



**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА**  
**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ**  
**РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ –**  
**МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА**  
**(ФГОУ ВПО РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева)**

---

**Факультет садоводства и ландшафтной архитектуры**

**Кафедра ботаники**

**Опорные лекции по дисциплине «Ботаника»**

**для студентов**  
**направления подготовки**  
**110400 «Агрономия»**

квалификация - бакалавр

**Курс 1**

Опорные лекции созданы на основе учебника  
Андреевой И.И., Родман Л.С. Ботаника. – 3-е изд., перераб. и доп. – М.: КолосС, 2007.

**Учебный модуль 1 "Анатомия семенных растений"**  
**Модульная единица 1 "Растительная клетка"**  
**Учебный элемент 1 "Строение растительных клеток"**

**Аннотация.** Основные особенности растительных клеток. Протопласт и его производные. Органеллы растительной клетки. Клеточная стенка, как производное протопласта. Строение и химический состав. Видоизменения клеточной стенки (одревеснение, опробковение, кутинизация, минерализация, ослизнение). Включения. Запасные питательные вещества растений, их состав, локализация в клетке, тканях и органах растений. Запасные вещества клетки. Жизненный цикл и дифференцировка клеток.

**Ключевые слова.** Растительная клетка. Цитоплазма. Ядро. Деление. Клеточная стенка. Клеточный сок. Вещества клетки.

**Вопросы лекции**

1.1. Строение растительных клеток .....	76
1.1.1. Общая характеристика.....	76
1.1.2. Строение.....	76
1.2. Цитоплазма.....	77
1.2.1. Общая характеристика.....	77
1.2.2. Гиалоплазма.....	77
1.2.3. Рибосомы.....	78
1.2.4. Биологические мембраны.....	78
1.2.5. Плазмалемма.....	79
1.2.6. Тонoplast .....	79
1.2.7. Эндоплазматическая сеть .....	79
1.2.8. Аппарат Гольджи .....	79
1.2.9. Лизосомы.....	80
1.2.10. Митохондрии.....	80
1.2.11. Пластиды.....	80
1.3. Ядро.....	83
1.3.1. Общая характеристика.....	83
1.3.2. Ядерная оболочка.....	83
1.3.3. Ядерный сок.....	84
1.3.4. Хромосомно-ядрышковый комплекс.....	84
1.3.5. Функции ядра.....	84
1.4. Деление.....	85
1.4.1. Общая характеристика.....	85
1.4.2. Амитоз.....	86
1.4.3. Митоз.....	86
1.4.4. Мейоз.....	86

1.5. Клеточная стенка.....	87
1.5.1. Общая характеристика.....	87
1.5.2. Строение и химический состав.....	87
1.5.3. Рост стенки.....	88
1.5.4. Поры. ....	88
1.5.5. Механизм построения клеточной стенки. ....	89
1.5.6. Видоизменения клеточной стенки.....	89
1.6. Вакуоли и клеточный сок.....	89
1.6.1. Общая характеристика.....	89
1.6.2. Клеточный сок .....	90
1.7. Включения.....	90
1.7.1. Общая характеристика.....	90
1.7.2. Физиологически активные вещества клетки. ....	91
Вопросы для самоконтроля.....	92

## 1.1. Строение растительных клеток

**1.1.1. Общая характеристика.** Клетка — основная структурная единица одноклеточных, колониальных и многоклеточных растений. Единственная клетка одноклеточного организма универсальна, она выполняет все функции, необходимые для обеспечения жизни и размножения. Форма ее обычно близка к шаровидной или яйцевидной. У многоклеточных организмов клетки чрезвычайно разнообразны по размеру, форме и внутреннему строению. Это разнообразие связано с разделением функций, выполняемых клетками в организме.

Клетки зародыша однородны, они имеют призматическую форму, создающуюся в процессе взаимного давления. По мере дифференциации клеток во взрослом растении их формы становятся многообразнее: кубическая, звездчатая и т.д. Часто форма клеток столь сложна, что не поддается геометрическому определению. Многообразие форм сводят к двум основным типам клеток: паренхимным и прозенхимным.

Паренхимные клетки — изодиаметрические многогранники, обычно четырнадцатигранники, у которых восемь граней — шестиугольники, а шесть — четырехугольники; диаметр их примерно одинаков во всех направлениях, длина не более чем в 2...3 раза превышает ширину.

Средняя величина клеток растений 10...1000 мкм. Наиболее крупные паренхимные клетки те, в которых откладываются запасы питательных веществ. Клетки плодов арбуза, лимона, томатов видны невооруженным глазом. Их величина достигает нескольких миллиметров.

Прозенхимные клетки — вытянутые, длина их превышает ширину и толщину в 5, 6, 10, 100 раз и более. Они значительно крупнее клеток паренхимы; например, волосок хлопчатника достигает длины 1...6 см, волоконце льна — 0,2...4 см, однако поперечник этих клеток микроскопически мал, большей частью 50...100 мкм.

**1.1.2. Строение.** Несмотря на огромное разнообразие, клетки растений характеризуются общностью строения — это клетки эукариотические, имеющие оформленное ядро. От клеток других эукариот — животных и грибов их отличают следующие особенности: наличие пластид; полисахаридная (целлюлозопектиновая) жесткая клеточная стенка снаружи от цитоплазматической мембраны, окружающей любую клетку; хорошо развитая система вакуолей; отсутствие центриолей при делении.

У молодых, вновь образовавшихся клеток, полость заполнена густой цитоплазмой. Многочисленные очень мелкие вакуоли слабо заметны, стенка клетки тонкая. Постепенно накапливается клеточный сок, число вакуолей уменьшается, а их объем увеличивается. Ядро окружено цитоплазматическим мешком, который тяжами соединен с постенным слоем цитоплазмы. В полностью сформированных старых клетках ядро оттеснено в постенный слой цитоплазмы, почти вся полость клеток занята крупной центральной вакуолью. Пло-

щадь клеточной стенки и ее толщина увеличились. Такой рост клеток и изменения в них показывают, что цитоплазма и ядро составляют ее живое содержимое — протопласт, а клеточная стенка и клеточный сок являются производными протопласта, продуктами его жизнедеятельности. От клеточного сока протопласт отделен мембраной, которая называется тонопластом, от клеточной стенки — другой мембраной — плазмалеммой. Протопласт состоит из двух структурных систем — цитоплазмы и ядра. В протопласте осуществляются все основные процессы обмена веществ.

Химический состав протопласта очень сложен и постоянно изменяется. Элементарный состав его характеризуется высоким содержанием углерода, водорода, кислорода и азота.

Основными соединениями, образующими протопласт, кроме воды являются белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы.

Белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы синтезируются самим протопластом.

Физико- химическое состояние протопласта — коллоидный раствор, где дисперсионной средой является вода, а дисперсной фазой — крупные молекулы органических веществ или группы молекул.

Частичная потеря воды ведет к переходу в состояние *геля*, в котором преобладает дисперсная фаза. Способность переходить из жидкого состояния золя в полутвердое состояние геля играет важную роль в существовании протопласта. Он многократно переходит из золя в гель и обратно, это одно из проявлений его живого состояния. Огромная поверхность коллоидных частиц создает благоприятные условия для разнообразных химических процессов.

## **1.2. Цитоплазма**

**1.2.1. Общая характеристика.** Цитоплазма — обязательная часть живой клетки, где происходят все процессы клеточного обмена, кроме синтеза нуклеиновых кислот, совершающегося в ядре. Основу цитоплазмы составляет ее матрикс, или гиалоплазма.

**1.2.2. Гиалоплазма.** Бесцветная коллоидная система, которая обладает ферментативной активностью, — среда, обеспечивающая взаимодействие всех структур цитоплазмы. Гиалоплазма пронизана микротрубочками и микрофиламентами, полимеризация и распад которых обеспечивают обратимые переходы ее участков из золя в гель. Микротрубочки — надмолекулярные агрегаты со строго упорядоченным расположением молекул. В длину могут достигать нескольких микрометров, их диаметр 25 нм. Стенки толщиной около 5 нм построены из спирально упакованных глобул белка тубулина. Способны к самосборке и распаду. Участвуют в формировании жгутиков, ресничек, ахроматинового веретена, во внутриклеточном транспорте. Микрофиламенты — нити белка актина, способные сокращаться. Они образуют сплошное сплетение под плазмалеммой и пучки из параллельно ориентированных нитей в гиалоплазме.

Микрофиламенты прикрепляются к плазмолемме, пластидам, рибосомам, микротрубочкам и, сокращаясь, определяют движение гиалоплазмы и перемещение прикрепленных к ним органелл, а так же образование инвагинаций (складок) на плазмолемме. Совокупность микрофиламентов и микротрубочек составляет цитоскелет, который влияет на изменения формы клетки и перемещение внутриклеточных структур.

С гиалоплазмой связано неотъемлемое свойство цитоплазмы — движение, которое осуществляется за счет микрофиламентов. Оно регулирует обмен веществ, становится более энергичным при усиленной ее деятельности.

Многообразные функции цитоплазмы выполняют специализированные обособленные органеллы. Их возможное число в одной клетке: 20 пластид, 700 митохондрий, 400 диктиосом, 500 тыс. рибосом.

**1.2.3. Рибосомы.** Относятся к числу универсальных органелл, содержатся во всех клетках. В них происходит биосинтез белка. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц (большой и малой), на которые может диссоциировать. В состав рибосом эукариот входят четыре молекулы рибосомальной РНК (рРНК) и белки. Молекулы рРНК образуют структурный каркас, с определенными участками которого связаны соответствующие белки. В составе рибосом эукариот около 100 видов белков. Каждый из белков рибосомы представлен в ней одной молекулой, осуществляющей свою функцию. Формирование субъединиц рибосом происходит в ядре, сборка — в цитоплазме на молекуле иРНК. Часть рибосом связана специфическими белками большой субъединицы с эндоплазматической сетью. Эти рибосомы синтезируют белки, которые через эндоплазматическую сеть поступают в аппарат Гольджи и секретируются клеткой. Рибосомы, расположенные в гиалоплазме, синтезируют белки для собственных нужд клетки. На одной молекуле иРНК могут объединяться 4...40 рибосом, образуя полирибосому (полисому). При интенсивном биосинтезе белков число полирибосом в клетке возрастает.

Остальные органеллы цитоплазмы имеют мембранное строение.

**1.2.4. Биологические мембраны.** Они играют важную роль в организации и работе цитоплазмы. В особо активных клетках они составляют до 90 % ее сухого вещества. Их структурную основу составляет жировая пленка — бимолекулярный слой фосфолипидов, неполярные гидрофобные "хвосты, « которых погружены в толщу мембраны, а полярные гидрофильные группы ориентированы наружу, в водную среду. Молекулы мембранных белков мозаично расположены на обеих сторонах липидного бислоя или внедрены в него на различную глубину, некоторые пронизывают мембрану насквозь. Они образуют гидрофильные поры, по которым проходят полярные молекулы. В мембранах встречаются тысячи различных белков, выполняющих разнообразные функции. Многие мембранные белки являются ферментами.

Две стороны мембраны могут отличаться одна от другой и по составу белков, и по свойствам.

Одно из основных свойств клеточных мембран — их *избирательная проницаемость* (полупроницаемость): одни вещества проходят через них с трудом

или вообще не проходят, другие проникают легко. Избирательная проницаемость мембран играет большую роль в регулировании поглощения и выделения веществ. Мембранное строение органелл обеспечивает огромное увеличение внутренней деятельной поверхности клетки. На мембранах наиболее продуктивно работают многочисленные ферментные системы: концентрация ферментов, упорядоченное их расположение ускоряют реакции, организуют их сопряжение (принцип конвейера), обеспечивает одновременное прохождение разных процессов. С помощью мембран осуществляется *компартиментация* протопласта (подразделение на изолированные отсеки, органеллы).

