 315, 316
Кумарчик 285

Лаванда 280

- Лавр 55, 322
 Лавровые 246
 Ламинария 170*, 174*, 175, 185
 Ландыш 23*, 53*, 84, 108*, 303, 304*
 Лебеда 282, 284*
 Левкой 288
 Леканора 188
 Лен 13, 73, 76, 77*, 112, 122*, 276
 Лептогия 186, 187*
 Лессония 174*
 Лещина 126*, 272, 273*
 Лилейноцветные 80
 Лилейные 301
 Лилиопсиды (см. однодольные)
 Лилия 59*, 130, 302
 Лимон 13, 121
 Лимонник 103
 Лингбия 140*
 Линейная ржавчина (см. нукция)
 Липа 75*, 343
 Лисичка 159
 Лиственница 103, 227, 229, 230, 231*, 237, 332, 343
 Листостебельные мхи 191, 194, 203
 Литотамнион 176*
 Литофиллум 176
 Лишайники 138, 141, 186, 187, 319*, 320, 325, 328, 337, 343, 350
 Лишайник бородатый 186, 187*
 — исландский 188
 — кустистый 186, 187*, 188
 — листоватый 186, 187*, 188
 — налипный 186, 187*
 — олений (ягель) 186, 187*, 188
 Локулоаскомицеты 150
 Лопух 54*, 294*, 346
 Лотос 128, 247
 Лох 44*
 Лук 14*, 29*, 33*, 60, 97*, 98, 111*, 118*, 129, 302, 303*
 Лунник 288*
 Льянка 110*
 Люпин 70*, 261, 265
 Лютик 52, 89*, 108*, 126*, 250, 251
 Лютиковые 248, 335
 Люффа 293
 Люцерна 263, 264*, 275, 344
 Лядвенец 11*, 339

 Магнолиевидные (см. многоплодниковые)
 Магнолиевые (см. покрытосеменные)
 Магнолиевые (семейство) 245, 246
 Магнолиопсиды (см. двудольные)
 Магнолия 245, 246*, 322
 Мак 113*, 122*, 125*, 290*, 291
 Маковые 54, 289
 Макрозамия 225*
 Макроцистис 174*, 175
 Малина 127*, 129, 130, 256, 257
 Мальвовые 265
 Мамонтово дерево 70
 Манник 101
 Маревые 282
 Мареновые 336
 Маршанция 191, 192*, 193, 203
 Маслина 100
 Марь 282, 284*
 Махорка 113*, 278
 Мелколепестник 346
 Меридон 172*
 Метасеквойя 227
 Мирт 322
 Миртовые 336
 Многоплодниковые (магнолиевидные) 86, 245, 246, 252
 Можжевельник 233*, 237, 342
 Молодило 100
 Молочайные 54*, 55, 336
 Морковь 67*, 268*, 331
 Морозник 125*
 Морошка 257
 Мотыльковые (см. бобовые)
 Моховидные 22, 84, 138, 190, 202, 321*, 323, 325, 328, 329*, 331, 332
 Мукор 147, 148*, 164, 190
 Мхи 320, 337, 350
 — андреевые (см. андреевые мхи)
 — бриевые (зеленые) (см. бриевые мхи)
 — листостебельные (см. листостебельные мхи)
 — сфагновые (см. сфагновые мхи)
 Мята 280*
 Мятлик 96, 313, 314*
 Мятликовидные 310, 311
 Мятликовые (см. злаки)

 Навикула 172*, 185
 Недотрога 128
 Немалион 176*
 Непентес 98*, 107
 Непентовые 336
 Несовершенные грибы (см. дейтеромицеты)
 Нивяник 294*, 299
 Низшие 6, 95, 129, 131, 132, 137, 138, 328

Нимфейные 246
 Носток 140*, 141
 Нут 261

 Овес 35*, 122, 123, 312*, 313, 341, 348
 Овсяг 313
 Овсяница 315*
 Огурец 127*, 291, 292*
 — бешеный (см. бешеный огурец)
 Однодольные (лилиописиды) 33, 52, 65, 72, 80, 82, 243*, 244, 246, 301
 Одуванчик 294*, 299*, 300, 335
 Олеандр 93*, 100, 101*
 Ольпидий 144, 145*, 164
 Оомицеты 144, 146, 164
 Опенок 159
 Орешник 348
 Орхидея 69*, 96, 109
 Орхидные 104, 336
 Осока 70, 94, 305, 306*, 307*, 334
 Осоковые 305, 306*, 335, 336
 Осот 47*, 300*
 Осциллятория 139*, 185
 Очиток 116*

Пальма 82, 96, 101*, 322, 336
 — каламус 336
 — кариота 336
 — кокосовая 127*, 336
 — корифа 336
 — ливистона 336
 — ротанговая 71
 — финиковая 130, 335
 Пальмовые 100
 Пандовые 336
 Папирус 308
 Папоротник 52, 53*, 350
 Папоротники семенные (см. семенные папоротники)
 — толстоспорангийные 214
 — тонкоспорангийные 214, 235, 321*
 Папоротниковидные 95, 101, 138, 213, 319*, 325, 329*, 332, 336
 Пармелия 186, 187*, 188
 Паслен 277, 278
 Пасленовые 276
 Пастушья сумка 288*
 Пельтигера 188
 Пеницилл 152, 153*, 164
 Первопапоротники 214, 321*, 332
 Первоцвет 120*
 Переступень 291, 293

Перец 122, 278
 Персик 93
 Пестичные 189
 Петрушка 269
 Печеночники 191, 202
 Печеночница 249
 Пижма 298*, 299
 Пикульник 280
 Пиннулярия 173*, 185
 Пион 108*
 Пихта 227, 228, 229*, 237, 334
 Плазмодиофора 166, 167*
 Платан 92*, 322
 Плаун 133*, 205, 206*, 236
 Плауновидные 84, 95, 138, 204, 234, 321*, 322, 325
 Плауновые 205, 234
 Плевел 315
 Плектонема 140
 Плеуростигма 172*
 Плющ 103
 Побеговые архегонияльные 138, 234, 325
 — пестичные 138, 239, 325
 Повилика 107, 275, 276*, 345
 Повиликовые 275
 Подберезовик 159
 Подмаренник 73
 Подорожник 244, 334, 339, 346
 Подосиновик 159
 Подсолнечник 77, 78*, 108*, 126*, 297
 Подъельник 107
 Покрытосеменные (магнолиевые) 24, 58, 72, 73, 80, 84, 124, 138, 239—241, 243, 319*, 321, 322—326, 328, 329*
 Полевица 96
 Политрих 196, 198*, 199*, 205
 Полуница (см. клубника)
 Полушниковые 205, 206, 234
 Полынь 100, 296*, 297, 326, 344, 345
 Поляника (см. костяника)
 Поповник 348
 Порфира 185
 Предклеточные 137, 325
 Предпобеговые архегонияльные 138, 190, 325
 Пролеска 72*, 113*, 344
 Просо 317, 341
 Просовидные 310, 315
 Псилот 201*, 203
 Псилотовидные 138, 200, 203, 204, 319*, 321* 325

Пукцияния (линейная ржавчина), 161,
162*, 164
Пупавка 299
Пустырник 280
Пушица 305, 306*, 307, 308*
Пшеница 32, 34*, 35*, 36, 60*, 62,
122*, 126*, 137, 159, 160, 311*, 312,
341
Пырей 96, 97*, 117*, 313, 314*

Равножгутиковые 178
Рами 13
Рапс 288
Рдест 46*, 70, 334
Ревень 286
Редька 125*, 288*
Репа 67*, 288
Ржавчина линейная (см. пукцияния)
Ривулярия 140*
Ризобиум 70
Риниовидные 138, 200, 203, 321*, 322,
323, 325
Риния 201*, 203, 204
Рис 10, 35*, 101, 242, 316*, 317, 341
Рогоз 101
Роголистник 100
Рожь 36, 43*, 80, 81, 153, 154*, 298,
311*, 312, 314, 341
Роза 111*, 130, 255, 256*, 335
Розаннородные однопокровные 244, 269
— раздельнолепестные 244, 252
— спайнолепестные 244, 273
Розановые 253, 337
Розмарин 280
Розоцветные 86
Ромашка 294*
Росьянка 98, 107
Рутовые 86
Рыжик 159, 288*
Рябина 23*, 259
Ряска 100

Сабельник 108*
Саговник 225*
Саговники 224, 225*, 324
Саговниковые 224, 235, 322
Саксаул 100, 282, 344, 345
Сальвиния 100, 215, 218*, 219*, 237
Саса 310
Сассапариль 98
Сарсазан 104
Сахарный тростник 100, 317

Сведа 104
Свекла 47*, 67, 68*, 69*, 103, 125*,
282, 283*, 331
Секвойя 330
Селагинелла 207, 208*, 209*, 236
Сельдерей 327
Сельдерейные (см. зонтичные)
Семенные 328, 329, 330
— папоротники 224, 225, 321*, 322, 324
Синедра 172
Синхитрий 145*, 146
Сирень 94*, 103*, 108*, 117*
Слива 127*, 130, 260
Сливые 260
Слизевники 139, 166, 167, 325
Сложноцветные (астровые) 55, 98, 293,
294*, 295*, 296, 336
Смолевка 116*
Смородина 163*, 276
Сморчковая шапочка 154*, 155
Сныть 344
Сокирки 113*, 249, 250
Солерос 104, 339
Солнцецвет 338*
Солянка 347
Сорго 100, 317, 341
Сосна 49*, 73, 74*, 75, 88, 89*, 103,
220, 222*, 223*, 227, 228, 231, 232*,
337, 348
Сосновые (отдел) (см. голосеменные)
Сосновые (семейство) 228, 335
Соя 264
Спаржа 302, 303*
Спирейные 254
Спирея 254, 255*
Спирогира 21*, 181, 182*, 185
Споровые 337
Спорынья 153, 154*, 164
Стенкоположные раздельнолепестные
244, 287
— спайнолепестные 244, 291
Стланик кедровый (см. кедровый
стланик)
Сурепица 288*
Сусак 100, 113*
Сфагновые мхи 194, 195, 203
Сфагнум 196, 205
Сыроежка 159
Сыть 305, 306*, 307