Компартиментация обеспечивает специализацию отдельных участков цитоплазмы. Благодаря мембранам в миниатюрном общем объеме одновременно может идти синтез различных веществ из одних и тех же предшественников. В органеллах каждого типа создаются оптимальные условия для работы, отличные от условий в других органеллах.

**1.2.5. Плазмалемма** — наружная цитоплазматическая мембрана, отделяет цитоплазму от клеточной стенки. Играет важную роль в обмене веществ между цитоплазмой и внешней средой, в построении клеточной стенки, участвует в полимеризации и ориентации молекул целлюлозы. Изнутри связана с сократимыми микрофиламентами подстилающего слоя гиалоплазмы, которые обеспечивают изменение ее формы. Участвует в межклеточных контактах, образует выросты и впячивания в активных клетках.

**1.2.6. Тонoplast** — внутренняя вакуолярная мембрана, играет барьерную роль, определяя во многом физиологические свойства клетки.

**1.2.7. Эндоплазматическая сеть**, эндоплазматический ретикулум — ЭР. Непрерывно изменяющаяся разветвленная система ультрамикроскопических канальцев, пузырьков и цистерн, ограниченных элементарной мембраной и заполненных бесструктурным матриксом (энхилемой), отличным от гиалоплазмы. Канальцы эндоплазматической сети непосредственно переходят в наружную ядерную мембрану, через них осуществляется связь ядра с цитоплазмой. Часть канальцев проходит в плазмодесмах из одной клетки в другие, обеспечивая связь между ними.

Эндоплазматическая сеть поддерживает структуру цитоплазмы и служит основным внутриклеточным транспортным путем, по которому передвигаются вещества. Длинные канальцы с гладкой поверхностью (агранулярный ЭР) принимают участие в синтезе жиров, углеводов, стероидных гормонов, эфирных масел, смол, каучука, накоплении и выведении ядовитых веществ. Пузырьки, цистерны и короткие канальцы несут прикрепленные рибосомы — гранулярный ЭР. Синтезированные в рибосомах белки транспортируются по ЭР, здесь могут происходить их видоизменение (формирование II<sup>ой</sup> и III<sup>ой</sup> структуры) и концентрация.

**1.2.8. Аппарат Гольджи** (комплекс Гольджи). Состоит из отдельных диктиосом и пузырьков Гольджи. Диктиосомы — органеллы, представляющие собой пачки (2...7 и более) плоских округлых цистерн, ограниченных мембраной и заполненных матриксом. По краям цистерны переходят в состоящую из

трубочек сеть. От этой сети или от края цистерн отчленяются пузырьки Гольджи. Диктиосомы полярны: на одной стороне стопки (образующей) происходит добавление новых цистерн, возникающих, по-видимому, из ЭР, на другой (секретирующей) — образование пузырьков, приводящее к разрушению цистерн.

Цистерны аппарата Гольджи — последний участок многих обменных реакций. Здесь накапливаются, конденсируются и упаковываются вещества, подлежащие изоляции или удалению из цитоплазмы, — чужеродные, ядовитые и т.д. Упакованные в пузырьки, они поступают в вакуоли. Аппарат Гольджи — место синтеза полисахаридов (пектинов, гемицеллюлоз, слизи), идущих на построение клеточной стенки. Они также упаковываются в пузырьки, которые направляются к плазмалемме, прорывают ее и освобождают свое содержимое в просвет между плазмалеммой и клеточной стенкой, для построения которой эти вещества используются. Мембрана пузырька идет на пополнение плазмалеммы. Пузырьки Гольджи участвуют также в формировании новых клеточных стенок и плазмалеммы, происходящем после митоза.

**1.2.9. Лизосомы** — округлые одномембранные органеллы, в матриксе которых содержится большое число гидролитических ферментов. Лизосомы осуществляют внутриклеточное переваривание, автолиз. Локальный автолиз обеспечивает использование части цитоплазмы для поддержания жизнеспособности всей клетки. Например, при разрушении нефункционирующих пластид и митохондрий, период существования которых может быть меньше периода жизни клетки. Гидролитические ферменты лизосом очищают всю полость клетки после отмирания ее протопласта (например, при образовании сосудов).

**1.2.10. Митохондрии.** Округлые или цилиндрические, реже нитевидные органеллы, видимые в световой микроскоп. Длина их достигает 10 мкм, диаметр 0,2... 1 мкм. Митохондрии имеют двумембранное строение, внутри — бесструктурный матрикс. Внутренняя мембрана образует выросты — кристы, которые в растительных клетках обычно имеют вид трубочек. Образование крист увеличивает внутреннюю активную поверхность. В матриксе содержатся кольцевые молекулы митохондриальной ДНК, специфические иРНК, тРНК и рибосомы (прокариотического типа), отличные от цитоплазматических. Здесь происходит автономный синтез белков внутренних мембран митохондрий.

Митохондрии — основной аппарат клетки, в котором химическая энергия метаболитов превращается в энергию макроэргических фосфатных связей АДФ и АТФ, утилизируемых клеткой в процессе жизнедеятельности. В клетках митохондрии концентрируются около ядра, хлоропластов, жгутиков — там, где велик расход энергии.

**1.2.11. Пластиды.** Это органеллы, характерные исключительно для растительных клеток. В них происходит первичный и вторичный синтез углеводов. Форма, размеры, строение и функции пластид различны. По окраске (наличию или отсутствию пигментов) различают три типа пластид: зеленые хлоропласты, желто-оранжевые и красные хромопласты, бесцветные лейкопласты. Возможно взаимное превращение пластид. Обычно в клетке встречается только один тип пластид. Пластиды развиваются из пропластид — сферических недиффе-



ренцированных телец, которые содержатся в растущих частях растений (в клетках зародыша, образовательной ткани). Они окружены двойной мембраной и заполнены матриксом. В матриксе имеются кольцевая ДНК и рибосомы прокариотического типа. Пропластиды способны делиться. Из них на свету (в листьях, незрелых плодах, наружных частях стебля) формируются хлоропласты, в глубине стебля и в подземных органах — бесцветные лейкопласты. Из хлоропластов и иногда лейкопластов образуются хромопласты.

**Хлоропласты** — это органеллы фотосинтеза. Хлоропласты высших растений имеют примерно одинаковую форму двояковыпуклой линзы. Размеры хлоропластов 5... 10 мкм в длину при диаметре 2...4 мкм. Число хлоропластов в клетках высших растений 15...50. Хлоропласты водорослей, называемые хроматофорами, значительно разнообразнее по форме, структуре, набору пигментов. В клетках высших растений хлоропласты расположены в постенном слое цитоплазмы таким образом, что одна из плоских сторон обращена к освещенной стенке клетки. Положение хлоропластов меняется в зависимости от освещенности: при прямом солнечном свете они отходят к боковым стенкам.

Хлоропласт содержит воды до 75 %, белки, липиды, нуклеиновые кислоты, ферменты и пигменты: хлорофиллы (5...10% сухой массы) и каротиноиды (1...2 %). Существует несколько видов хлорофилла. Наиболее распространены хлорофилл *a* (найден у всех зеленых растений и цианобактерий) и хлорофилл *b*, молекула которого содержит на один атом кислорода больше и на два атома водорода меньше. В процессе фотосинтеза хлорофиллу принадлежит ведущая роль. Он может поглощать солнечную энергию, запасать ее или передавать другим молекулам.

Каротиноиды представляют собой высокомолекулярные углеводороды: оранжевый каротин  $C_{40}H_{56}$  и желтый ксантофилл  $C_{40}H_{56}O_2$ . Каротиноиды хлоропластов, а также синие, красные, бурые пигменты хроматофоров водорослей называют дополнительными, вспомогательными пигментами, поскольку энергия, поглощенная ими, может передаваться на хлорофилл. Хлорофилл использует энергию красной части спектра, каротиноиды — синей. Максимум поглощения красного и синего пигментов водорослей приходится на зеленую и желтую части спектра. Фотосинтез — сложный многостадийный процесс; естественно, что для его осуществления необходима дифференцированная структура, которая и выработалась в процессе эволюции.

В онтогенезе хлоропласты формируются из пропластид путем образования из впячиваний внутренней мембраны уплощенных мешков — тилакоидов. Тилакоидная система состоит из гран — пачек дисковидных тилакоидов (наподобие стопки монет) и тилакоидов стромы — уплощенных канальцев, которые объединяют граны между собой. В тилакоидах гран локализованы хлорофиллы и каротиноиды. Тилакоиды гран не изолированные единицы, они связаны друг с другом таким образом, что их полости оказываются непрерывными. В строме хлоропластов содержится собственная белок-синтезирующая система: кольцевая ДНК и прокариотические рибосомы. Большинство белков мембран тилакоидов (в частности, ферменты, осуществляющие световые реакции) синтезиру-

ется на рибосомах хлоропластов, тогда как белок стромы и липиды мембран имеют внепластидное происхождение.

Световая фаза фотосинтеза проходит на мембранах тилакоидов гран.

Темновая фаза проходит в строме, где за счет энергии, накопленной в световой фазе в молекулах АТФ и НАДФ-Н<sub>2</sub>, происходит восстановление СО<sub>2</sub> до глюкозы, а затем и ассимиляционного крахмала. В ходе фотосинтеза образуются также жиры, жирные и органические кислоты, аминокислоты.

**Лейкопласты** — бесцветные округлые пластиды, в которых обычно накапливаются запасные питательные вещества, в основном крахмал. По строению лейкопласты мало отличаются от пропластид, из которых они образуются: двумембранная оболочка окружает бесструктурную строму. Внутренняя мембрана, врастая в строму, образует немногочисленные тилакоиды. В лейкопластах имеются ДНК, рибосомы, а также ферменты, осуществляющие синтез и гидролиз запасных веществ, в первую очередь крахмала.

Лейкопласты, в которых синтезируется и накапливается запасной крахмал, называются *амилопластами*, белки — *протеинопластами*, масла — *элайопластами*. В одном лейкопласте могут накапливаться разные вещества. Запасной белок может откладываться в форме кристаллов или аморфных включений, масла — в виде пластоглобул.

В амилопластах в связи с тилакоидами в строме возникают образовательные центры, вокруг которых в виде зерен откладывается вторичный запасной крахмал из растворимых углеводов, образовавшихся в хлоропластах в процессе фотосинтеза. Много амилопластов в клетках клубней картофеля, зерновок ржи, пшеницы и других органах растений, где откладываются запасные вещества.

**Хромопласты** — пластиды оранжево-красного и желтого цвета, образующиеся из лейкопластов и хлоропластов в результате накопления в их строме каротиноидов. Они встречаются в клетках лепестков (лютик, нарцисс, тюльпан, одуванчик), зрелых плодов (томат, тыква, арбуз, апельсин), редко — корнеплодов (морковь, кормовая свекла), а также в осенних листьях.

Хромопласты — конечный этап в развитии пластид.

Косвенное биологическое значение хромопластов в том, что ярко окрашенные плоды успешнее распространяются птицами и животными, а выделяющиеся яркой желто-красной окраской цветки привлекают насекомых - опылителей.

В филогенезе первичным исходным типом пластид являются хлоропласты, из которых в связи со специализацией органов произошли лейко- и хромопласты. В онтогенезе взаимопревращения пластид происходят иными путями. Наиболее часто хлоропласты превращаются в хромопласты при осеннем пожелтении листьев или созревании плодов. В природе этот процесс необратим. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (позеленение верхней части корнеплода моркови, оказавшейся на поверхности почвы) или хромопласты. Хлоропласты могут при помещении растения в темноту также превратиться в лейкопласты. Процесс этот обратим.

Превращение пластид сопровождается перестройкой их внутренней структуры.