Табак 44*, 108*, 275, 278
Табеллярия 172*
Талломные предьядерные 137, 139, 325

— ядерные беспластинные 137, 141, 325
 — ядерные пластинные 137, 168, 325
 Тау-сагыз 110*
 Телиобазидномицеты 159, 164
 Терн 98, 260
 Тимофеевка 96, 315, 344
 Тисс 76
 Тмезиптер 203, 204
 Тмин 267*
 Томат 32, 103, 278, 341
 Топинамбур (земляная груша) 77, 297, 338
 Тополь 118*, 128*, 322, 343
 Тростник 334
 — сахарный (см. сахарный тростник)
 Трубноцветные 296
 Трутовик 159
 Турнепс 288
 Туя 237, 343
 Тыква 49*, 50*, 53*, 65*, 66*, 78, 293
 Тыквенные 52, 98, 291, 293
 Тысячелистник 85, 294*
 Тюльпан 98, 111*, 129

 Укроп 85, 117*
 Улотрикс 170, 180*, 185
 Ульва 170*
 Упланд (хлопчатник средневолокни-
 стый) 265

 Фаги 319*
 Фасоль 60*, 123*, 261, 263, 264, 348
 Фенхель 267*
 Фиалка 342, 345
 — ночная (см. вечерница)
 Фикус 101, 102*, 322
 Филлантус 98
 Филлостахис 311
 Фитофтора 146, 147*, 164
 Флокс 129, 130
 Формидиум 140
 Фукусовые 175
 Фукус 185

 Хара 177, 183*, 185
 Харовые 24, 178, 320*, 323
 Хвойные (класс) 224, 226, 235, 343
 Хвойные (порядок) 51, 73—75, 84, 88, 227, 322
 Хвош 210*, 211*, 212, 236, 344
 Хвошевидные 138, 207, 234, 319*, 321*, 322, 325
 Хвошковые 212, 234
 Хинное дерево 336

Хитридиномицеты 144, 164
 Хламидомонада 170, 178*, 179*, 185
 Хлебное дерево 322
 Хлопчатник 10, 128, 265, 266*
 — египетский (длинноволокнистый) 266
 — коротковолокнистый (см. гуза)
 — средневолокнистый (см. упланд)
 Хлорелла 170, 180*, 185
 Хмель 95*, 276
 Холобазидномицеты 158, 159, 164
 Хрен 288
 Хроококк 140*

Центральнoсеменные однопокровные 244, 280
 — раздельнолепестные 244
 Цикламен 96
 Циклантовые 336
 Циклотелла 172*
 Цимбелла 172*
 Цитрусовые 55, 98, 121, 332

Чай 55
 Частуха 334
 Чашечкоцветные 244
 Чебрец 280
 Череда 128
 Черемуха 118*
 Черешня 260
 Черника 96, 344, 348
 Чертополох 346
 Чеснок 302
 Чечевица 261
 Чешуецветные 244, 304
 Чий 345
 Чина 70, 98*, 261*
 Чистец 280
 Чистотел 78
 Чистяк 244

Шалфей 110*, 279*, 280, 348
 Шампиньон 158*, 164
 Шафран 97*, 98
 Шелковица 124*
 Шиповник 23*, 60, 83*, 108*, 255, 256*
 Шиповниковые 254, 255

Щавель 344
 Щирица 346
 Щитовник 214, 216*, 217*, 237

Эвкалипт 322
 Эдогонимум 21*

Эктокарпус 175	Ягель (см. лишайник олений)
Элодея 17*, 42*, 84	Язычкоцветные 296, 300
Эуаскомицеты 150, 152*, 164	Якорцы 128
Эфедрa 100, 236, 237*	Ярутка 83, 125*, 288*, 345
Эфедровые 236	Ясень 108*, 322
Эчеверия 116*	Ясколка 116*
	Ясменник 344
Юкка 244	Яснотка 279, 280*
	Яснотковые (см. губоцветные)
Яблоне́вые 254, 258	Ястребинка 326
Яблоня 44*, 83*, 98, 115, 127*, 258, 259*	Ячмень 83*, 312*, 313, 330*

Указатель латинских названий

- Abies* 228, 237
— *alba* 229
— *gracilis* 334
— *nordmanniana* 229
— *sibirica* 228
Abutilon avicennae 266
Acer 343
Aconitum 249
— *flerovii* 250
— *lasiosomum* 250
— *napellus* 250
Aegopodium 334
Ahnfeltia 175
Agaricus campestris 158*, 164
Agriophyllum 285
Agropiron 313
— *repens* 313, 314*
Algae 168, 184
Alhagi kirghizorum 345
Alisma 334
Allium 302
— *cepa* 302
— *porrum* 302
— *rotundum* 302
— *sativum* 302
Aloë 336
— *arborescens* 303
Amaranthus 346
Ambrosia 346
Anabasis 285
Anabaena 140
Andreaea 204
Andreaeidae 202
Anemone 249
Angiospermatophyta (Magnoliophyta)
138, 239
Anthemis arvensis 299
Anthoceros 204
Anthocerotopsida 202
Apiaceae (см. Umbelliferae)
Apium graveolens 327
Aquilegia 249
Araceae 350
Archegoniatae 189
Arctium 346
Armeniaca 260
— *vulgaris* 260
Armilaria 159
Armoracia rusticana 288
Artemisia 297, 326, 344
— *absintium* 297
— *arenaria* 345
— *cina* 297
— *maritima* 297
— *tauria* 297
— *terrae-albae* 297
Arundinaria 311
Ascomycetes 148, 164
Asparagus 302
— *officinalis* 303
— *plumosus* 303
— *sprengerii* 303
Asperula 344
Asteraceae (см. Compositae)
Astragalus 343, 344
Atriplex 282
— *cana* 282
— *hortensis* 282
— *nitens* 282
Atropa belladonna 278
Avena 313, 341
— *fatua* 313
— *sativa* 313
Bacteriophyta 345
Bambusoidea 310
Basidiomycetes 155, 164
Begonia 350
Bennettiales 225
Berberidaceae 248

- Berberis 248
 - vulgaris 248
- Beta 282
 - vulgaris 282
- Betula 271, 272, 343
 - dahurica 272
 - ermani 272
 - nana 342
 - pubescens 272
 - verrucosa 272
- Betulaceae 271
- Boletus edulis 159, 164
 - scaber 159
 - versipellis 159
- Botritis 163, 164
- Brassica 287
 - campestris 288
 - — var. oleifera 288
 - juncea 288
 - napus 288
 - oleraceae 287, 327
 - — var. acephala 287
 - — var. botrytis 287
 - — var. capitata 287
 - — var. gemmifera 287
 - — var. gongyloides 288
 - — var. sabauda 288
 - rapa 288
- Brassicaceae (см. Cruciferae)
- Bromeliaceae 336
- Bromus 314, 344
 - inermis 314
 - secalinus 315
 - tectorum 314
- Bryidae 195, 203, 348
- Bryonia 291, 293
- Bryophyta 138, 190
- Bryopsida 194, 203

- Cactaceae 336
- Calamus 336
- Calligonum 344
- Caltha 249
- Canna 350
- Cantharellus 159
- Capsicum 278
 - annuum 278
- Carduus 346
- Carex 305, 306, 307, 317
 - acuta 306
 - acutiformis 306
 - caespitosa 306
 - canescens 306
 - chordorrhiza 306
 - diandra 306
 - disticha 306
 - flava 334
 - gracilis 306
 - humilis 306
 - leporina 306
 - montana 307
 - pilosa 307
 - riparia 306
 - rostrata 306
 - stellulata 307
 - sylvatica 307
 - vesicaria 306
 - vulpina 306
- Cariota 336
- Carpinus 343
- Caulerpa 181
- Centaurea 298
 - cyanus 298
- Centrospermae monochlamideae 280
- Cerasus 260
 - avium 260
 - vulgaris 260*
- Cetraris islandica 188
- Chara 177, 183
- Cheiranthus cheiri 288
- Chenopodiaceae 282
- Chenopodium 282
 - album 282
 - murale 282
- Chlamydomonas 178
- Chlorella 180
- Chlorophyta 138, 177
- Chrysophyta 137
- Chytridiomycetes 144, 164
- Cicuta 269
 - virosa 269
- Cinchona 336
- Cirsium 298
 - arvense 298
 - incanum 298
 - vulgare 299
- Citrullus 292
 - colocynthoides 292
 - colocynthus 293
 - vulgaris 292
- Cladonia cangeferina 188
- Cladophoraceae 177
- Claviceps purpurea 153, 164
- Cocos 336
- Colletotrichum 163, 164
- Compositae (Asteraceae) 293, 336
- Coniferales 227

- Conjugatophyceae 181
- Consolida regalis 249
- Convallaria majalis 303
- Convolvulaceae 274
- Convolvulus 274
 - arvense 275
- Cordaitales 226
- Corispermum 285
- Cormobionta 138, 189
 - archegoniatae 138, 204, 234
 - gynoeceatae 138, 239
- Corolliflorae 301
- Corypha 336
- Corylus 272
 - avellana 273
 - columna 273
- Cruciferae (Brassicaceae) 287
- Cryptophyta 138
- Cucumis 291
 - sativa 292
- Cucurbita 293
 - maxima 293
 - moshata 293
 - pepo 293
- Cucurbitaceae 291
- Cupressaceae 233
- Cupressus 237
- Cuscuta 275, 345
 - epilinum 276
 - erithymum 275
 - europaea 276
 - trifolii 275
- Cuscutaceae 275
- Cyanophyta 137, 139
- Cycadales 225
- Cycadopsida 224, 235
- Cyclanthaceae 336
- Cycas revoluta 225
- Cyperaceae 305, 335, 336
- Cyperus 305, 307
 - esculentus 307
 - papyrus 308
- Daucus 268
 - carota 268
- Datura 344
- Delphinium 249
- Deuteromycetes (Fungi imperfecti) 163, 164
- Diatomophyta 138, 172
- Dicotyledoneae (Magnoliopsida) 243, 244
- Dictyota 175
- Dictyotales 175
- Diplodina 163, 164
- Dipterocarpaceae 336
- Dracaena draco 304
- Dryopteris filix-mass 214, 237
- Ecballium elaterum 293
- Ectocarpus 175
- Eleocharis 307
 - quinqueflora 307
- Ephedra distachya 236, 237, 238
- Ephedrales 236
- Equisetophyta 138, 207, 234
- Equisetopsida 212, 234
- Equisetum 212, 236, 344
 - arvense 212
 - hiemale 212
 - nemorosum 212
 - palustre 212
 - ramosissimum 212
 - variegatum 212
- Erigeron 346
- Eriophorum 305, 307
 - vaginatum 307
- Euascomycetidae 152, 164
- Eufilipsida 214
- Euglenophyta 138
- Euphorbia 336
- Fabaceae (Papilionaceae) 261, 336
- Fagaceae 269
- Fagopyrum sagittatum 286
- Fagus 271
 - sylvatica 271
 - orientalis 271
- Festuca pratense 315
- Flagellatae 168
- Fomes fomentarius 159
- Fragaria 257, 342
 - ananassa 258
 - chiloensis 258
 - vesca 258
 - viridis 258
 - virginiana 258
- Fucales 175
- Fungi imperfecti (см. Deuteromycetes)
- Galeopsis 280
- Gelidium 175
- Gentiana 344
- Ginkgo biloba 226
- Ginkgoales 226
- Glumiflorae 304