### 1.3. Ядро

**1.3.1. Общая характеристика.** Ядро — важнейшая клеточная структура, регулирующая всю жизнедеятельность клетки. Оно имеется во всех растительных клетках, за исключением зрелых члеников ситовидных трубок флоэмы. Как правило, в каждой клетке есть лишь одно ядро. Ядро всегда окружено цитоплазмой. Обычно оно имеет шаровидную форму, но может стать вытянутым или при высокой интенсивности взаимодействия с цитоплазмой — лопастным. Величина ядра различна. Его диаметр в среднем составляет 10...20 мкм (может быть 1...660 мкм). Для каждой группы одинаковых клеток существует определенное и постоянное ядерно-плазменное соотношение. В молодых делящихся клетках оно составляет  $1/4$ , в сформировавшихся —  $1/20$ ... $1/200$ . Нарушение его ведет к делению или гибели клеток. Биологический смысл этого постоянства в том, что ядро определенного размера способно контролировать лишь соответствующую массу цитоплазмы.

Ядро, как и цитоплазма, представляет собой коллоидную систему, но более вязкой консистенции. По химическому составу ядро резко отличается от остальных органелл высоким (15...30 %) содержанием ДНК. В ядре сосредоточено 99 % ДНК клетки. ДНК образует с основными белками солеобразные соединения — дезоксиноклеопротейиды. В ядре содержатся в значительных количествах иРНК и рРНК.

Структура ядра одинакова у всех эукариотических клеток: ядерная оболочка, ядерный сок (нуклеоплазма или кариолимфа), хромосомно-ядрышковый комплекс.

**1.3.2. Ядерная оболочка.** Состоит из двух мембран, разделенных перинуклеарным пространством, которое заполнено бесструктурным матриксом. Наружная ядерная мембрана, на которой часто располагаются рибосомы, непосредственно соединена с канальцами эндоплазматической сети, а матрикс перинуклеарного пространства переходит в их матрикс. Таким образом, ядро связано не только с цитоплазмой, но и с внеклеточной средой. Характерная особенность ядерной оболочки — наличие пор. Диаметр их колеблется от 60 до 100 нм. По окружности поры наружная и внутренняя ядерные мембраны смыкаются, прерывистая ядерная оболочка состоит как бы из уплощенных мешочков. Поры могут открываться и закрываться, регулируя таким образом ядерно-плазменный обмен. Проницаемость поры регулируется переходом белков порового комплекса из гранулярного состояния в фибриллярное и обратно. Чем выше уровень синтетических процессов, тем больше открытых пор. Около тех участков хроматина, функции которых подавлены, поры закрыты. Число пор колеблется от единиц до 200 на  $1 \text{ мкм}^2$  поверхности ядра.

**1.3.3. Ядерный сок.** Это бесструктурный матрикс, где протекает деятельность остальных органелл ядра. В состав ядерного сока входят многие ферменты, он является активным компонентом ядра.

**1.3.4. Хромосомно-ядрышковый комплекс.** Хромосомы — важнейшая часть ядра. Хромосомы состоят из ДНК и основных белков — гистонов. В интерфазном ядре (между делениями) хромосомы максимально деспирализованы и обычно незаметны в световой микроскоп или видны в виде тонкой сети с отдельными глыбками и узлами (хроматиновая сеть). Хроматин — это деспирализованные и гидратированные хромосомы, сохраняющие свою индивидуальность. Во время деления хромосомы спирализируются, в результате чего утолщаются, укорачиваются и становятся хорошо заметными.

В конце интерфазы (перед делением) каждая хромосома состоит из двух половинок — хроматид. Хроматида содержит дезоксирибонуклеопротеидные нити. Они дифференцированы по длине, ведь молекулы ДНК состоят из разных генов. Каждая хромосома имеет суженную часть — первичную перетяжку, где помещается центромера. У некоторых хромосом заметна вторичная перетяжка, отделяющая небольшой участок — спутник. Это спутничные хромосомы.

**Ядрышко** — плотное шаровидное тельце внутри интерфазного ядра. Его диаметр 1...3 мкм. Ядрышек может быть несколько. Они обычно образуются в области вторичных перетяжек спутничных хромосом. В формировании одного ядрышка могут участвовать и несколько хромосом. Участки ДНК, пронизывающие ядрышко, — ядрышковые организаторы — состоят из большого числа генов, кодирующих рибосомную РНК. Они являются матрицей для интенсивного синтеза молекул рРНК. Соединяясь с белками, поступающими из цитоплазмы, рРНК образует субъединицы рибосом. Через поры в ядерной оболочке субъединицы поступают в цитоплазму, где на молекулах иРНК завершается сборка рибосом.

Ядрышко, по существу, состоит из видоизмененного участка хромосомы и экстрахромосомной части: молекул рРНК, белков и субъединиц рибосом. Компоненты ядрышка объединены деспирализованной нитью ДНК ядрышкового организатора. При митозе, когда ДНК спирализуется и укорачивается, ядрышко распадается, после его окончания воссоздается вновь.

Основная функция ядрышка — синтез рРНК и сборка субъединиц рибосом. Поэтому ядрышки играют важную роль в биосинтезе белков клетки.

**1.3.5. Функции ядра.** Ядро — центральная органелла клетки, носитель основных наследственных свойств, закодированных в хромосомах. Оно управляет жизнью клетки, определяя и регулируя синтез белков. Все клеточные процессы, обмен веществ, рост, развитие, деятельность остальных органелл — процессы ферментативные. От состава и количества ферментов зависят направление и скорость химических реакций в клетке. Ферменты имеют белковую природу, следовательно, передача наследственных свойств от клетки к клетке и состоит в первую очередь в передаче сведений о тех белках, которые клетке предстоит синтезировать в ее жизни.

## 1.4. Деление

**1.4.1. Общая характеристика.** При делении ядра происходит распределение ДНК между дочерними ядрами, т. е. передача наследственной информации. Ее реализация осуществляется в процессе синтеза белков. Через синтез белков ядро регулирует жизнедеятельность клетки. Поэтому, если ядро из клетки удалить, она, как правило, быстро погибает. Функции ядра различны в разные периоды жизни клетки.

Жизнь клетки от одного деления до другого, включая само деление, составляет митотический, или клеточный, цикл.

Интерфаза этого цикла не является стадией покоя. Это стадия активной деятельности деспирализованных хромосом. Она включает три периода.

**Пресинтетический период** ( $G_1$ ) — период воссоздания цитоплазматических структур, их работы. В ядре на деспирализованных хромосомах идет синтез всех форм РНК. На генах ДНК синтезируются различные иРНК, происходит *транскрипция*, переписывание информации. На молекулах иРНК в рибосомах с участием рРНК и тРНК идет синтез белков. Сборка белковых молекул на матрице принципиально иного вещества, на нуклеиновой кислоте, называется трансляцией. *Трансляция* — перевод с 4-буквенного нуклеотидного алфавита нуклеиновых кислот на 20-буквенный аминокислотный алфавит белка. В ходе транскрипции и трансляции происходит реализация наследственной информации, заключенной в молекулах ДНК ядра. ДНК -> иРНК -> БЕЛОК.

Синтез одной молекулы белка длится всего 3...4 с. Основная часть синтезируемых белков — ферменты. Они определяют характер метаболизма и тем самым процесс развития клетки. Поскольку каждая клетка наследует от оплодотворенной яйцеклетки одни и те же ДНК, ее рибосомы могут получить от ядра потенциально одинаковую информацию (*тотипотентность клеток*). Тем не менее, в одном и том же организме клетки развиваются по-разному, приобретают различные формы и функции. Такая дифференциация зависит от того, что различные клетки используют разную информацию, в их ядрах работают разные гены. Часть генов не работает совсем.

Таким образом, в пресинтетическом периоде роль ядра заключается в хранении и реализации наследственной информации.

**Синтетический период** ( $S$ ) — период синтеза ДНК. На каждой из цепей деспирализованных молекул ДНК достраивается комплементарная цепь (происходит репликация ДНК: ДНК  $\rightarrow$  ДНК). Число молекул ДНК в каждой хромосоме удваивается, при этом число хромосом в ядре не изменяется. Каждая хромосома состоит теперь из двух хроматид. Процесс репликации (самоудвоения) молекул ДНК определяет возможность передачи наследственности в процессе последующего деления.

**Постсинтетический период** ( $G_2$ ) — период биохимической подготовки к делению. Продолжается синтез белков и накопления энергии. Происходит формирование структур и веществ, непосредственно участвующих в делении,

например компонентов нитей ахроматинового веретена. Заканчивается подготовка к делению, которой и завершается интерфаза митотического цикла.

В следующем процессе деления ядра происходит распределение молекул ДНК между дочерними ядрами, т.е. передача наследственной информации.

Продолжительность митотического цикла различна. У одноклеточных эукариот он длится от 0,5 ч до двух- трех суток. У многоклеточных – клетки различных участков разных органов проходят его с разной скоростью: у вики посевной за 15 суток в главном корне, 18 — в боковом; у бобов — около двух суток. В ходе митотического цикла происходит деление двух типов: митоз и мейоз. Третий тип деления — амитоз — происходит вне его.

**1.4.2. Амитоз.** Прямое деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования хромосом вне митотического цикла. Амитоз встречается в больших или специализированных, обреченных на гибель клетках.

**1.4.3. Митоз.** Универсальная форма деления ядра, в общих чертах сходная у растений и животных. Митоз характерен для соматических (вегетативных) клеток и обеспечивает увеличение их числа.

Митоз длится 1...24 ч и занимает около 1/25 времени всего митотического цикла

В непрерывном процессе митотического деления различают четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

В результате митоза оба дочерних ядра имеют одинаковое количество ДНК и одинаковое число хромосом, такое же, как в материнском, но каждая хромосома состоит из одной хроматиды. Биологический смысл митоза заключается в точном распределении между образующимися клетками материальных носителей наследственности — молекул ДНК, находящихся в хромосомах. Этим обеспечивается наследственное сходство дочерних клеток с исходной материнской.

В процессе митотического деления осуществляется деление не только ядра (кариокinesis), но и самой клетки (цитокinesis).

**Цитокinesis** — после образования в телофазе двух новых ядер происходит деление клетки и формирование в экваториальной плоскости перегородки — *клеточной пластинки*.

Клеточная пластинка закладывается в виде диска, растет центробежно по направлению к стенкам материнской клетки. Клеточная пластинка имеет полужидкую консистенцию, состоит из аморфного протопектина и пектатов магния и кальция, ее пронизывают фрагменты гладкого ЭР. Эти каналцы соединяют смежные клетки, формируя основу будущих плазмодесм. Каждый протопласт откладывает на клеточную пластинку свою первичную клеточную стенку.

Цитокinesis с помощью клеточной пластинки происходит у всех высших растений и некоторых водорослей. После завершения цитокинеза обе клетки растут, достигают размера материнской и затем могут снова делиться или (одна или обе) переходят к дифференциации (специализации).

**1.4.4. Мейоз.** Встречается у подавляющего большинства растений, но происходит лишь в небольшом числе клеток (обычно при образовании спор).

Сущность мейоза состоит в уменьшении (редукции) числа хромосом вдвое по сравнению с родительской в каждой из образующихся клеток. Мейоз — единый, непрерывный процесс, состоящий из двух последовательных делений, каждое из которых можно разделить на те же, что и в митозе, четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Обоим делениям предшествует одна интерфаза. В синтетическом периоде интерфазы до начала мейоза удваивается количество ДНК и каждая хромосома становится двуххроматидной.

Первое мейотическое, или редукционное, деление завершается расхождением к полюсам деления двуххроматидных хромосом; происходит редукция — уменьшение числа хромосом, образуются два гаплоидных набора хромосом.