- Glycine 264
 — hispida 264
 — ussuriensis 264
 Gnetopsida 235, 236
 Gossypium 265
 — herbaceum 265
 — hirsutum 265
 — peruvianum 266
 Gracelaria 176
 Gramineae (Poaceae) 308, 336, 342
 Gymnospermatophyta (Pinophyta) 138, 220
 Gynoeciatae 189
 Gypsophyla 344
 — patrinii 345
- Haloxylon** 282, 345
 — aphyllum 282, 345
 — persicum 282
 Heiraceum 36
 Helianthus 297
 — annuus 297
 — tuberosus 297, 338
 Hemiascomycetidae 150, 164
 Hepatica 249
 Hepaticopsida 191
 Heracleum 269
 — sibiricum 269
 — sphondylium 269
 Hesperis matronalis 288
 Hibiscus cannabius 266
 — esculentus 266
 Holobasidiomycetidae 158, 164
 Hordeum 313
 — distichum 313
 — vulgare 313
 Hyoscyamus 344
 Hyssopus officinalis 280
- Inula helenium 300
 Ipomoea 275
 — batatas 275
 — purpurea 275
 Isocontophyceae 178
 Isoetopsida 206, 234
- Juniperus** 233
 — communis 233
 — excelsa 233
 — oxycedrus 233
 — semiglobosa 233
 — seravschanica 233
 — turkestanica 343
- Labiatae** (Lamiaceae) 279
 Lactarius deliciosus 159
 — piperatus 159
 Lamiaceae (cm. Labiatae)
 Laminaria 175
 Lamium album 280
 Larix 229
 — dahyrica 231
 — decidua 230
 — sibirica 230
 Lasiagrostis splendens 345
 Lavandula 280
 Lecanora 188
 Leonurus 280
 Leptofilipsida 214, 235
 Leucanthemum vulgare 299
 Lichenophyta 138, 186
 Liguliflorae 300
 Liliaceae 301
 Lilium 302
 — candidum 302
 — martagon 302
 — monadelphum 302
 — regale 302
 Liliopsdae (cm. Monocotyledoneae)
 Lithophyllum 176
 Lithothamnion 176
 Livistona 336
 Lolium temulentum 315
 Lotus corniculatus 339
 Luffa 293
 Lupinus 265
 Lycopersicum esculentum 278
 Lycopodiophyta 138, 204, 234
 Lycopodiopsida 205, 234
 Lycopodium 205, 236
 — clavatum 205
- Macrocytis** 174, 175
 Magnolia 245
 — grandiflora 245
 — obovata 245
 Magnoliaceae 245
 Magnoliidae (cm. Polycarpicae)
 Magnoliophyta (cm. Angiospermatophyta)
 Magnoliopsida (cm. Dicotyledoneae)
 Malus 258
 — domestica 258
 — nedzwetzkyana 258
 — orientalis 258
 — siversii 258
 — sylvestris 258

- Malvaceae 265
 Marchantia polymorpha 191, 204
 Matthiola annua 288
 Medicago 263, 344
 — falcata 263
 — sativa 263
 Melo 292
 — Sativa 292
 Melophyta choripetalae 252
 — monochlamydeae 269
 — sympetalae 273
 Mentha piperita 280
 Monocotyledoneae (Liliopsidae) 301
 Mucor mucedo 148, 164
 Mycophyta 137, 141, 164, 345
 Myrtaceae 336
 Myxomycophyta 137, 166

 Nardus stricta 315
 Nepenthaceae 336
 Nicotiana 278
 — longifolia 278
 — rustica 278
 — sylvestris 278
 — tabacum 278
 Nostos 141
 Nuphar luteum 247
 Nymphaea alba 247
 — candida 247
 — lotos 247
 Nymphaeaceae 246

 Ocimum 280
 Olpidium brassicae 114, 164
 Oomycetes 146, 64
 Orchidaceae 336
 Orobanche 345
 Oryza 316, 341
 — sativa 317
 Oxalis acetosella 334

 Panax shin-seng 348
 Pandanaceae 336
 Panicoideae 315
 Panicum 317, 341
 — miliaceum 317
 Paraver 290
 — orientalis 291
 — rhoeas 291
 — somniferum 291
 Papaveraceae 289
 Papilionaceae (см. Fabaceae)
 Parmelia 188

 Peltigera 188
 Penicillium 152, 164
 Petroselinum 269
 — crispum 269
 Phaenix 336
 Phacophyta 138, 174
 Phaseolus 263
 — coccineus 264
 — vulgaris 264
 Phleum 344
 — pratense 315
 Phormidium 140
 Phragmites 334
 Phyllostachys 311
 Phytophthora infestans 146, 164
 Picea 229
 — abies 229
 — obovata 229
 — pungens 229
 Pinaceae 228, 335
 Pinnularia 173
 Pinophyta (см. Gymnospermatophyta)
 Pinopsida 226
 Pinus 231, 343, 348
 — pallasiana 232
 — pithyusa 232, 334
 — pumila 232, 342
 — sibirica 232
 — sylvestris 220, 231
 Pirrophyta 138
 Pisum 262
 — arvense 263
 — sativum 262
 Plantago 335, 346
 — major 339
 Plasmodiophora brassicae 166
 Plectonema 140
 Poa 313
 — annua 313
 — bulbosa 313
 — pratensis 313
 Poaceae (см. Gramineae)
 Poaeoideae 311
 Polycarpicae (Magnoliidae) 245
 Polygonaceae 285
 Polygonatum officinale 303
 Polygonum 285
 — amphibium f. terrestre 338
 — — f. aquatica 339
 — aviculare 285
 — convolvulus 285
 — weyrichii 286
 Polypodiophyta 138, 213, 235, 350
 Polytrichum 205

— commune 196
 Pomoideae 258
 Populus 343
 Potamogeton 334
 Primofilipsida 214
 Procormobionta archegoniatae 138, 190
 Procytobionta 137
 Pronoideae 260
 Prunus 260
 — divaricata 260
 — domestica 260
 — spinosa 260
 Psilotophyta 138, 200, 203
 Psilotum 205
 Pteridospermales 225
 Puccinia graminis 161, 164
 Pyrrophyta 138
 Purys 258, 259
 — communis 259
 — elaeagrifolia 259
 — ussuriensis 259

 Quercus 270
 — petraea 270
 — pubescens 270
 — robur 270
 — suber 270

 Ranunculaceae 248, 335
 Ranunculus 250
 — acris 251
 — auricomus 251
 — repens 251
 — scleratus 251
 Rhamnus 343
 Rheum 286, 344
 — palmatum 286
 — undulatum 286
 Rhodophyta 138, 175
 Rhynia 201, 203, 204
 Rhyniophyta 138, 200, 203
 Rosa 255
 — acicularis 335
 — beggeriana 255
 — canina 256
 — cinnamomea 256
 — foetida 256
 — iliensis 255
 — rugosa 256
 — spinosissima 256
 — tomentosa 256
 Rosaceae 253
 Rosmarinum 280
 Rosoideae 255

Rubiaceae 336
 Rubus 256
 — arcticus 257
 — caesius 257
 — chamaemorus 257
 — idaeus 257
 — saxatilis 257
 Ruscus ponticus 303
 Russula 159

 Saccharomyces cerevisiae 150, 164
 — ellipsoideus 150, 164
 Saccharum 317
 — officinarum 317
 — spontaneum 317
 Sakile maritima 339
 Salicaceae 335
 Salicornia herbaceae 339
 Salsola 285, 347
 — richteri 285
 — soda 285
 Salsola 280
 — sclarea 280
 — splendens 280
 Salvinia natans 215, 237
 Sambucus 343
 Sanquisorba officinalis 258
 Saxifraga 343
 Scilla 344
 Scirpus 305, 307
 — lacustris 307, 308, 347
 — sylvaticus 307
 Secale 312, 341
 — cereale 313
 — sylvestre 312
 Selaginella 236
 — selaginoides 207
 Seriphidium 326
 Sinapis 288
 Smilax excelsa 304
 Solanaceae 276
 Solanum 277
 — dulcamara 278
 — melongena 278
 — nigrum 278
 — tuberosum 277
 Sonchus 300
 — arvensis 300
 Sorbus 259
 — aucuparia 259
 Sorghum 317, 341
 — durra 317
 — halepense 317
 — vulgare 317

Sorosporium reilianum 159
Sphagnidae 194, 203
Sphagnum 205
Spiraea 254
— crenata 254
— hypericifolia 254
— japonica 254
— salicifolia 254
Spiraeoideae 254
Spirogyra 181
Stachys 280
Stellaria 334, 342
Stipa 344
Synchytrium endobioticum 146

Tanacetum vulgare
Tanaxacum 300, 334
— kok-saghyz 300
— officinale 300
Teichiospermae sympetale 291
— choripetalae 287
Teliobasidiomycetidae 159, 164
Thalictrum 249, 250
— aquilegifolium 250
Thallobionta 137, 138
— aplastidae 137, 141
— eucaryota 137, 168
— procaryota 137, 139
Thlaspi 345
Thuja 237, 343
Thymus 280
Tilia 343
Tilletia caries 159, 164
— hordei 159
— secalis 159
Tmesipteris 203, 204
Trifolium 263, 344