Второе мейотическое деление. Оно следует непосредственно за первым, минуя интерфазу, и проходит по типу митоза. Число хромосом не меняется. В результате из двух гаплоидных ядер возникает четыре, тоже гаплоидных ядра с однохроматидными хромосомами.

## **1.5. Клеточная стенка**

**1.5.1. Общая характеристика.** Клетки растений в отличие от клеток животных имеют твердые клеточные стенки, которые придают клетке определенную форму, защищают протопласт, противостоят внутриклеточному давлению и препятствуют разрыву клетки. Они, являясь внутренним скелетом растения, обеспечивают его механическую прочность. Клеточные стенки, как правило, бесцветны и легко пропускают солнечный свет. По ним могут передвигаться вода и растворенные в ней низкомолекулярные вещества. Стенки соседних клеток скреплены межклеточным веществом — срединной пластинкой. Срединная пластинка — единый слой, общий для двух соседних клеток. Она представляет собой несколько видоизмененную клеточную пластинку, возникшую в процессе цитокинеза. Углы клеточных стенок в результате тургорного давления округляются, и между соседними клетками образуются межклетники.

Мацерация — растворение межклеточного вещества, приводящее к разъединению клеток. Естественная мацерация происходит в перезрелых плодах груши, дыни, айвы и др. Искусственно ее проводят, например, при мочке льна для освобождения прядильного сырья — групп клеток лубяных волокон.

**1.5.2. Строение и химический состав.** Первичная клеточная стенка состоит из полисахаридов — пектина и целлюлозы. Целлюлоза образует многомерный каркас, который погружен в аморфный, сильно обводненный матрикс из нецеллюлозных углеводов: пектинов, гемицеллюлоз и др. Именно целлюлоза обуславливает прочность клеточной стенки. Микрофибриллы эластичны и по прочности на разрыв сходны со сталью. Полисахариды матрикса определяют такие свойства стенки, как высокая проницаемость для воды, растворенных мелких молекул и ионов, сильная набухаемость. Благодаря матриксу по стенкам, примыкающим друг к другу, могут передвигаться вода и вещества от клетки к клетке (путь через апопласт по "свободному пространству"). Некоторые

гемицеллюлозы могут откладываться в стенках клеток семян в качестве запасных веществ.

**1.5.3. Рост стенки.** При делении клеток создается заново лишь клеточная пластинка. На нее обе дочерние клетки откладывают собственные стенки, состоящие главным образом из гемицеллюлозы. При этом образование стенки происходит и на внутренней поверхности остальных стенок, принадлежащих материнской клетке. Клеточная пластинка преобразуется в срединную, она обычно очень тонка и почти неразличима. После деления клетка вступает в фазу растяжения за счет поглощения клеткой воды и роста центральной вакуоли. Внутриклеточное гидростатическое давление растягивает стенку, в которую внедряются мицеллы целлюлозы и вещества матрикса. Такой способ роста носит название интуссусцепции, внедрения. Оболочки делящихся и растущих клеток называют первичными. Они содержат воды до 99 %, в сухом веществе преобладают полисахариды матрикса: у двудольных — пектины и гемицеллюлозы в равном соотношении, у однодольных — в основном гемицеллюлозы; содержание целлюлозы не превышает 30 %. Толщина первичной стенки не более 0,1...0,5 мкм.

К моменту, когда рост клетки заканчивается, рост клеточной стенки может продолжаться, но уже в толщину. Этот процесс носит название вторичного утолщения. При этом на внутренней поверхности первичной клеточной стенки откладывается вторичная клеточная стенка. Рост вторичной клеточной стенки происходит в результате аппозиции, наложения новых мицелл целлюлозы на внутреннюю поверхность клеточной стенки. Таким образом, наиболее молодые слои клеточной стенки ближе всего к плазмалемме.

Вторичная стенка выполняет главным образом механические, опорные функции. В ее составе значительно меньше воды и преобладают микрофибриллы целлюлозы (40...50 % сухого вещества). Во вторичных стенках волокон льна и волосков хлопчатника содержание целлюлозы может достигать 95 %.

**1.5.4. Поры.** Утолщается клеточная стенка неравномерно. Обычно неутолщенными остаются лишь небольшие участки первичной клеточной стенки — поровые каналы. Поровые каналы двух соседних клеток располагаются обычно друг против друга и разделяются замыкающей пленкой поры — двумя первичными клеточными стенками с межклеточным веществом между ними. В пленке сохраняются субмикроскопические отверстия, через которые проходят плазмодесмы. Таким образом, пора — это два поровых канала и замыкающая пленка между ними.

Поры бывают простые и окаймленные. В простых порах диаметр порового канала по всей длине одинаковый, поэтому полость канала цилиндрическая и поры округлые. Они характерны для паренхимных клеток. В прозенхимных клетках простые поры имеют щелевидные полости.

Окаймленные поры встречаются в стенках клеток, проводящих воду и минеральные вещества, — трахеидах и сосудах. Их поровый канал имеет форму воронки, которая своей широкой стороной прилегает к замыкающей пленке. В клетках хвойных замыкающая пленка окаймленных пор несет в центре дис-



кообразное утолщение — торус. Вода проходит через краевую зону замыкающей пленки, торус же одревесневает и становится непроницаемым для нее. Если давление воды в смежных клетках неодинаково, замыкающая пленка отклоняется и торус блокирует пору, перекрывая поровый канал.

Плазмодесмы пронизывают замыкающие пленки пор. В каждой клетке имеется от нескольких сотен до десятков тысяч плазмодесм. Плазмодесмы встречаются только в растительных клетках, там, где имеются твердые клеточные стенки. Плазмодесмы состоят из плазмодесменного канала в замыкающей пленки поры, выстилаемой плазмалеммой, и гиалоплазмы. Канальцы ЭР остаются в клеточной пластинке между двумя дочерними клетками после деления. При воссоздании ЭР обе клетки оказываются соединенными.

Плазмалемма, выстилающая канал, и гиалоплазма непрерывны с плазмалеммами и гиалоплазмами смежных клеток. Таким образом, протопласты соседних клеток тесно связаны между собой. По ним происходит межклеточный транспорт ионов и молекул, а также гормонов.

**1.5.5. Механизм построения клеточной стенки.** Клеточная стенка образуется в результате деятельности протопласта. В соответствии с этим вещества поступают в стенку изнутри, со стороны протопласта. Строительные материалы — молекулы целлюлозы, пектина, лигнина и других веществ — накапливаются и частично синтезируются в цистернах аппарата Гольджи. Упакованные в пузырьки аппарата Гольджи, они транспортируются к плазмалемме. Благодаря лизирующим ферментам на наружной стороне мембраны пузырька плазмалемма в этом месте растворяется. Пузырек лопается, и содержимое его оказывается снаружи плазмалеммы. Мембрана пузырька восстанавливает целостность плазмалеммы. Таким образом, внутренняя сторона мембраны пузырька с ферментами синтеза полисахаридов оказывается обращенной к наружной стороне плазмалеммы. За счет ее ферментной активности идет сборка фибрилл целлюлозы и построение клеточной стенки.

**1.5.6. Видоизменения клеточной стенки.** В процессе жизнедеятельности клетки целлюлозная клеточная стенка может претерпевать изменения: одревесневать, опробковевать, минерализоваться и др.

Вещества, входящие в состав клеточных стенок, широко используются человеком. Из целлюлозы получают ацетатный шелк и вискозу, целлофан и, главное, бумагу.

## **1.6. Вакуоли и клеточный сок**

**1.6.1. Общая характеристика.** Клеточный сок образуется в процессе жизнедеятельности протопласта. Полости, заполненные клеточным соком и ограниченные тонопластом, называются вакуолями. Для большинства зрелых клеток характерна крупная центральная вакуоль, которая занимает 70...90 % объема клетки.

**1.6.2. Клеточный сок** — слабо концентрированный водный раствор минеральных и органических соединений, образующих истинные и коллоидные растворы. Клеточный сок имеет в основном кислую реакцию. Химический состав его зависит от вида растения, его возраста и состояния.

Физиологическая роль веществ клеточного сока различна. В нем накапливаются и запасные питательные вещества (простые белки, углеводы), и вещества, регулирующие взаимовлияние растений, растений и животных (гликозиды, пигменты, алкалоиды), и осмотически деятельные соединения (соли органических и неорганических кислот).

Функции вакуолей заключаются, с одной стороны, в накоплении запасных и изоляции эргастических веществ (отбросов, конечных продуктов обмена), с другой — в поддержании тургора и регуляции водно- солевого обмена.

## 1.7. Включения

**1.7.1. Общая характеристика.** Запасные питательные вещества - это временно выведенные из обмена веществ клетки соединения. Они накапливаются в клетках растений в течение вегетационного периода и используются частично зимой, а главное, весной, в период бурного роста и цветения. Перед листопадом или завяданием надземных частей многолетних трав резервные вещества оттягиваются в зимующие органы. У однолетников они концентрируются в семенах или плодах. Запасные вещества могут откладываться в клетках растений, прежде всего в семенах, в очень больших количествах, поэтому семена некоторых растений являются основой питания человека и домашних животных.

Широко распространено у растений отложение запасных жиров в виде липидных капель в цитоплазме. Наиболее богаты ими семена и плоды. Около 90 % семян покрытосеменных содержат жиры в виде основного запасного вещества. В семенах подсолнечника их накапливается более 50 % сухой массы, в семенах клещевины — 60, в плодах маслины — 50 %. Жиры — наиболее калорийное запасное вещество. Основную массу растительных жиров добывают из семян. Многие из них используют в пищу: подсолнечное, льняное, конопляное, хлопковое, кукурузное, горчичное масло, масло грецкого ореха, лещины. Жирные масла применяют для изготовления высококачественного мыла, в производстве олифы и лаков. Масло клещевины (касторовое) используют в медицине.

Запасные белки (протеины) наиболее часто встречаются в виде алейроновых зерен в клетках семян бобовых, гречишных, злаков и других растений. *Алейроновые зерна* образуются при созревании семян из высыхающих вакуолей. Они имеют различную форму, размеры от 0,2 до 20 мкм. Алейроновое зерно окружено тонопластом и содержит аморфный белок альбумин, в который погружены белковые кристаллы глобулина ромбоэдрической формы и глобонид фитина (содержит запасной фосфор). Это сложное алейроновое зерно (у льна,

тыквы, подсолнечника и др.) Алейроновые зерна, содержащие только аморфный белок, называют простыми (у бобовых, риса, кукурузы, гречихи).

При прорастании семян алейроновые зерна набухают, белки и фитин подвергаются ферментативному расщеплению, продукты которого используются растущим зародышем. При этом алейроновые зерна постепенно превращаются в типичные вакуоли, лишенные белка. Они сливаются друг с другом, формируя центральную вакуоль.

Наиболее распространенное запасное вещество растений — полисахарид крахмал. Его молекула состоит из огромного числа молекул глюкозы. В клетках крахмал легко переходит в сахар и сахар в крахмал, что позволяет растению быстро накопить этот ценный полисахарид или использовать его для создания других органических веществ в процессах дыхания и роста клеток. Громадное значение имеет крахмал как источник пищи для людей: крахмал зерновок хлебных злаков (рис, пшеница, кукуруза, рожь), клубней картофеля, плодов банана. Пшеничная мука, например, почти на  $3/4$  состоит из зерен крахмала, в клубнях картофеля он составляет 20.. 30 %. С размером зерен крахмала связаны кулинарные свойства картофеля. Если зерна крахмала мелкие, то при варке клетки тканей клубней разрываются, консистенция становится полужидкой. При крупных зернах крахмала клетки остаются цельными и как бы набухают, вареный картофель получается рассыпчатым. Крахмал — самое важное соединение, используемое в пищу травоядными животными.