— alpestre 263
— hybridum 263
— pratense 263
— repens 263
Triticum 311, 341
— aestivum 312
— dicoccum 312
— durum 137, 312
Trollius 249
Tubiflorae 296

Ulotrix 180
Umbelliferae Apiaceae 266
Urtica 281, 334, 344
— dioica 281
— urens 281
Urticaceae 281
Ustilago tritici 159, 164

Vaccinium 344, 348
Vaucheria 171
Verpa bohemica 155, 164
Vicia 262
— angustifolia 262
— hirsuta 262
— sativa 262
— villosa 262
Viola 342, 345
Virophyta 137

Xanthophyta 138, 170

Zea 315
— diploperenne 316
— mays 316
Zydomycetes 147, 164

Предметный указатель

- Аблактировка (см. прививка сближением),
Автолиз локальный 19
Амилопласт 23, 36
Амитоз 27, 30
Анафаза 28, 29*, 30
Андроцей 110, 111*, 114
Анемофилия 120
Анемохория 128
Антеридий 132, 133*, 138, 198*
Антипода 113*, 120, 121
Антохлор 33
Антоциан 33
Антропохория 128
Апекс (см. конус нарастания)
Апертура 119
Апланоспора 180*, 185
Апогамия 121
Апомиксис 121
Апоспория 121
Апотеций 152*
Аппарат Гольджи 14*, 15, 18*, 19, 32, 37
— ловчий 98*, 107
— устьичный (см. устьичный аппарат)
Ареал 136, 334, 335
Архегоний 132, 133*, 189, 198*
Архикарп 149*, 150
Аск 143, 149*, 150
Аскогон 149*, 150
Аскопора 142*, 143
Аспект 348
АТФ (аденозинтрифосфорная кислота) 20
АТФ-соста 19*
Ауксоспора 173
Аэренхима 46*, 47, 57

Базидиоспора 142*, 143, 156*
Базидия 143, 155*, 156*, 157*
Базифил 344
Бактериопурпурин 106
Бактериохлорофилл 106
Бальзам 55
Белок тоннельный 17*
— флоэмный 50

Бентос 4, 170, 186
Биогенез 337, 346
Биоморфа (см. жизненная форма)
Биосистематика 7
Биотоп 335
Биоценоз 333
Боб 125*
Брюшко архегония 189, 192*, 198*
— карпогона 176*

Вайя 214
Вакуоль 13, 14, 15, 17*, 22*, 32, 34
Венчик 108*, 109, 110*, 114
Веретено деления 28, 29
Весло 261, 262*
Ветвление корня 61, 63
— стебля 70, 94*, 95
Вещество дубильное 33
— запасное (см. продукты запасные)
— конституционное 15
— межклеточное (см. пластинка срединная)
— физиологически активное 15, 16, 32
— экскреторное 16, 33, 55, 56, 82
— эргастическое 15, 16, 32
Вид 135—137, 325—327
Видообразование 7, 326, 327
Вислоплодник 267
Витамин 15
Влагалище корневое (см. колеориза)
— крахмалоносное 72*
— листовое 83*, 84, 305, 309
Вместилище лизигенное 54, 55
— схизогенное 54, 55*
Волокно древесинное 38*, 48*, 52
— лубяное 48, 57, 76, 77*
— перидиклическое 72
Волосок 44*
— железистый 54, 56*
— корневой 46, 63*
— пузыревидный 284*
Воск 39

Габитус 104
Газообмен 82, 87

Галофит 104, 344
 Гамета 30, 121, 131, 132*, 134, 328
 Гаметангий женский 132
 — мужской см. антеридий
 Гаметангиогамия 142, 143*
 Гаметофит 133*, 134, 169, 240*, 320, 328, 329
 — женский 119*, 198*, 207, 209*, 218, 219*, 221, 223*, 239, 240*, 241
 — мужской 119*, 198*, 207, 209*, 218, 219*, 221, 223*, 239, 240*, 241
 Гаплофаза 143, 169, 170*
 Гаустория 61, 276*
 Гейтеногамия 120
 Гелиофит 103
 Гелофит 361
 Гемикриптофит 105*, 106
 Ген 26
 Геоботаника (см. фитоценология)
 — индикационная 8, 344, 345
 Геотропизм 58
 Геофилизация 343
 Геофит 361
 Гесперидий (померанец) 127*
 Гетеробазидия 155, 157*
 Гетерогамета 132*, 142, 143*
 Гетерогамия 132*, 165, 185, 328
 Гетеростилия 120*
 Гетероталлизм 147
 Гетерофиллия 83*
 Гетероциста 140*
 Гиалодерма 194, 196*, 197, 198*
 Гиалоплазма 14*, 15, 17*, 36, 39
 Гигрофит 101, 103
 Гидатода 56*, 57
 Гидрофилия 120
 Гидрофильный 16
 Гидрофит 100, 342
 Гидрофобный 16
 Гидрохория 128
 Гилея 350
 Гименофор 157*, 158
 Гинецей 112, 113*, 114, 124
 — многочленный апокарпный 112, 113*, 114, 124
 — — ценокарпный 112, 113*, 114, 124
 — одночленный 112, 113*
 Гипантий 254, 255*
 Гипобазидия 155
 Гиподерма 88, 89, 90*
 Гипокотиль 60*, 61, 62*, 91*, 123
 Гипотека 172, 173*
 Гистология 6, 41
 Гифа 68, 69*, 141
 — аскогенная 149*, 150
 — дикарионная 156*
 — зачаточная 144
 — стерильная (см. парафиза)
 Глазок (см. стигма)
 Глобoid 34, 35

Гнездо бактериальное 70*
 — завязи 112, 113*, 114
 — пыльцевое 111, 112*
 Головка (соцветие) 118*
 Головка корнеплода 67*
 Гормогоний 140, 185, 328
 Гормон 15, 16
 Грана 19*, 21*
 Грибница (см. мицелий)
 Грибкорень (см. микориза)
 Группа экологическая 100, 332
 Группировка растительная 347

Движение гиалоплазмы вращательное 17

Деление клетки 12, 27, 37

— ядра 27

Дерево 104

Дерматоген 43, 63*

Диаграмма цветка 114, 115*

Диатомин 172, 184

Дикарион 143, 149*, 150, 155

Дикариофаза 143, 169

Диктиосома 18*, 19, 37

Диплофаза 143, 169, 170

Дифференциация 41

Дихазий 116*

Дихогамия 120

Дихотомия 94*, 95

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) 20, 21, 26*, 27*

Доминанта 347

Донце 97*, 98

Древесина (см. ксилема)

Друза 33*

Единица систематическая (см. таксон)

Жаростойкость 342

Железка 54

Желудь 126*

Жизненная форма 104, 105*, 106, 325, 326, 332

Жизненность 347

Жилка 87*, 88*, 89*, 90*

Жилкование листа 84*, 87

Заболонь 76

Завиток 116*

Завядание 342

Завязь 112, 113*, 114, 115, 121, 127

Закон биогенетический 331

Замыкающая пленка поры 40, 49

Зародыш 121, 122*, 123*, 124, 222*, 224, 240*, 241

Засуха 342

Заросток (см. гаметофит)

Захват 342

Зачаток листа (см. примордий)

Зев 108, 109

Зерно алейроновое 32*, 34, 35*, 123
 — белковое 15
 — крахмальное 11, 14*, 15, 19*, 22, 23, 34*, 35*, 36
 — пыльцевое (см. пыльца)
 — хлорофилловое (см. хлоропласт)
 Зерновка 34*, 122*, 123, 126*
 Зигогамия 148
 Зигоспора 148*
 Зигота 30, 121, 131, 132*, 133*
 Зона климатическая 350
 — корня 62, 63*, 64
 — кущения 96, 309*
 — растительности 349, 351, 352
 — стебля 42
 — — перимедулярная 75
 — — перициклическая 74, 75*, 76
 Зональность широтная 349
 Зонтик 117*, 118*
 Зонтичек 268*
 Зооспора 131, 142*, 165, 185
 Зооспорангий 131, 142*
 Зоохория 128

И
 Идиограмма 28
 Извилина 116
 Изидия 188, 328
 Изогамета 132*
 Изогамия 132*, 143*, 185, 328
 Индузий 215, 216*, 235
 Интегумент 113*, 114, 121, 220, 222*, 235, 239
 Интерфаза 28, 29*
 Интина 119*, 221, 223*
 Интродукция 3, 333, 338, 341

К
 Каллоза 51
 Кальцефил 344
 Кальцефоб 344
 Камбий 42, 43, 49, 50*
 — межпучковый 76, 77, 78*, 79*, 80
 — пробковый 45*
 — пучковый 76, 77, 78*, 79, 80
 Камера архегонияльная 225, 226*
 Канал копуляционный 78*, 79*, 132
 — плазмодесменный 39
 — поровый 40
 Капиллиций 166
 Капля липидная (см. пластоглобула)
 Кариогамия 143
 Кариотип 28
 Каротин 20
 Каротиноиды 20, 23, 184
 Карпогон 176*
 Карпоспора 176*, 177
 Карпоспорангий 177
 Карпофор 267*
 Катализатор биологический 16
 Каулидий 194
 Киль 310

Кисть 117, 118*
 Класс 137
 Клейстотеций 152*
 Клетка 11, 13, 14*
 — антеридиальная 221, 222*
 — археспориальная 114, 119*, 221, 222*
 — выделительная 54
 — генеративная 119*, 121, 221, 222*
 — гиалиновая 195, 197*
 — замыкающая 44*, 56*
 — инициальная 42, 43, 63*
 — каменистая 48, 57
 — моторная 102*
 — ножка 224
 — обкладочная 88, 89*
 — опорная 48, 57
 — паренхимная 13, 47, 48
 — побочная 44
 — полиплоидная 32
 — половая 132
 — прозенхимная 13, 47
 — производная инициальной 42
 — пропускная 64*
 — проталлиальная 221, 222*
 — соматическая 27
 — сопровождающая (спутница) 50*, 51*, 52, 53
 — спермогенная 222*, 224
 — трубки 119*, 221, 222*
 — центральная 113*, 120, 121
 — эпителиальная 55*, 90*
 Клубенок 70*, 183*, 185, 302
 Клубень 60, 96
 — корневой 68
 — стеблевой (побеговый) 96
 Клубнелуковица 97*, 98
 Клубочек 116, 283*
 Код генетический 26
 Кожа семени (см. спермодерма)
 Колено надсемядольное (см. эпикотиль)
 — подсемядольное (см. гипокотиль)
 Колеоптиль 60*, 61, 122*, 123
 Колеориза 122*, 123
 Колленхима 47*, 57
 Колонка 192, 195, 196*, 199*, 200
 Колос 117, 118*
 Колосок 116, 309, 310*
 — спороносный 205, 208*, 210*, 213
 Колючка 59*, 60, 98
 Кольцо годичное древесины 73, 74, 75*, 76
 — спорангия 215, 217*, 235
 — утолщения 80
 Конидиеносец 142*, 153*, 163*
 Конидия 142*, 153*, 163*
 Конус нарастания 42, 71*, 91, 92*, 94*, 95
 Конъюгация 169, 182*
 Копулировка (см. прививка черенком)
 Копуляция 131, 134

Кора вторичная 66*, 67, 70*, 73, 74*, 75*, 76, 80
 — первичная 43, 64*, 65, 66*, 71*, 72*, 75*, 76
 Корень 58, 61
 — боковой 60*, 61, 91*
 — главный 60*, 61, 62*, 67, 91*
 — метаморфизированный 67
 — придаточный 60*, 61, 62*, 68
 — сокращающийся (контрактивный) 61
 Корешок зародыша 122*, 123*, 124
 Корзинка 118*, 293, 294*, 295
 Корзиночка 191, 192*, 194*
 Корка 45*, 46, 57
 Корневище 96, 97*
 Корнеплод 67*, 68*
 Коробочка (плод) 125*, 126
 Коробочка спорогона 190, 196*, 198*
 Коронка 183
 Костянка 127*, 128
 Кочан 289*
 Крахмал 4, 21
 — вторичный (запасной) 23, 36
 — первичный (фотосинтетический) 21, 36
 Крипта 101*
 Криптофит 105*, 106
 Криста 19*
 Кристалл 11, 39
 — белковый 34, 35*
 — каротиноида 24*
 — оксалата кальция 33*
 — соли 15
 Кроссинговер 30
 Крылатка 126*
 Крыло (лепесток) (см. весло)
 Крыло (лист) 117, 118*
 Крышечка 198*, 200, 202
 Ксантины 184
 Ксантофилл 20
 Ксеногамия 120
 Ксерофит 100, 103, 342, 361
 Ксилема 52*, 53*, 54
 — весенняя 75*
 — вторичная 53*
 — первичная 53*
 — осенняя 75*
 — ядровая 76
 Культиген 327
 Кустарник 105
 Кустарничек 105
 Кутикула 39, 44*
 Кутин 39
 Кущение 95, 96, 305, 309*
 Лакмус 188
 Ламелла (см. тилакоид)
 Латекс (см. сок млечный)
 Лейкопласт 15, 20, 22*, 24, 36

Лепесток 107, 108*, 109, 114, 124, 126
 Лиана 103, 105
 Либриформ (см. волокно древесинное)
 Лигнин 39
 Лизосома 15, 19
 Липид 15
 Лист 58, 82, 87*, 89*, 90*, 101*, 102*
 — влагалищный 83*, 309
 — дорсивентральный 88
 — зародышевый 123
 — зачаточный (см. примордий)
 — изолатеральный 88
 — кроющий 108*, 115
 — метаморфизированный 98*
 — нисбегающий 83*
 — простой 83*, 84, 85*, 86*
 — световой 103*, 341
 — сидячий 83*
 — сложный 83*, 84, 86, 87*
 — теневой 103*, 341
 — черешковый 83*
 — ювенильный 60*
 Листовка 125*
 Листопад 82
 Листорасположение 93*
 Листочек 83*, 84, 86
 Лодичула 310*
 Лодочка 261, 262*
 Ложе 118*, 163*
 Луб (см. флоэма)
 Луковица 59*, 60, 97*, 98
 Луч радиальный 65, 66*
 — сердцевинный 72, 74, 75*, 76, 77*, 78, 79*, 80
 Масло жирное (растительное) 19, 23, 34, 36*
 Матрикс 20, 39
 Мацерация 39
 Мегаспора 114, 119*, 207, 208*, 218*, 236, 239, 240*
 Мегаспорангий 114, 207, 208*, 218*, 234, 239*
 Мегаспорогенез 118, 119
 Мегаспорофилл 112, 220, 221, 233*
 Мегафиллия 314
 Мегафилогенез 7
 Междоузлие 91*, 92*
 Межклетник 14*, 39, 46*, 47
 Мезокарп 124, 127*
 Мезофилл 44*, 87*, 88, 89*
 Мезофилогения 7
 Мезофит 100, 342
 Мейоз 27, 30, 31*, 32, 118, 119
 Мембрана биологическая 16, 17*
 Мерикарпий 125
 Меристема 41, 42*, 43*, 56
 Метамер 91
 Метамерия 91
 Метафаза 28, 29*
 Метелка 116, 117*

Метод биологического контроля 9
 — исследования ареалогический 333
 Мешок воздушный 221, 223*, 237
 — зародышевый 113*, 114, 119*, 120, 121, 239, 240*, 241
 — пылевой (см. пылевое гнездо)
 Мешочек 305
 Микология 141
 Микориза 68, 69*
 Микропиле 113*, 114, 121, 123*
 Микроспора 118, 119*, 207, 208*, 218*, 221, 222*, 234, 239, 240*
 Микроспорангий 111, 207, 208*, 218*, 220, 222*, 234
 Микроспорогенез 118
 Микроспорофилл 111, 220, 222*, 235
 Микрофибрилла 37*, 38*
 Микрофиллия 205, 225
 Микрофилогения 7
 Миксамеба 166, 167*
 Мирмекофилия 120
 Митоз 27, 28, 29*, 30, 31*, 32
 Митохондрия 14*, 15, 19*, 20, 50
 Мицелий 141, 165
 — гетероталлический 147, 148*
 Мицелла 38*
 Мкм (микрометр) 12
 Млечник 54*, 55
 Моноспора 177, 185
 Монохазий 116*
 Морфогенез эволюционный 104
 Мочка корневая 61

Налет восковой 101*
 Нарастание 93, 95
 Нейтрофил 334
 Нектарий 56, 57, 108*
 Нитрофил 344
 Нить опорная 28
 — спермагенная 183*
 — тычиночная 111*, 112
 — тянущая 28
 Нм (нанометр) 13
 Ноготок 108*
 Ножка плодового тела 158*
 — спорангиофора 210*, 213
 — спорогона 190, 196*, 198*
 — — ложная 196*
 Номенклатура бинарная 137
 Нуклеоид 139
 Нуклеоплазма 14*, 15, 25
 Нуклеотид 26*, 27
 Нуцеллус 113, 114*, 119*, 121, 123, 221, 222*, 239

Обертка 117, 118*, 293, 294*
 Обилие 347
 Обкладка 88, 89*, 90*
 Оболочка ядерная 14*, 15, 25*
 Окно цистерны ретикулума 17*

Околоплодник 34, 122, 123—126, 128
 Околоцветник 109, 114
 Оксифил 334
 Окулировка (см. прививка глазком)
 Олиготроф 104, 344
 Онтогенез 6, 329—331
 Оогамия 132*, 142, 143*, 185, 328
 Оогоний 132, 138, 171*
 Ооспора 147*, 183
 Оплодотворение 118, 121, 124, 133*
 — двойное 121
 — одинарное 224
 Опыление 118, 120
 — перекрестное 120
 Орган аналогичный 59*
 — вегетативный 58, 60, 100
 — гомологичный 59*, 60
 — метаморфизированный (видоизмененный) 59
 — моносимметричный 58
 — ортотропный 59
 — плагиотропный 59
 — полисимметричный 58
 — репродуктивный (генеративный) 58, 107
 Органелла 13
 — безмембранная 15
 — двумембранная 15
 — одномембранная 15
 Организатор ядрышка (см. перетяжка вторичная)
 Органогенез 9
 Органография 6, 58
 Орех 126*
 Орешек 126*
 Орнитофилия 120
 Острие капальное 101, 102*
 Ость 310
 Ось соцветия 115
 Отводок 129
 Отгиб 108*, 109
 Отдел 137
 Отпрыск корневой 129

Пазуха листа 91*
 Паппус (см. хохолок)
 Паразит (см. растение-паразит)
 Парафиза 150, 154*, 157*, 198*, 200
 Паренхима 46, 52
 — ассимиляционная (хлорофиллоносная, хлоренхима) 46, 57, 88, 102*
 — — вечноная 88
 — — диффузная 311
 — губчатая 87*, 88
 — древесинная 52, 53*
 — запасная 46, 57, 121
 — лубяная 52
 — основная 46, 57, 64*, 66*, 72*, 75*, 78*, 81*
 — поглощающая 46, 57