Запасной крахмал откладывается в лейкопластах (амилопластах) в виде крахмальных зерен. *Крахмальные зерна* бывают простые, сложные и полусложные. Простые зерна имеют один центр крахмалообразования, вокруг которого формируются слои крахмала. У сложных зерен в одном лейкопласте несколько центров, имеющих свои собственные слои. В полусложных зернах также несколько центров (два и больше), но кроме слоев крахмала, возникших возле каждого центра, по периферии зерна имеются общие слои. Число центров крахмалообразования зависит от числа инвагинаций внутренней мембраны лейкопласта. Крахмальное зерно в живой клетке всегда окружено двумембранной пластидной оболочкой, даже если строма пластиды практически вся вытеснена крахмалом.

Простые зерна имеют пшеница, рожь, кукуруза, сложные — рис, овес, гречиха. В клубнях картофеля встречаются все три типа крахмальных зерен. Форма, размер, строение крахмальных зерен обычно специфичны для вида растения и иногда даже для отдельных сортов одного вида. Анализ муки, основную массу которой составляет крахмал, позволяет установить, из какого растения она получена и нет ли в ней примесей.

**1.7.2. Физиологически активные вещества клетки.** Процессы роста и развития клетки и всего растения регулируются веществами, продуцируемыми цитоплазмой. Ферменты, витамины, фитогормоны и фитонциды находятся в цитоплазме или, утрачивая с ней непосредственную связь, выделяются вовне. При разрушении клетки эти вещества сохраняют свою активность.

## Вопросы для самоконтроля

1. Каковы признаки, отличающие растительную клетку от животной?
2. Какую роль играют пластиды в жизни клетки? Каков общий план их строения? Каково субмикроскопическое строение хлоропластов?
3. Каковы основные функции ядра?
4. В чем заключается непрерывность существования хроматиновых структур?
5. Каковы особенности химического состава ядрышек? Каковы их возникновение и функции?
6. Как происходят поверхностный рост клеточной стенки, ее утолщение? Какие из органелл цитоплазмы принимают участие в образовании и росте клеточной стенки?
7. Что такое вакуоли? Как они образуются и каково их строение? Что такое клеточный сок? Каков его состав?
8. Что такое запасные питательные вещества? В каких органах растений они локализируются, в каких клеточных структурах? Как их использует человек?

### Резюме.

Клетка — основная структурная единица одноклеточных, колониальных и многоклеточных растений. Единственная клетка одноклеточного организма универсальна, она выполняет все функции, необходимые для обеспечения жизни и размножения.

Клетки растений характеризуются общностью строения. От клеток других эукариот — животных и грибов их отличают: наличие пластид; полисахаридная (целлюлозопектиновая) жесткая клеточная стенка снаружки от цитоплазматической мембраны, окружающей любую клетку; хорошо развитая система вакуолей; отсутствие центриолей при делении.

Цитоплазма — обязательная часть живой клетки, где происходят все процессы клеточного обмена, кроме синтеза нуклеиновых кислот, совершающегося в ядре. Многообразные функции цитоплазмы выполняют специализированные обособленные органеллы.

Пластиды - органеллы, характерные исключительно для растительных клеток. В них происходит первичный и вторичный синтез углеводов. Форма, размеры, строение и функции пластид различны. По окраске (наличию или отсутствию пигментов) различают три типа пластид: зеленые хлоропласты, желто-оранжевые и красные хромопласты, бесцветные лейкопласты.

Ядро — важнейшая клеточная структура, регулирующая всю жизнедеятельность клетки. Структура ядра одинакова у всех эукариотических клеток: ядерная оболочка, ядерный сок (нуклеоплазма или кариолимфа), хромосомно-ядрышковый комплекс.

Жизнь клетки от одного деления до другого, включая само деление, составляет митотический, или клеточный, цикл. Амитоз. Прямое деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования хромосом вне митотического

цикла. Митоз. Универсальная форма деления ядра, в общих чертах сходная у растений и животных. Митоз характерен для соматических (вегетативных) клеток и обеспечивает увеличение их числа. Мейоз встречается у подавляющего большинства растений, но происходит лишь в небольшом числе клеток (обычно при образовании спор). Сущность мейоза состоит в уменьшении (редукции) числа хромосом вдвое по сравнению с родительской в каждой из образующихся клеток.

Клетки растений в отличие от клеток животных имеют твердые клеточные стенки, которые придают клетке определенную форму, защищают протопласт, противостоят внутриклеточному давлению и препятствуют разрыву клетки. Они, являясь внутренним скелетом растения, обеспечивают его механическую прочность. Первичная клеточная стенка состоит из полисахаридов — пектина и целлюлозы. Вторичная стенка выполняет главным образом механические, опорные функции. В ее составе значительно меньше воды и преобладают микрофибриллы целлюлозы (40...50 % сухого вещества).

Клеточный сок образуется в процессе жизнедеятельности протопласта. Полости, заполненные клеточным соком и ограниченные тонопластом, называются вакуолями. Для большинства зрелых клеток характерна крупная центральная вакуоль, которая занимает 70...90 % объема клетки.

Запасные питательные вещества - это временно выведенные из обмена веществ клетки соединения. Они накапливаются в клетках растений в течение вегетационного периода и используются частично зимой, а главное, весной, в период бурного роста и цветения.

Процессы роста и развития клетки и всего растения регулируются веществами, продуцируемыми цитоплазмой. Ферменты, витамины, фитогормоны и фитонциды находятся в цитоплазме или, утрачивая с ней непосредственную связь, выделяются вовне. При разрушении клетки эти вещества сохраняют свою активность.

**Учебный модуль 1 "Анатомия семенных растений"**  
**Модульная единица 2 "Ткани высших растений"**  
**Учебный элемент 2 "Понятие о тканях. Образовательные ткани"**

**Аннотация.** Понятие о тканях. Ткани образовательные и постоянные. Образовательные ткани. Первичные и вторичные меристемы. Расположение в теле растения: апикальные, интеркалярные, латеральные меристемы. Раневые меристемы.

**Ключевые слова.** Ткани. Образовательные ткани. Меристемы. Инициали. Апикальные меристемы. Латеральные меристемы. Интеркалярные меристемы.

**Вопросы лекции**

2.1. Понятие о тканях .....	95
2.1.1. Общая характеристика.....	95
2.2. Образовательные ткани, или меристемы.....	96
2.2.1. Общая характеристика.....	96
2.2.2. Первичные меристемы.....	96
2.2.3. Вторичные меристемы.....	96
2.2.4. Апикальные меристемы.....	96
2.2.5. Латеральные меристемы.....	97
2.2.6. Интеркалярные меристемы. ....	97
2.2.7. Раневые меристемы.....	97
2.2.8. Рост и дифференцировка клеток меристемы. ....	97
Вопросы для самоконтроля .....	98
Резюме .....	98

## 2.1. Понятие о тканях

**2.1.1. Общая характеристика.** Ткань - совокупность сходных по строению и происхождению клеток и межклеточного вещества, приспособленных к выполнению одной или нескольких определенных функций.

Строение растений усложнялось в процессе эволюции в течение многих миллионов лет. Ткани возникли у высших растений в связи с выходом их на сушу и максимальной специализации достигли у покрытосеменных. У водорослей, даже наиболее сложноустроенных, число различных типов клеток не превышает 10, у мхов их уже около 20, у папоротников — около 40, а у покрытосеменных — более 80.

Специализация клеток происходит в процессе их онтогенеза, или жизненного цикла. Это возможно благодаря тотипотентности клеток. Ведь клетки многоклеточного организма, образовавшиеся путем митоза, обладают одинаковыми наследственными свойствами. Они генетически равнозначны, и каждая из них может теоретически развиться в целый организм. Свойство клеток реализовать всю генетическую информацию ядра, обеспечивающую их дифференцировку и развитие до целого организма – тотипотентность. Реализуется и тотипотентность оплодотворенной яйцеклетки, развивающейся в многоклеточный организм. Основная масса клеток реализует в онтогенезе не все наследственные свойства, активна лишь часть генов, остальные блокируются.

В многоклеточном организме клетки выполняют различные функции и имеют разное строение, приобретенное в ходе онтогенеза или жизненного цикла.

Наибольшее разнообразие тканей наблюдается у взрослых покрытосеменных растений. Однако если рассмотреть под микроскопом строение зародыша любого семени, то видно, что весь он состоит из однородных клеток с тонкими целлюлозными стенками. Все клетки живые, с густой цитоплазмой и относительно крупными ядрами. При прорастании семени они интенсивно делятся путем митоза. Это клетки образовательной ткани. Большинство возникших из них клеток взрослого растения видоизменяются и превращаются в другие — уже постоянные ткани. В отличие от клеток образовательных тканей клетки постоянных тканей дифференцируются в пресинтетическом периоде интерфазы и, следовательно, к делению не способны.

Классификации тканей весьма многочисленны. Наиболее часто различают шесть типов тканей: образовательные, или меристемы, и постоянные: покровные; основные; механические; проводящие; выделительные.

## 2.2. Образовательные ткани, или меристемы

**2.2.1. Общая характеристика.** Растения в отличие от животных растут всю жизнь. Новообразование клеток происходит в результате митотического деления клеток образовательных тканей.

После каждого деления одна из сестринских клеток остается в меристеме, а другая включается в неделящиеся ткани. Первые клетки, продолжающие делиться, называются *инициалами*, вторые — *производными инициалей*. Инициали могут сохраняться очень долго, в течение всей жизни растения (у некоторых растений тысячи лет). Это связано с их способностью делиться неопределенно много раз, обеспечивая непрерывное нарастание массы растения. Тело наземного растения — результат работы одной или относительно немногих инициальных клеток. Производные инициалей делятся один или несколько раз и превращаются в постоянные ткани. Таким образом, меристема включает инициали и их непосредственные производные.

В зависимости от происхождения различают первичные и вторичные меристемы.

**2.2.2. Первичные меристемы** (промеристемы). Из первичной образовательной (эмбриональной) ткани состоит зародыш семени. Клетки его постоянно делятся, образуя новые клетки, ткани и органы. У взрослых растений первичные меристемы сохраняются лишь на самой верхушке стебля и вблизи кончика корня. Остальные клетки перестают делиться и превращаются в клетки постоянных тканей.

Лишь в почках, основаниях междоузлий стебля (особенно долго у злаков) и черешков сохраняется так называемая интеркалярная (вставочная) меристема.

Образование семядолей и заложение листовых зачатков вызывают дифференциацию прокамбия. В процессе роста растения промеристема частично сохраняется в корнях — в виде перицикла (как корнеродная меристема). Первичные меристемы (промеристемы) происходят непосредственно из меристемы зародыша, развившегося из зиготы, обладают способностью к делению изначально. По своему положению в теле растения они могут быть апикальными (верхушечными) интеркалярными и латеральными (боковыми).

**2.2.3. Вторичные меристемы.** Приобрели способность к активному делению заново. Они образованы или первичными меристемами, почти утратившими способность к делению, или постоянными тканями.

По положению в растении (топографии) выделяют верхушечные, или апикальные, боковые, или латеральные, и вставочные, или интеркалярные, меристемы.

**2.2.4. Апикальные меристемы.** Локализуются на полюсах зародыша — кончике корешка и почечке. Они обеспечивают рост корня и побега в длину. При ветвлении боковые побеги и корни обязательно имеют свои верхушечные меристемы. Апикальные меристемы первичны, они образуют конусы нарастания корня и побега.



**2.2.5. Латеральные меристемы.** Располагаются по окружности осевых органов, образуя полые цилиндры, которые на поперечных срезах имеют вид кольца. Первичные боковые меристемы — прокамбий, перicycle — возникают непосредственно под апексами и в непосредственной связи с ними. Вторичные — камбий и феллоген (пробковый камбий) — формируются позднее из промеристем или постоянных тканей путем их дедифференцировки. Боковые меристемы обеспечивают утолщение корня и стебля. Из прокамбия и камбия образуются проводящие ткани, из феллогена — пробка.

**2.2.6. Интеркалярные меристемы.** Располагаются в основаниях междоузлий, черешков листьев. Это остаточные первичные меристемы. Они происходят от верхушечных меристем, но их превращение в постоянные ткани задержано по сравнению с остальными тканями стебля. Эти нежные меристемы особенно хорошо заметны у злаков. В случае полегания хлебов они обеспечивают поднятие стеблей за счет неравномерного деления клеток на нижней и верхней сторонах соломины.

**2.2.7. Раневые меристемы.** Образуются при повреждении тканей и органов. Живые клетки, окружающие пораженные участки, дедифференцируются и начинают делиться, т. е. превращаются во вторичную меристему. Раневые меристемы образуют каллюс — плотную ткань беловатого и желтоватого цвета, состоящую из паренхимных клеток разнообразных размеров, расположенных беспорядочно. Клетки каллюса имеют крупные ядра и относительно толстые клеточные стенки. Из каллюса может возникнуть любая ткань или орган растения. На периферии формируется пробка, возможна дифференцировка клеток каллюса в другие ткани. В каллюсе могут закладываться придаточные корни и почки. Каллюс из раневых меристем возникает при прививках, обеспечивая срастание привоя с подвоем; в основании черенков. Каллюс используют для получения культуры изолированных тканей.

Цитологические особенности меристем. Наиболее типично выражены у апикальных меристем. Клетки — изодиаметрические многогранники — не разделены межклетниками. Клеточные стенки тонкие, с малым содержанием целлюлозы. Цитоплазма густая, ядро крупное, расположено в центре. В цитоплазме большое число рибосом и митохондрий (идет энергичный синтез белков и других веществ). Многочисленные вакуоли очень мелкие.

Клетки латеральных меристем неодинаковы по величине и форме. Это связано с различиями клеток постоянных тканей, которые из них образуются. Так, например, в камбии есть паренхимные и прозенхимные клетки. Из паренхимных инициалей образуется паренхима проводящих комплексов, а из прозенхимных — собственно проводящие элементы.

**2.2.8. Рост и дифференцировка клеток меристемы.** Процесс сопровождается увеличением объема и изменением формы клеток. Тонкие клеточные стенки способны к растяжению, клетки приобретают размеры и форму, характерные для постоянной ткани. Рост соседних клеток происходит обычно согласованно, что обеспечивает сохранность плазмодесм между клетками. Прото-

пласты клеток, связанные плазмодесмами, образуют единую живую систему — симпласт.

Иногда клетки растут иначе, внедряясь между соседними, их стенки скользят относительно друг друга. Так могут возникать длинные прозенхимные клетки механических тканей и млечников.

Конкретный путь развития клеток меристем определяется их положением в растении — единой системе, способной к саморегуляции. Потенциально клетки меристемы могут превращаться в различные ткани.

### Вопросы для самоконтроля

1. Что такое ткань?
2. Чем характеризуются меристематические ткани и как они подразделяются?
3. Каковы отличия образовательных тканей от постоянных?
4. Дайте определение образовательной ткани.
5. Какими особенностями характеризуются клетки образовательных тканей?
6. Какой тип деления характерен для клеток образовательных тканей?
7. Каковы принципы классификации образовательных тканей?
8. Каковы пути возникновения вторичных меристем?
9. Какие меристемы обеспечивают нарастание органов растения в длину? В толщину?
10. Какова роль вставочных меристем?
11. Что такое каллюс?

### Резюме.

Ткань - совокупность сходных по строению и происхождению клеток и межклеточного вещества, приспособленных к выполнению одной или нескольких определенных функций.

Классификации тканей весьма многочисленны. Наиболее часто различают шесть типов тканей: образовательные, или меристемы, и постоянные: покровные; основные; механические; проводящие; выделительные.

Растения в отличие от животных растут всю жизнь. Новообразование клеток происходит в результате митотического деления клеток образовательных тканей.

Меристема включает инициали и их непосредственные производные.

Первые клетки, продолжающие делиться, называются *инициалами*, вторые — *производными инициалей*.

Вторичные меристемы приобрели способность к активному делению заново. Они образованы или первичными меристемами, почти утратившими способность к делению, или постоянными тканями.

По положению в растении (топографии) выделяют верхушечные, или апикальные, боковые, или латеральные, и вставочные, или интеркалярные, меристемы.

**Учебный модуль 1 "Анатомия семенных растений"**  
**Модульная единица 2 "Ткани высших растений"**  
**Учебный элемент 3 "Постоянные ткани"**

**Аннотация.** Классификация постоянных тканей. Покровные ткани. Эпиблема. Особенности строения клеток в связи с функцией поглощения. Эпидерма. Строение и работа устьиц, их роль в газообмене и транспирации. Покровные комплексы — перидерма и корка. Чечевички, формирование и функции. Основные ткани: ассимиляционные, запасающие и воздухоносные. Механические ткани. Колленхима, склеренхима. Особенности строения. Проводящие ткани и комплексы. Строение трахеальных элементов — трахеид, сосудов. Ситовидные элементы — ситовидные клетки и ситовидные трубки. Проводящие комплексы — ксилема, флоэма, их гистологический состав. Проводящие пучки. Выделительные ткани.

**Ключевые слова.** Постоянные ткани. Эпиблема. Эпидерма. Перидерма. Корка. Хлоренхима. Механическая ткань. Колленхима. Склеренхима. Склериды. Трахеиды. Сосуды. Ситовидные элементы. Ксилема. Флоэма. Камбий. Проводящие пучки.

**Вопросы лекции**

3.1. Покровные ткани.....	102
3.1.1. Общая характеристика.....	102
3.1.2. Эпиблема.....	102
3.1.3. Эпидерма.....	102
3.1.4. Пробка.....	104
3.1.5. Корка.....	106
3.2. Основные ткани.....	106
3.2.1. Общая характеристика.....	106
3.2.2. Основная паренхима.....	106
3.2.3. Ассимиляционная паренхима.....	107
3.2.4. Запасающая паренхима.....	107
3.2.5. Воздухоносная паренхима.....	107
3.3. Механические ткани.....	107
3.3.1. Общая характеристика.....	107
3.3.2. Колленхима.....	108
3.3.3. Склеренхима.....	108
3.4. Проводящие ткани и комплексы.....	109
3.4.1. Общая характеристика.....	109
3.4.2. Трахеальные элементы.....	110
3.4.3. Ситовидные элементы.....	111
3.4.4. Проводящие пучки.....	112
3.5. Выделительные ткани.....	113

3.5.1. Общая характеристика.....	113
3.5.2. Наружные выделительные структуры. ....	114
3.5.3. Внутренние выделительные структуры.....	115
Вопросы для самоконтроля.....	115
Резюме .....	116

### 3.1. Покровные ткани

**3.1.1. Общая характеристика.** Покровные ткани расположены снаружи всех органов растений на границе с внешней средой. Они состоят из плотно сомкнутых клеток и выполняют барьерную роль, предохраняя органы растений от неблагоприятных воздействий. Эти ткани возникли с выходом растений на сушу и весьма разнообразны по строению и функциям. Покровные ткани надземных органов — эпидерма, пробка — служат для защиты от высыхания и для газообмена. Корни, особенно их окончания, одевает эпиблема, регулирующая и обеспечивающая всасывание и выделение растворов.

**3.1.2. Эпиблема (ризодерма).** Первичная однослойная поверхностная ткань корня. Формируется из протодермы — наружного слоя клеток апикальной меристемы корня. Основная функция эпиблемы — всасывание, избирательное поглощение из почвы воды с растворенными в ней элементами минерального питания. Через эпиблему выделяется ряд веществ, например кислот, действующих на субстрат и преобразующих его.

Цитологические особенности эпиблемы связаны с ее функциями. Это тонкостенные клетки, лишенные кутикулы, с вязкой цитоплазмой, с большим числом митохондрий (активное поглощение веществ происходит с затратой энергии).

Поглощающая поверхность эпиблемы увеличивается в 10 раз и более за счет образования корневых волосков. *Корневой волосок* представляет собой вырост клетки длиной 1...2 (3) мм. При образовании корневого волоска наружная стенка клетки выпячивается, ядро перемещается в его растущий конец, где располагается в постенной цитоплазме. Здесь же находятся многочисленные диктиосомы аппарата Гольджи, продуцирующие вещества для построения клеточной стенки. Центральная вакуоль занимает большую часть клетки. Продолжительность жизни клеток эпиблемы до 15...20 дней.

**3.1.3. Эпидерма (кожица).** Первичная покровная ткань, образующаяся из протодермы конуса нарастания побега на всех листьях, стеблях, а также на цветках, плодах и семенах. Эпидерма защищает внутренние ткани от высыхания и повреждений, препятствует прониканию микроорганизмов. Яблоко, лишенное эпидермы, в первые сутки испаряет воды в 55 раз больше, чем яблоко с эпидермой. Одновременно эпидерма обеспечивает связь со средой — через нее происходят транспирация (регулируемое испарение) и газообмен, иногда всасывание и секреция различных веществ (в том числе эфирных масел, ферментов и гормонов).

Эпидерма — сложная ткань, в ее состав входят морфологически различные клетки: основные клетки эпидермы; замыкающие и побочные клетки устьиц и трихомы.

Основные клетки эпидермы плотно сомкнуты, межклетники отсутствуют. Обычно они имеют таблитчатую форму. В удлинённых частях растения (стеб-

ли, черешки и жилки листьев, а также листья большинства однодольных) они вытянуты в направлении длинной оси. Боковые стенки, т. е., перпендикулярные поверхности, часто извилистые, что повышает прочность их сцепления. Наружные стенки обычно толще остальных. Их внутренний, наиболее мощный, слой состоит из целлюлозы и пектина. Клеточные стенки могут пропитываться кремнеземом (режущие стебли и листья хвощей, некоторых осок и злаков) или содержать слизь (эпидерма семян льна, айвы), которая впитывает воду, ослизняется и прилипает к почве, что улучшает условия прорастания.

С наружной стороны вся эпидерма покрыта сплошным слоем кутикулы. Помимо кутина в ее состав входят вкрапления воска, что еще больше снижает проницаемость кутикулы для воды и газов. На поверхности кутикулы воск может образовать сплошной налет, состоящий из чешуек, палочек и других структур. Этот сизый, легко стирающийся налет хорошо заметен на листьях капусты или плодах сливы, винограда. Если его удалить, то плоды будут быстрее портиться. Мощность кутикулы и ее состав во многом определяют химическую стойкость и проницаемость эпидермы. В условиях засушливого климата у растений развивается более толстая кутикула. У растений, погруженных в воду, кутикулы нет.

Клетки эпидермы имеют живой протопласт, обычно с хорошо развитой эндоплазматической сетью и аппаратом Гольджи. У некоторых растений (традесканции) в цитоплазме можно видеть лейкопласты. У водных растений, папоротников, обитателей тенистых мест встречаются хлоропласты.

Из эпидермы могут возникать придаточные почки, феллоген; в культуре можно получить зародышеподобные структуры. У некоторых, преимущественно тропических, растений эпидерма многослойна, одна из ее функций — поглощение воды.

*Устьица* — специализированные образования эпидермы, регулирующие газообмен, необходимый для дыхания, фотосинтеза и транспирацию. Устьице состоит из двух замыкающих клеток, между которыми находится устьичная щель. Под ней расположена дыхательная подустьичная полость. Она способствует лучшему газообмену между внутренними частями органа и внешней средой. Часто к замыкающим клеткам примыкают две или более побочные клетки, отличные от основных клеток эпидермы. Замыкающие и побочные клетки представляют собой устьичный аппарат.