- складчатая 89, 90*
- столбчатая (палисадная) 87*, 88
- Партеногенез 121, 328
- Парус 261, 262*
- Перевершинивание 93
- Перетяжка вторичная 27*
- первичная 26, 27*
- Периблема 43, 63*
- Перидерма 45*
- Перидий 163
- Перикарп (см. околоплодник)
- Перимедулярная зона (см. зона стебля)
- Перина 207, 210*
- Перинуклеарное пространство 25*
- Период геологический 318
- Период интерфазы 28
- постсинтетический 28*
- пресинтетический 28*
- синтетический 28*
- Период онтогенеза 329
- — зародышевый (эмбриональный) 329
- — послезародышевый (постэмбриональный) 330
- — предзародышевый (проэмбриональный) 329
- Период эры кайнозойской 322
- — — неогеновый 322
- — — палеогеновый 322
- — — четвертичный 323, 335
- — — мезозойской 322
- — — меловой 322, 334
- — — триасовый 322
- — — юрский 321*, 322
- — — палеозойской 320
- — — девонский 320, 321*
- — — карбоновый 320, 321*
- — — пермский 322
- — — силурийский 320, 321*
- Период эволюции водорослевый 323
- — высших споровых 323
- — семенных 323
- Перисперм 121, 122*
- Перистом 198*, 200, 202
- Перитеций 152*
- Перицикл 64*—66*, 71*, 72*, 80
- Перфорация 40, 50, 51
- Пестик 107, 108*, 112, 121, 124
- Пигмент 20, 33, 184
- Пикнида 161, 162*, 163*
- Пикноспора 161, 162*
- Пиреноид 21*, 168, 178*
- Плазмалемма 14*, 15, 16, 19*, 39
- Плазмодесма 14*, 18, 39, 40
- Плазмодий 144, 145*, 164, 166, 167*
- Планктон 4, 185
- Пластида 15, 20, 36
- Пластинка ассимиляционная 198*
- клеточная 30*, 37, 39
- лепестка 108*
- листа 83*, 84, 85*, 86*, 87
- ситовидная 50*, 51*
- срединная 37, 38*, 39, 40*
- экваториальная 28, 30
- Пластоглобула 15, 19*, 21, 22, 24*
- Плацента 113*, 114, 127
- Плейохазий 116*
- Плектенхима 141, 150
- Пленка замыкающая (см. замыкающая пленка)
- Пленочка цветковая (см. лодикула)
- Плерома 43, 63*
- Плод 58, 124*, 128, 239
- апокарпий 124
- коробочковидный 125*
- костянковидный 127*
- ореховидный 126*
- партенокарпический 124
- простой 125
- — дробный 125, 126*
- — членистый 125*
- сборный (сложный) 125*, 127*, 128
- ценокарпий 124
- ягодовидный 126, 127*
- Плодолистик 112, 114, 115, 125, 126
- Плодушка (см. побег укороченный)
- Плюска 126, 270*, 271*, 273*, 269
- Побег 58, 60, 91, 94*, 98, 115
- метаморфизированный (видоизмененный) 96, 97*
- ортотропный 95*, 96
- плагиотропный 95*, 96
- подземный (см. стolon)
- спороносный 210*, 212
- стерильный 210*, 212
- удлиненный 91, 92*
- укороченный 91, 92*, 97
- Подвесок 148*
- Подвид 137, 326, 327
- Подвой 130*, 131
- Подрод 137
- Подсемейство 137
- Подставка 191, 192*, 202
- Подцарство 137
- Подчашие 108*, 109
- Покрывало (см. крыло)
- у грибов 158*
- у папоротников (см. индузий)
- Покрывало 347
- Поле ситовидное 51
- Полиморфизм 396
- Полисахарид 18
- Полисома 18
- Полиэмбриония 121
- Полукустарник 105
- Полуос органа базальный 58
- — терминальный 58
- Полярность 58, 59*, 130
- Померанец (см. гесперидий)
- Популяция 104, 326, 327

- Пора 40, 119
- окаймленная 40, 49*
- простая 40*, 48*
- ядерная 25*
- Початок 117, 118*
- Почечка зародыша 122*, 123*, 124
- Почка 60, 91, 92*
- боковая 92, 93, 94*
- — пазушная 42*, 91*, 92*
- — придаточная 92
- вегетативная 91
- вегетативно-репродуктивная 91
- верхушечная 91, 92*, 93, 94*
- выводковая 93
- голая (открытая) 92
- защищенная (закрытая) 92
- репродуктивная (цветочная) 91
- Почкование 142, 151*, 165, 380
- Пояс растительности 349, 351
- Поясок 172, 173*
- Каспари 64
- фиброзный 11
- Предросток (см. протонема)
- Прививка глазком 130*, 131
- сближением 130*, 131
- черенком 130*, 131
- Привой 130*, 131
- Прилистник 83*, 84, 87, 98, 109
- Примордий 41*, 71*, 91, 92*
- Прирост годичный 92*, 94
- Прицветник 109, 115
- Прицветничек 115
- Пробка 43, 45*, 46, 57
- Продукты внешней секреции 54
- внутренней секреции 54
- запасные 15, 16, 32—34, 36, 46, 121, 122*, 123, 124, 185
- Производные протопласта 13, 15, 32
- Прокамбий 42, 49, 72*
- Пространство перинуклеарное (см. перинуклеарное пространство)
- Проросток 60*, 102*
- Проталлий (см. гаметофит)
- Протодерма 42, 43
- Протонема 131, 186, 191, 192*, 196*, 198*, 331
- Протопласт 13, 15, 16, 32
- Процесс половой 132*, 143*, 328
- формообразовательный 326, 327
- Профаза 28, 29*, 30
- Псаммофит 344
- Пузырек Гольджи 18*, 37*
- Пучок проводящий 51, 52*, 53*, 54
- Пыльник 111*, 112*
- Пыльца 112*, 118, 119*, 121, 221, 223*, 239, 240*, 241
- Пыльцевход (см. микропиле)
- Размножение бесполое 129, 327
- — вегетативное 129—131, 327
- — собственно 129, 131, 132, 327
- половое 131, 132, 328
- Разновидность 137
- Районирование флористическое 335
- Раса 326
- Растение автотрофное 106, 107, 138, 168, 320
- высшее 137
- гетеротрофное 107, 138, 320
- двудомное 109
- длинного дня 341
- индикатор 104, 344, 345
- короткого дня 341
- космополит 334
- монокарпическое 330, 331
- насекомоядное 107
- низшее 137
- однодомное 109
- паразит 107, 141
- поликарпическое 330, 331
- полиплоидное 32
- равноспоровое 237
- разноспоровое 237
- рудеральное (мусорное) 334
- сапрофит 107, 141
- светолюбивое 103, 341
- сорное 334
- теневыносливое 103, 341
- тенелюбивое 101, 103, 341
- эндемичное 334, 337
- эпифитное (см. эпифит)
- этиолированное 101
- эфемерное 70, 361
- Растительность (покров растительный) 348, 349
- аazonальная 351
- интразольная 351
- экстразольная 351
- Раструб 84
- Рафида 33*
- Рахис 83*, 84, 86, 98
- Ребрышко вторичное 267*
- первичное 267*
- Регенерация 129
- Регулятор роста 16
- Рекапитуляция 331
- Репликация ДНК 26*, 28
- Ретикулум эндоплазматический 14*, 15, 17*, 18, 19, 32, 39
- Рибосома 14*, 15, 17*, 18, 25*, 27
- Ризонд 171, 174, 183*, 191, 192*, 198*, 200, 201, 202*
- Ризосфера 345
- Ритидом (см. корка)
- РНК (рибонуклеиновая кислота) 18, 27
- Род 137
- Розетка (см. побег укороченный)
- Рубец листовой 82, 94*
- Рубчик 123*
- Рукоятка 183*
- Рыльце 112, 113*, 121

- Самоопыление 120
 Сапрофит (см. растение-сапрофит)
 Связник 111, 112*
 Связь макроэргическая 20
 Семейство 137
 Семя 58, 60, 121, 122*, 123*, 124, 128, 222, 224, 235, 239, 241
 Семяздоля 60*, 61, 91*, 122, 123*
 Семязачаток 112, 113*, 119*, 121, 220, 222*, 235
 Семянка 126*, 220, 239
 Семяножка (см. фуникулус)
 Семяносец (см. плацента)
 Семяпочка (см. семязачаток)
 Септа 141
 Сердцевина 71*, 72*, 73, 75*, 76, 77*—79*, 80
 Сережка 117, 118*
 Симбиоз 68, 203, 236, 345
 Симметрия 58
 Синангий 201*
 Синергида 113*, 120
 Система корневая 62*
 — осей стебля 95
 — покрытосеменных 241
 — трабекулярная 17
 Склереида 47, 48*, 57
 Склеренхима 47, 53*, 57
 Склеродерма 194, 196*, 197, 198*
 Склероций 153, 154*, 165
 Слоевище (см. таллом)
 Слой алейроновый 34*, 122*, 123
 — выстилающий (см. тапетум)
 — гимениальный (гимений) 150, 154*, 157*
 — гонидиальный 186, 187*
 — корковый 186, 187*
 — отделительный 82
 — средний 111, 112*
 Смена поколений 169
 — — гетероморфная 169
 — — изоморфная 169
 Сок клеточный 32, 33
 — млечный 54, 55
 Соломина 80, 310*
 Соматогамия 132*, 143*, 165, 185
 Сообщество растительное (см. фитоценоз)
 Соплодие 124*
 Соредия 186, 187*, 188
 Сорий 145*, 146, 215, 216*, 218*, 235
 Сорт 137
 Состав видовой 347
 Сосуд 49*, 50—52, 57
 Соцветие 115, 124*
 — зачаточное 92, 94*
 — простое 115, 117, 118*
 — сложное 115, 116*, 117
 Сперматозоид 132*, 133*
 Спермаций 176*
 Спермий 119*, 121, 124
 Спермадерма 121, 122*, 123*, 126
 Спора 131, 133*, 134, 202, 328
 — гетероталличная 234
 — летняя (см. уредоспора)
 Спорангий 131, 133*, 134, 142*, 203, 237
 Спорангиоспора 142*, 165
 Спорангиофор 207, 210*, 234
 Спорогаметофит 169
 Спорогон 190, 92*, 196*, 198*
 Спородерма 112, 119
 Спорофилл 133*, 205, 234
 Спорофит 133* 134, 169, 202, 234, 239, 240*, 320, 328, 329*
 Спутник 26*
 Стаминодий 112
 Створка 172, 173*
 Стебелек зародыша 122*, 123*, 124
 Стебель 58, 70
 — зачаточный 91
 Стенка завязи 113*, 124
 — клетки 11, 13, 14*, 15, 16, 17*, 22*, 32, 37, 38*
 — — антиклинальная 64
 — — вторичная 37, 38*, 39, 49*
 — — одревесневшая 39, 47
 — — опробковевшая 39, 45
 — — периклиная 64
 — — первичная 30, 37*, 38*, 39, 49*
 Стеригма 159
 Стигма 178*, 179
 Столбик 112, 113*, 121
 Столон 96, 97*
 Строение тела артрофитное 325
 — — филофитное 325
 Строма 19*, 21*, 22*, 23, 24*
 — (ложе) 163*
 — головчатая 153, 154*
 Стручок 125*
 Суберин 39, 45, 55
 Суккулент 100, 105
 Султан 315
 Сумка (см. аск)
 Сумкоспора (см. аскоспора)
 Суховой 343
 Сферосома 15, 19
 Сциофит 101
 Таксон 137
 Таллом 129, 138, 171*, 182*, 184
 — гетеромерный 186
 — гомеомерный 186
 — дорсивентральный 191, 192*, 202
 — сифональный 171
 Тапетум 111, 112*
 Тека 111
 Текстура стенки клетки 38, 39
 Телиобазидия 155