Образуются устьица из инициальных клеток, возникающих в протодерме. Инициальная клетка делится, давая две замыкающие клетки, между которыми образуется путем мацерации межклеточного вещества и разъединения клеточных стенок межклетник — устьичная щель. Инициальная клетка может претерпевать несколько делений, тогда кроме замыкающих формируются околоустьичные побочные клетки. Стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно: брюшные (обращенные к щели) толще спинных (примыкающих к эпидерме). Замыкающие клетки содержат хлоропласты с хорошо развитыми тилакоидами и многочисленные митохондрии в активном состоянии. При повышении тургора тонкие стенки растягиваются, увлекая за собой толстые, и устьичная щель

увеличивается. При падении тургора она закрывается, так как замыкающие клетки принимают первоначальное положение.

Главная роль в изменении тургора и объема замыкающих клеток принадлежит ионам калия. При открывании устьиц они перемещаются из соседних клеток в замыкающие, затрачивая энергию, которую возмещают митохондрии. Существенное значение имеет и наличие хлоропластов: в результате фотосинтеза повышаются концентрация сахаров и осмотическое давление. За счет всасывания воды объем вакуоли существенно увеличивается, тургор растет и устьице открывается. В темноте при недостаточном обводнении устьичная щель закрывается из-за понижения тургора в замыкающих клетках.

Эпидерма очень эффективно регулирует транспирацию. Если устьица открыты полностью, то транспирация идет с такой же скоростью, как если бы эпидермы не было совсем. При закрытых устьицах она резко снижается. Число и расположение устьиц специфично для разных видов и колеблется в зависимости от условий жизни от нескольких десятков до 300 и более на 1 мм<sup>2</sup> поверхности листа. В условиях достаточного увлажнения замыкающие клетки расположены на одном уровне с основными клетками эпидермы при избыточном — приподняты, при недостаточном — залегают заметно ниже (погруженные устьица). Такие устьица уменьшают потери воды.

У злаков, осок и некоторых других растений замыкающие клетки устьиц имеют форму гантелей: узкая средняя часть с толстыми стенками и концевые расширения, где находятся хлоропласты, с более тонкими стенками. При увеличении тургора тонкостенные участки вздуваются и устьичная щель открывается.

Сложный механизм движения устьичных клеток подробнее рассматривается в курсе физиологии растений.

*Трихомы* — различные по форме, строению и функции клетки эпидермы. Они имеют форму волосков (кроющих или железистых, которые будут рассмотрены в составе выделительных тканей) чешуек и др. Функции большинства типов трихом неясны. Кроющие трихомы могут быть одноклеточными (у яблони), многоклеточными неразветвленными (у картофеля) или разветвленными (у коровяка), звездчатыми (у лоха).

Эпидерма функционирует, как правило, один вегетационный период, обычно к осени ее заменяет пробка.

**3.1.4. Пробка (феллема).** Вторичная покровная ткань развивается из клеток пробкового камбия, феллогена. Феллоген — вторичная меристема, он возникает из основной паренхимы, лежащей под эпидермой или более глубоко (смородина, малина), а иногда и в самой эпидерме (ива). У большинства деревьев и кустарников феллоген закладывается в однолетних побегах уже в середине лета. Клетки феллогена делятся параллельно поверхности органа (тангентально), откладывая наружу клетки феллемы, внутрь — феллодермы. Клеток феллемы образуется всегда больше, чем феллодермы. За один год в одном радиальном ряду может образоваться от 2 до 20 клеток феллемы в зависимости от вида растения. Феллема (покровная ткань, пробка), феллоген (образовательная



ткань) и феллодерма (основная ткань, хлорофиллоносная паренхима) — это единый покровный комплекс — перидерма.

Клетки пробки соединены очень плотно, без межклетников, их целлюлозные клеточные стенки вначале очень тонкие, затем утолщаются. Во вторичных клеточных стенках образуются чередующиеся слои суберина и воска, не пропускающих воду и воздух. Опробковение стенок ведет к отмиранию протопласта. По мере того как эпидерму сменяет перидерма, зеленый цвет побегов переходит в бурый. "Вызревшие" к осени побеги первого года жизни, защищенные перидермой, способны к перезимовыванию. Пробка защищает органы растений от потери воды, проникновения болезнетворных организмов, резких колебаний температуры, так как обладает малой теплопроводностью.

У березы феллоген ежегодно образует 2...3 слоя толстостенной пробки и 4...6 слоев тонкостенной. Эти клетки заполнены белым смолоподобным веществом — бетулином, что и придает бересте белый цвет.

Газообмен и транспирация в органах, покрытых перидермой, происходят через чечевички. Чечевичка — участок перидермы с рыхло расположенными клетками пробки. Чечевичка с поверхности выглядит как бугорок. По межклетникам этой выполняющей ткани циркулируют газы и водяные пары. С наступлением холодов феллоген откладывает под выполняющей тканью замыкающий слой из плотно соединенных клеток, препятствующий испарению. Весной этот слой под напором вновь формирующихся клеток разрывается. По мере утолщения ветвей чечевички растягиваются (у березы они имеют вид черточек, у осины — ромбов).

Сравнительная характеристика эпидермы и феллемы представлена в таблице.

У древесных растений перидерма образуется на ветвях, стволах, корнях и почечных чешуях, на некоторых плодах, в местах поражения органов; у двудольных трав — на корнях, гипокотиле, иногда на корневищах, клубнях.

Степень сформированности перидермы и ее характер необходимо учитывать при выборе способов и режима хранения овощей. В перидерме корнеплодов моркови слой пробки тонок, феллоген здесь продуцирует преимущественно феллодерму, она мощнее, чем феллема. Корнеплоды во избежание иссушения хранят в песке. Успех хранения клубней картофеля во многом зависит от сформированности перидермы. С молодых клубней слой пробки легко снимается, так как рвутся живые тонкостенные клетки феллогена. После того как феллоген дифференцируется в постоянные ткани, картофель можно закладывать на хранение.

Коммерческую пробку дает средиземноморский пробковый дуб (*Quercus suber*). Первый феллоген у него закладывается в эпидерме и дает малоценную пробку. Когда дерево достигает 20-летнего возраста, раннюю перидерму удаляют и в нескольких миллиметрах от поверхности закладывается новый феллоген. Образованная им пробка нарастает очень быстро и примерно через 10 лет становится такой толстой, что ее снимают и используют. В стволе закладывается новый феллоген, процесс повторяется каждые 10 лет, пока дерево не достиг-

нет возраста 150 лет. Пятнышки и темные штрихи на поверхности пробки — чечевички. Используется и гораздо менее ценная пробка бархата амурского.

**3.1.5. Корка.** Лишь у некоторых древесных (осины, бука, лещины) перидерма защищает стволы в течение всей жизни, а у большинства же по мере утолщения она заменяется коркой. На стволах развивается несколько перидерм, каждая последующая закладывается глубже предыдущей. Живые ткани, заключенные между слоями пробки, отмирают, и формируется покровный комплекс — корка (ритидом). Корка состоит из нескольких слоев пробки и заключенных между ними отмерших тканей. Изнутри корка ежегодно получает приращение, а с поверхности она или постепенно разрушается, или периодически отделяется и спадает. Корка образуется у граба после 50 лет, у дуба, ели и березы — на 25...35-м году жизни, у яблони — на 6...8-м году.

Если образование перидерм происходит не по всей окружности ствола, а отдельными полудугами, то корка формируется неправильными кусками. Такая корка называется *чешуйчатой* и образуется у большинства растений.

*Кольцевая* корка формируется в том случае, если каждая вновь возникающая перидерма опоясывает ствол, периодически отрезая цилиндрические участки коры. Кольцевая корка периодически сбрасывается на всем протяжении стебля и этим снижает его массу, что особенно важно для лиан — винограда, лимонника, жимолости, каприфоли.

Корка не способна к растяжению, поэтому при утолщении ствола в ней появляются трещины. На дне трещин во внутренней перидерме имеются чечевички, обеспечивающие газообмен. Корка надежно предохраняет стволы от механических повреждений, погрызов животными, лесных пожаров, резкой смены температур.

## 3.2. Основные ткани

**3.2.1. Общая характеристика.** Основные ткани составляют большую часть тела растения. По происхождению основные ткани почти всегда первичны, образуются из апикальных меристем. Они состоят из живых паренхимных клеток, чаще почти изодиаметрических, тонкостенных, с простыми порами. Основная паренхима способна возвращаться к меристематической активности, например при заживлении ран, образовании придаточных корней и побегов. Основные ткани связаны с синтезом, накоплением и использованием органических веществ. В зависимости от выполняемой функции различают основную (типичную), ассимиляционную, запасную и воздухоносную паренхиму.

**3.2.2. Основная паренхима** не имеет специфических, строго определенных функций. Она располагается внутри тела растения достаточно крупными массивами. Типичная основная паренхима заполняет сердцевину стебля, внутренние слои коры стебля и корня. Ее клетки образуют вертикальные и горизонтальные тяжи (лучи), по которым в радиальном направлении перемещаются вещества. Из основной паренхимы могут возникать вторичные меристемы.

**3.2.3. Ассимиляционная паренхима** (хлоренхима). Главная ее функция — фотосинтез. Хлоренхима расположена в надземных органах, обычно под эпидермой. Особенно хорошо развита в листьях (мезофилл), меньше — в молодых стеблях. Характерно наличие межклетников, облегчающих газообмен. Клетки тонкостенные, в постенном слое цитоплазмы много хлоропластов. Общий объем их может достигать 70...80 % объема протопласта.

**3.2.4. Запасающая паренхима.** Служит местом отложения избыточных в данный период питательных веществ. Запасающие ткани состоят из живых тонкостенных клеток. Особенности их строения зависят от характера запасных веществ. Если это крахмал, клетки содержат много лейкопластов; если сахара или инулин, то крупные вакуоли; если белок, то много мелких вакуолей, образующих алейроновые зерна; если гемицеллюлоза, то толстые клеточные стенки (семена финиковой пальмы). В этих тканях накапливаются многие растительные продукты, используемые человеком. У культурных используемых в пищу растений обычно гипертрофировано развитие запасающей паренхимы. Запасающие ткани широко распространены, развиваются в самых разных органах. Их можно обнаружить в клубнях картофеля, корнеплодах свеклы, моркови, луковицах лука, зерновках злаков, семенах подсолнечника, клещевины, а также в стеблях сахарного тростника, корневищах, корнях.

У растений засушливых мест — суккулентов (агавы, алоэ, кактусы) — в клетках запасающей паренхимы накапливается вода, также как у растений засоленных местообитаний (солерос). В вакуолях таких водоносных клеток имеются слизистые вещества с высокой водоудерживающей способностью.

**3.2.5. Воздухоносная паренхима** (аэренхима). Выполняет вентиляционные, отчасти дыхательные функции, обеспечивая ткани кислородом. Состоит из клеток различной формы (например, звездчатых) и крупных межклетников. Хорошо развита в органах растений, погруженных в воду (в цветоножках кувшинки, в стеблях пушицы, белокрыльника, рдеста, в корнях камыша).

### **3.3. Механические ткани**

**3.3.1. Общая характеристика.** Механические (опорные) ткани обеспечивают прочность растения, способность противостоять действию тяжести собственных органов, порывам ветра, дождю, снегу, вытаптыванию животными. Механические ткани играют в растении роль скелета.

Клетки механических тканей имеют сильно утолщенные клеточные стенки, которые обеспечивают выполнение опорной функции даже после отмирания протопласта.

У проростков в молодых участках органов механических тканей нет, необходимую упругость они имеют благодаря тургору. По мере развития органа в нем появляются специализированные механические ткани — колленхима и склеренхима.