Телиоспора 155, 160*, 161, 162*
 Тело плодовое 150, 152*, 158*, 159
 Телом 200, 201*, 203, 323
 Телофаза 29*, 30, 37
 Тельце выводковое 191, 194*, 328
 Теория клеточная 11
 — происхождение цветка 239, 324
 Терофит 105*, 106
 Тетраспора 177, 185
 Тилакоид 21
 Тилла 49*, 50
 Тирс 116*
 Ткань 41, 45
 — бактериоидная 70*
 — водозапасающая 46
 — вторичная 42
 — выделительная 41, 54, 55*
 — выполняющая чечевички 45*
 — ложная (см. плектенхима)
 — меристематическая (меристема) 41
 — механическая 41, 42, 52
 — образовательная (см. меристематическая)
 — основная (паренхима) 41, 46
 — первичная 42, 43
 — покровная 41—43
 — проводящая 41, 42, 48
 — спорогенная 112*
 — трансфузионная 90
 Тонoplast 14*, 15, 16, 19*, 32
 Топография вида 335
 Торус 40, 49*
 Трава 105
 Транспирация 82, 87
 Трахеида 49*, 51, 52, 56*, 57, 74*
 Трахея (см. сосуд)
 Трихогина архикарпа 149*, 150
 — карпогона 176*
 Трихома 44
 Трубка агранулярного ретикулума 17
 — венчика 108*, 109
 — пыльцевая 119*, 121, 223*, 224, 328
 — ситовидная 50*, 51*, 52, 53, 57
 Тыквина 127*
 Тычинка 107, 108*, 110, 111*, 114, 124, 126
 Углевод 16
 Узел 43*, 91, 93
 Узелок 173*
 Ультраструктуры 15
 Уредоспора 161, 162*
 Урnochка 198*, 200
 Ус (см. стolon)
 Усик 60, 97*, 98*
 Устьице водяное (см. гидатода)
 Устьичная щель 44*, 56
 Устьичный аппарат 44*, 46, 56
 Участок ареала 335
 Ушки 83*, 84

Фаза гаплоидная (см. гаплофаза)
 — дикарионная (см. дикариофаза)
 — диплоидная (см. диплофаза)
 — ядерная 132, 328
 Фактор экологический 340
 Фанерофит 105*
 Феллема (см. пробка)
 Феллоген (см. камбий пробковый)
 Феллодерма 45*
 Фермент 15, 16
 Фиалида 153*
 Фибрилла 38*
 Фикоцианин 139, 175, 184
 Фикозритрин 139, 175, 184
 Филлидий 197
 Филлоид 174
 Филлокладий 97, 98
 Филогенез 6, 331, 332
 Филоморфогенез 331
 Фитоценоз 3, 7, 347, 348
 Флаг (см. парус)
 Флора 333, 335
 Флoэма 52*, 53*, 54
 — внутренняя 52, 53*
 — вторичная 65*, 66*, 73, 75*
 — наружная 52, 53*
 — первичная 64*, 65*, 72, 75*
 Форма жизненная (см. жизненная форма)
 — жизни 318, 319*, 331
 Формация листьев 82, 83
 Фотосинтез 4, 5, 20, 46, 82, 87, 88, 91, 106, 343
 Фототропизм 341
 Фрагмобазидия 155, 157*
 Фрагмопласт 30*
 Фреатофит 345
 Фукоксантин 174, 184
 Фуникулус 113*, 114, 123
 Халаза 113, 114*
 Хамефит 105*, 106
 Хвоя 88, 89, 90*, 220
 Хемораса 335
 Хемосинтез 106
 Хитин 141, 163
 Хламидоспора 129, 142, 165, 328
 Хлоренхима (см. паренхима ассимиляционная)
 Хлоропласт 4, 5, 11, 14*, 15, 17*, 19*, 20, 21*, 22—24, 36, 46
 Хлорофилл 4, 5, 20, 184
 Ход смоляной 55*, 74*, 77, 78, 89, 90*
 — масляный 267*
 Холобазидия 155, 157*
 Хологамия 132
 Хохолок 294, 295*, 307*
 Хроматида 28, 29, 32
 Хроматоплазма 139

Хроматофор 20, 168
Хромопласт 15, 20, 23*
Хромосома 14*, 15, 25, 26, 28—30, 32

Царство флористическое 335

Цветок 58, 107, 108*, 115—118, 124
— ациклический 107
— гемидициклический 107
— голый 108*, 109
— зачаточный 92
— клейстогамный 120
— обоеполюй (гермафродитный) 108*, 109, 114
— пестичный 108*, 109, 114, 124
— раздельнополюй 108*, 109
— тычиночный 108*, 109, 114
— циклический 107

Цветолистик 107, 109

Цветоложе 107, 108*, 114, 124, 126

Цветоножка 107, 108*

Центр происхождения вида 334

— образовательный 36

Центромера 26, 27*

Центроплазма 139

Цикл жизненный 132, 133*, 320, 328
— митотический 28*, 29*, 30

Цилиндр центральный 43, 64*, 65*, 72, 73, 75*, 78*, 79*, 80

Циста 145*, 146

Цистерна ретикулума 17*

— диктиосомы 18*

Цистиды 157*, 158

Цистокарпий 177

Цитокинез 29*, 30*, 39

Цитология 6, 11, 12

Цитоплазма 11, 13, 14*, 16, 22*, 32, 34

Чашелистик 107, 108*, 109, 114, 124, 126

Чашечка 108*, 109, 114

Черенок 129, 130

Черешок 83*

Черешочек 84

Чехлик корневой 63*

Чечевичка 45*, 46

Чешуйка 44

— колосковая 309, 310*

— кроющая 221, 222*, 305, 308*

— почечная 92, 94*

— семенная 221, 222*

— цветковая 310*

Чешуя 97*, 98

Число хромосом гаплоидное (моно-
плоидное) 27, 28, 32

— — диплоидное 27, 28, 32

Членик плода 125

— ситовидной трубки 50*, 51*

— сосуда 49, 51

Шейка архегония 189, 192*, 198*

— корневая 61

— корнеплода 67*

— урночки 198*, 200

Шишка 220, 235

— женская 221, 222*

— корневая (см. клубень, корневой)

— мужская 220, 222*

Шляпка плодового тела 158*

Шов 173*

— семенной 123*

Щель устьичная (см. устьичная щель)

Щиток (семядоля) 122*, 123

— (соцветие) 116

— антеридия 191, 192*

— спорангиофора 210*, 213

Эволюция 7, 318, 320, 324, 325, 329, 331, 337, 343

— вида 32

— водорослей 320*

— высших растений 321*

— гаметофита 329*

— жизни 5

— листа 86

— пластид 24

— полового процесса 132, 328

— приспособительная 59

— проводящей ткани 51

— размножения 327

— спорофита 329*

— соматическая 106, 325, 343

— форм жизни 319*

— фотосинтезирующей системы 22

Экзина 119*, 121, 122*

Экзодерма 64*

Экзокарп 124, 126, 127*, 128

Экосистема (см. биогеоценоз)

Экотип 335

Элатера 191, 192*, 202, 207, 210*, 213, 234

Эндодерма 64*, 65*, 71*, 72*, 75, 76, 77*—79*, 89, 90*

Эндокарп 124, 127*, 128

Эндосперм 34*, 121, 122*, 123, 124, 237, 240*, 241

Эндотейи 111, 112*

Энтомофилия 120

Эпигазидия 155

Эпибласт 122*, 123

Эпиблема 43, 64*

Эпидерма 43, 44*, 45, 57, 101*

Эпикотиль 60*, 61, 91*, 101*

Эпиплазма 115

Эпитека 172, 179*

Эпифит 103, 336

Эпифрагма 198*, 200

Эра геологическая 318

— — археозойская 318, 320, 331

— — кайнозойская 318, 335
— — катархеозойская 318
— — мезозойская 318, 321*, 323, 335
— — палеозойская 318, 320, 321*,
323, 335
— — протерозойская 318, 320, 321*,
323
Эрготин 155
Эрем 280*
Эталий 166
Этап органогенеза 330*, 331
Эутроф 344
Эфемер (см. растение эфемерное)

Эцидиоспора 162*, 163
Эцидия 161, 162*

Яблоко 126, 127*
Ягода 126, 127*
Ядро 11, 13, 14*, 21*—23*, 24, 25
Ядрышко 14*, 15, 25, 27*
Язычок 83*, 84, 206, 208*, 234
Яйцеклетка 113*, 120, 121, 132*, 133*,
328
Ямка нектарная 108*
Ярусность 347, 348

Указатель имен

- Аристотель, 384—322 до н. э., древне-греческий философ и ученый 3
Баранецкий О. В. 1843—1905, русский физиолог и анатом растений 186
Боннье Г. 1853—1901, французский ботаник 11
Броун Р. 1773—1858, английский ботаник 11
Буш Н. А. 1869—1941, советский ботаник 243
Вавилов Н. И. 1887—1942, советский ботаник 7, 136, 335
Варминг Йох. 1841—1924, датский ботаник 104, 339
Вегенер А. 1880—1939, немецкий географ 335
Вильденов К. 1765—1812, немецкий ботаник 333
Вильямс В. Р. 1863—1939, советский почвовед 340
Воронин М. С. 1838—1903, русский микробиолог 167
Высоцкий Г. Н. 1865—1940, советский геоботаник и лесовод 340
Галилей Г. 1564—1642, итальянский физик и астроном 11
Геккель Э. 1834—1919, немецкий биолог и зоолог 331, 337
Генкель П. А. 1903—1985, советский физиолог растений 340
Горожанкин И. Н. 1848—1904, русский морфолог растений 12
Гофмейстер В. 1824—1877, немецкий ботаник 329
Гризебах А. 1814—1879, немецкий географ растений 337
Гроссгейм А. А. 1888—1948, советский ботаник 243
Грю Н. 1628—1711, английский ботаник 41
Гук Р. 1635—1703, английский естествоиспытатель 11
Гумбольт А. 1769—1859, немецкий естествоиспытатель 333, 337, 350
Дарвин Ч. 1809—1882, английский биолог 7, 120, 242, 324
Дильс Л. 1874—1945, немецкий географ растений 335
Докучаев В. В. 1846—1903, русский почвовед 340, 344, 349
Друде О. 1852—1933, немецкий систематик и географ растений 337
Дубинин Н. П. р. 1907, советский генетик 136
Жолио-Кюри Ф. 1900—1958, французский физик 5
Жюсье А. 1748—1836, французский ботаник 242
Завадский К. Н. 1910—1978, советский ботаник 136
Иванов Л. А. 1871—1962, советский физиолог растений 340
Кандоль А. де 1778—1841, швейцарский ботаник 350
Келлер Б. А. 1874—1945, советский физиолог и эколог растений 340
Козо-Полянский Б. М. 1890—1957, советский ботаник 243
Комаров В. Л. 1869—1945, советский ботаник 136
Константен Ж. 1857—1936, французский физиолог растений 350
Коровин В. П. 1891—1963, советский геоботаник 340
Костычев С. П. 1877—1931, советский физиолог растений 340
Крик Ф. р. 1916, английский физик и биолог 26
Кузнецов Н. И. 1864—1932, русский ботаник 243

- Куперман Ф. М. 1904—1983, советский морфолог и физиолог растений 330, 331
- Линней К. 1707—1778, шведский ботаник 137, 242
- Мальпиги М. 1628—1694, итальянский анатом растений 41
- Морозов Г. Ф. 1867—1920, русский ботаник и лесовод 340
- Навашин С. Г. 1857—1930, советский ботаник 121
- Попов М. Г. 1893—1955, советский ботаник 324, 325
- Пуркинне Я. 1787—1869, чешский биолог 11
- Раункиер К. 1860—1938, датский морфолог растений 105, 106
- Руссов Э. 1841—1897, русский ботаник 12
- Скоу Ф. 1789—1852, датский географ растений 350
- Страсбургер Э. 1844—1912, немецкий ботаник 12
- Сукачев В. Н. 1880—1967, советский фитоценолог и лесовод 340
- Тимирязев К. А. 1843—1920, русский биолог и физиолог растений 4, 5, 135, 340
- Уотсон Дж. р. 1928, американский генетик 26
- Феофраст 372—287 до н. э., древнегреческий естествоиспытатель и философ 3
- Фоминцин А. С. 1835—1918, русский ботаник и физиолог растений 186
- Чистяков И. Д. 1843—1877, русский ботаник 12
- Шафер В. р. 1886, польский систематик и географ растений 337
- Шванн Т. 1810—1882, немецкий зоолог 11
- Шлейден М. 1804—1881, немецкий ботаник 11
- Энглер А. 1844—1909, немецкий систематик растений 337

О г л а в л е н и е

Введение	3
Вопросы для самоконтроля	10
Часть первая. МИКРО- и МАКРОМОРФОЛОГИЯ	11
Глава 1. Цитология (учение о клетке)	11
Краткие сведения из истории цитологии	11
Методы исследования клетки	12
Разнообразие клеток	13
Компоненты клетки	13
Протопласт	16
Деление ядра и клетки	27
Производные протопласта	32
Вопросы для самоконтроля	40
Глава 2. Гистология (учение о тканях)	41
Меристематические ткани	41
Покровные ткани	43
Основные ткани	46
Механические ткани	47
Проводящие ткани	48
Проводящие пучки	51
Выделительные ткани	54
Вопросы для самоконтроля	57
Глава 3. Органография	58
Вегетативные органы	60
Корень	61
Стебель	70
Лист	82
Побег	91
Вопросы для самоконтроля	99
Влияние внешней среды на структуру вегетативных органов	100
Автотрофные и гетеротрофные растения	106
Вопросы для самоконтроля	107
Репродуктивные органы	107
Цветок	107
Соцветие	115
Микро- и мегаспорогенез. Опыление. Оплодотворение	118
Семя	121
Плод	124
Распространение плодов и семян	128
Вопросы для самоконтроля	128

Глава 4. Размножение растений	129
Бесполое размножение	129
Вегетативное размножение	129
Собственно бесполое размножение	131
Половое размножение	131
Чередование ядерных фаз в жизненном цикле	132
Вопросы для самоконтроля	134
Часть вторая. СИСТЕМАТИКА	135
Глава 5. Низшие растения — Thallobionta procariota	139
Отдел Синие-зеленые водоросли — Cyanophyta	139
Подцарство Талломные ядерные беспластидные (Низшие гетеротрофные) — Thallobionta aplastidae	141
Отдел Грибы — Mycophyta	141
Класс Хитридиомицеты — Chytridiomycetes	144
Класс Оомицеты — Oomycetes	146
Класс Зигомицеты — Zygomycetes	147
Класс Аскомицеты — Ascomycetes	148
Подкласс Гемияскомицеты — Hemiacomycetidae	150
Подкласс Эуаскомицеты — Euascomycetidae	152
Класс Базидиомицеты — Basidiomycetes	155
Подкласс Холобазидиомицеты — Holobasidiomycetidae	158
Подкласс Телиобазидиомицеты — Teliobasidiomycetidae	159
Класс Дейтеромицеты, или Несовершенные грибы, — Deuteromycetes	163
Отдел Слизевики — Mухомycophyta	166
Подцарство Талломные ядерные пластидные (Низшие автотрофные) — Thallobionta eucaryota	168
Водоросли — Algae	168
Отдел Желто-зеленые водоросли — Xanthophyta	170
Отдел Диатомовые водоросли — Diatomophyta	172
Отдел Бурые водоросли — Phaeophyta	174
Отдел Красные водоросли — Rhodophyta	175
Отдел Зеленые водоросли — Chlorophyta	177
Класс Равножгутиковые — Isocontophyceae	178
Класс Конъюгаты — Conjugatophyceae	181
Класс Харовые — Charophyceae	183
Отдел Лишайники — Lichenophyta	186
Вопросы для самоконтроля	188
Глава 6. Высшие растения — Cormobionta	189
Подцарство Предпочеговые архегонияльные — Procormobionta archegoniatae	190
Отдел Моховидные — Bryophyta	190
Класс Печеночники — Hepaticopsida	191
Подкласс Сфагновые мхи — Sphagnliidae	194
Подкласс Бриевые (Зеленые) мхи — Bryidae	195
Отделы Риниовидные — Rhyniophyta и Псилотовидные — Psilotophyta	200
Подцарство Побеговые архегонияльные — Cormobionta archegoniatae	204
Отдел Плауновидные — Lycopodiophyta	204
Класс Плауновые — Lycopodiopsida	205
Класс Полушниковые — Isoetopsida	206
Отдел Хвощевидные — Equisetophyta	207
Класс Хвощевые — Equisetopsida	212
Отдел Папоротниковидные — Polypodiophyta	213
Класс Тонкоспорангийные папоротники — Leptofilipsida	214
Отдел Голосеменные, или Сосновые, — Gymnospermatophyta, Pinophyta	220
Класс Саговниковые — Cycadopsida	224
Порядок Семенные папоротники — Pteridospermales	225
Порядок Саговники — Cycadales	225

Порядок Беннеттиты — Bennettitales	225
Класс Хвойные — Pinopsida	226
Порядок Корданы — Cordaitales	226
Порядок Гинкговые — Ginkgoales	227
Порядок Хвойные — Coniferales	227
Класс Гнетовые — Gnetales	236
Порядок Эфедровые — Ephedrales	236
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	238
Подцарство Побеговые пестичные — Cormobionta gynoeciales	239
Отдел Покрытосеменные, или Магнолиевые, — Angiospermae, Magnoliophyta	239
Класс Двудольные, или Магнолиоиды, — Dicotyledoneae, Magnoliopsida	244
Группа порядков Многоплодных, или Магнолиевидные, — Rholcarpicae, Magnoliidae	245
Группа порядков Розаннородные раздельнолепестные — Melophyta choripetalae	252
Группа порядков Розаннородные однопокровные — Melophyta monochlamydeae	269
Группа порядков Розаннородные спайнолепестные — Melophyta sympetalae	273
Группа порядков Центральные однопокровные — Centrospermae monochlamydeae	280
Группа порядков Стенкоположные раздельнолепестные — Teichiospermae choripetalae	287
Группа порядков Стенкоположные спайнолепестные — Teichiospermae sympetalae	291
Класс Однодольные, или Лилиоиды, — Monocotyledoneae, Liliopsida	301
Группа порядков Венчиковые — Corolliflorae	301
Группа порядков Чешуццветные — Glumiflorae	304
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	318
Глава 7. Происхождение и эволюция царства растений	318
Основные этапы эволюции растений	318
Первые сухопутные высшие растения	323
Первые покрытосеменные	323
Причины многообразия видов и жизненных форм	325
Общие закономерности эволюции растений	327
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	332
Часть третья. ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ (фитогеографии)	333
Глава 8. Флористическая география	333
Глава 9. Экологическая география	337
Фитоценология (геоботаника)	347
Растительные зоны и пояса	349
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	352
<i>Указатель русских названий растений</i>	353
<i>Указатель латинских названий растений</i>	361
<i>Предметный указатель</i>	368
<i>Указатель имен</i>	379

Хржановский Владимир Геннадьевич
Пономаренко Светлана Филипповна

Ботаника

Зав. редакцией *И. П. Незговорова*
Редактор *Н. В. Шувалова*
Художественный редактор *Н. А. Никонова*
Технический редактор *Н. Н. Зиновьева*
Корректор *В. Н. Маркина*

ИБ № 5284

Сдано в набор 02.06.87. Подписано к печати 21.03.88.
Формат 60×90¹/₁₆. Бумага кн.-журн. Гарнитура Литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 24,0. Усл. кр.-от. 24,0. Уч.-изд. л. 25,35. Изд. № 267. Тираж 57 000 экз. Заказ № 444. Цена 1 р. 10 к.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Агропромиздат», 107807, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Набрано в Ленинградской типографии № 2 головном предприятии ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 198052, г. Ленинград, Л-52, Измайловский проспект, 29.

Отпечатано с диапозитивов в Ленинградской типографии № 6 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 193144, г. Ленинград, ул. Моисеенко, 10.