**3.3.2. Колленхима.** Развивается в стеблях и черешках листьев двудольных растений под эпидермой или несколько глубже. Колленхима образует сплошной цилиндр по периферии или тяжи по ребрам стеблей. В корнях ее обычно нет. Колленхима редко встречается у однодольных растений. Как правило, она возникает из первичной меристемы, но может дифференцироваться и из основной паренхимы. Клетки колленхимы вытянуты в длину, живые, часто содержат хлоропласты. Клеточные стенки неравномерно утолщенные. В утолщениях чередуются слои целлюлозы и сильно обводненные слои, богатые пектином и гемицеллюлозой. Живые клетки с неодревесневшими стенками способны долго расти и не задерживают роста органа. Функции опорной ткани колленхима может выполнять только в состоянии тургора.

В зависимости от характера утолщения стенок и их соединения различают уголковую, пластинчатую и рыхлую колленхиму.

*Уголковая колленхима* имеет стенки, утолщенные в углах клеток. Утолщения стенок соседних клеток смыкаются, образуя трех- и пятиугольники. Ее часто можно обнаружить под эпидермой над главной жилкой листьев, по ребрам травянистых стеблей. Хорошо развита уголковая колленхима в стеблях тыквы, георгины, черешке листа свеклы.

*Пластинчатая колленхима* имеет утолщенные тангентальные стенки клеток. Радиальные стенки у нее остаются тонкими. Часто пластинчатая колленхима образует в стебле сплошное кольцо (в стеблях подсолнечника, баклажана).

*Рыхлая колленхима* в отличие от первых двух имеет хорошо выраженные межклетники. Утолщению подвергаются лишь те части оболочек, которые прилегают к межклетным пространствам. Рыхлая колленхима наблюдается в черешке листа лопуха большого, подбела лечебного, в стебле ваточника.

**3.3.3. Склеренхима.** Встречается наиболее часто, самая важная механическая ткань наземных растений. Первичная склеренхима развита во всех вегетативных органах однодольных, реже двудольных растений; вторичная — у подавляющего большинства двудольных. Клетки склеренхимы имеют равномерно утолщенные, как правило, одревесневшие стенки. Их прочность близка к прочности стали. Полость клетки мала, поры простые, щелевидные, немногочисленные. Протопласт отмирает рано, и опорную функцию выполняют мертвые клетки. Различают два основных типа склеренхимы — волокна и склереиды. Многие ботаники под термином "склеренхима" понимают только волокна. Далее в тексте мы сохраняем эту традиционную трактовку.

*Волокна* — сильно вытянутые прозенхимные клетки длиной от нескольких десятых долей миллиметра до 1 (крапива) и даже 4 см (рамы). Они обеспечивают прочность органов растений на растяжение, сжатие и изгибы. Прочность волокон повышается благодаря тому, что фибриллы целлюлозы проходят в них винтообразно, меняя направление во внешних и внутренних витках. Концы клеток чаще заостренные (лен), могут быть ветвистыми (конопля), тупыми (крапива) и др.

У многих растений первичные волокна значительно более длинные, чем вторичные. Так, у конопли первичные волокна достигают 12,7 мм, вторичные — всего 2,2 мм. Для практического использования такие особенности растения имеют существенное значение. Склеренхимные волокна могут встречаться в растении в виде отдельных клеток (элементарное волокно) или, соединяясь друг с другом по длине, образуют пучок (техническое волокно). Волокна выделяют с помощью мочки стеблей или механически. Лучшие результаты дает мочка, когда паренхимные ткани, окружающие пучки волокон, разрушаются в результате деятельности бактерий.

Для получения волокна используют стебли растений: рами (длина волокна 350...420 мм), льна (4...60 мм), кендыря (2...55 мм), конопли (2,2...40 мм), кенафа (4...12 мм). Коэффициент прозенхимности (отношение длины к ширине) у льна в среднем 1000, у конопли 750, у рами свыше 2000.

Волокна стеблей двудольных используют для изготовления различных тканей (лен, рами, кенаф, джут), реже веревок (пенька, получаемая из конопли). Особо ценится неодревесневающее льняное волокно. Волокна крупных листьев однодольных используют для изготовления канатов и веревок (новозеландский лен, сизаль, или Агава сизальская, абака, или текстильный банан).

*Склерейды* — клетки, чаще всего имеющие паренхимную форму. Они могут располагаться в растении плотными группами или в виде одиночных клеток. Окончательно сформировавшиеся склерейды — это мертвые клетки с толстыми одревесневшими стенками, пронизанными поровыми каналами, нередко ветвистыми. Поры простые. Склерейды имеют первичное происхождение. К ним относят каменистые (брахисклерейды) и ветвистые (астеросклерейды) клетки.

*Каменистые клетки* — округлые, обычно встречаются группами. Из них состоят косточки вишни, сливы, персика и скорлупа ореха! Они встречаются в сочных плодах груши, айвы, рябины, в корнях хрена среди тонкостенных клеток. В некоторых сортах груш наблюдается раздревеснение каменистых клеток при созревании плода.

*Ветвистые клетки* имеют причудливую форму, играют роль опоры в листьях чая, камелии, маслины, в стеблях водных растений.

### 3.4. Проводящие ткани и комплексы

**3.4.1. Общая характеристика.** Проводящие ткани образуют в теле растения непрерывную разветвленную систему, соединяющую все его органы. Они сформировались как приспособление к условиям суши, когда фотосинтез возможен в воздушной среде, а поглощение воды и минеральных веществ — в почве. Возникла необходимость транспортировки веществ в двух направлениях: от корней к листьям поднимается восходящий ток водных растворов минеральных солей, от листьев к корням идет нисходящий ток органических ве-

ществ. Каждый ток растворов обслуживает свой вид проводящих тканей: восходящий — трахеальные, нисходящий — ситовидные.

**3.4.2. Трахеальные элементы.** Это трахеиды и сосуды (трахеи). Трахеида представляет собой удлиненную клетку с острыми или округлыми концами и одревесневшими стенками. Поры — только окаймленные. У хвойных растений они с торусом.

Длина трахеид обычно 1...4мм. Однако они могут быть и длиннее: у саговников до 9,5 мм, у араукарии до 10 мм, у лотоса до 12 мм. Поперечник их измеряется сотыми и десятими долями миллиметра. Живое содержимое трахеид постепенно отмирает. Растворы передвигаются за счет фильтрации через окаймленные поры, поэтому процесс идет медленно. Большая часть окаймленных пор находится у окончаний клеток, где раствор переходит из одной трахеиды в другую.

Трахеиды встречаются у всех высших растений, а у большинства хвощей, плаунов, папоротников и голосеменных являются единственной проводящей тканью.

Сосуд в отличие от трахеиды состоит из многих клеток — члеников сосуда. Членики расположены друг над другом, образуя полые трубки. Их длина около 10 см, однако, некоторые сосуды могут достигать 2 м. Поперечные стенки соприкасающихся клеток местами растворяются. Возникают отверстия (перфорации), по которым и происходит водоток из одного членика сосуда в другой. Наиболее совершенные сосуды имеют на поперечных стенках одно большое отверстие. По сосудам растворы передвигаются значительно легче, чем по трахеидам.

Сосуды — более совершенная проводящая ткань, достигли наибольшего развития у покрытосеменных растений. На рисунке 36 показаны основные направления специализации трахеальных элементов и волокон

I– III - длинные трахеиды из примитивных древесин;

I – II – трахеиды с округлыми окаймленными порами;

III – трахеиды с вытянутыми окаймленными порами и лестничным расположением;

$a^1 - a^4$  – эволюция волокон. В процессе эволюции происходит уменьшение их длины, уменьшение размеров окаймленных пор и изменение формы и размеров отверстий пор;

$b^1 - b^4$  – эволюция члеников сосудов. В процессе специализации происходит уменьшение их длины, уменьшение размеров степени наклона поперечных стенок, лестничные перфорированные пластинки превращаются в простые, а супротивное расположение пор заменяется очередным.

Функционирующие, полностью сформированные трахеальные элементы состоят лишь из клеточных стенок, их протопласты распадаются. Растворы передвигаются и в поперечном направлении через неутолщенные участки боковых стенок или поры в них

В зависимости от характера утолщения боковых стенок различают кольчатые, спиральные, сетчатые, лестничные и точечно- поровые трахеиды и сосуды.

Онтогенез трахеальных элементов — превращение меристематической клетки в зрелый членик сосуда или трахеиду — протекает быстро, иногда за несколько часов. На первых этапах в протопласте хорошо развиты структуры, принимающие участие в построении клеточных стенок, — ЭР, диктиосомы, микротрубочки. Происходят рост клетки, утолщение боковых стенок и перфорирование поперечных. Затем развиваются лизосомы, происходит сильная вакуолизация и лизис всего протопласта. Остаются клеточные стенки мертвых клеток, полость которых заполняется проводимым раствором.

Сосуды функционируют ограниченное время. Прекращение их деятельности связано с закупоркой тилами. *Тилы* — выросты соседних клеток, проникающие в полость сосуда через поры. Здесь они разрастаются, лигнифицируются, накапливают смолы, камеди, танины и закупоривают сосуды. Деятельность сосудов прекращается, но они сохраняются в теле растения, выполняя механические функции.

В обеспечении восходящего тока участвуют не только трахеиды и сосуды, но и комплекс разных тканей, который получил название ксилема (древесина). В ксилеме находятся живые клетки древесной паренхимы и древесные волокна (либриформ). По паренхиме, окружающей трахеальные элементы и контактирующей с ними, происходит ближний радиальный транспорт. В этих клетках накапливаются запасные вещества. Весной они превращаются в растворы сахаров и поступают в сосуды. Хотя основная функция сосудов — проведение воды и минеральных веществ, весной по ним подаются к почкам и органические вещества (пасока). Волокна выполняют опорные функции

**3.4.3. Ситовидные элементы.** Это ситовидные клетки и ситовидные трубки. Они сохраняют живой протопласт, по которому и происходит движение ассимилятов. Протопласты соседних клеток сообщаются через мелкие перфорации, собранные группами (ситовидное поле).

Ситовидная клетка сильно вытянута в длину, концы клеток заостренные, ситовидные поля рассеяны по боковым стенкам. В зрелых клетках сохраняется ядро. Ситовидные клетки характерны для высших споровых и голосеменных растений.

Ситовидная трубка состоит из многих удлинённых клеток, расположенных одна над другой. Их поперечные перегородки пронизаны многочисленными канальцами ситовидных полей, образующих ситовидную пластинку. Ситовидные пластинки обеспечивают более тесный контакт между члениками ситовидных трубок, чем единичные ситовидные поля на боковых стенках ситовидных клеток. Это облегчает передвижение растворов. Рядом с каждым члеником ситовидной трубки располагается клетка- спутница. Благодаря их структурному и функциональному взаимодействию обеспечивается транспорт органических веществ. Ситовидные трубки с клетками- спутницами характерны для покрыто-

семенных; это более совершенный тип ткани, обслуживающей нисходящий ток. Длина ситовидных трубок 150...300 мкм (у картофеля 138), диаметр 20...30 мкм.

Эволюция трахеальных и ситовидных элементов обнаруживает заметный параллелизм: одноклеточные трахеиды и ситовидные клетки превращаются в многоклеточные сосуды и ситовидные трубки; перфорации сосудов и перфорированные ситовидные пластинки перемещаются на поперечные или слабоскошенные концы члеников сосудов и члеников ситовидных трубок.

Онтогенез ситовидных трубок сложен. Клетка меристемы делится продольно. Одна из клеток (большей величины) превращается в членик ситовидной трубки, другая — в клетку-спутницу. Между сестринскими клетками сохраняются многочисленные плазмодесмы. Клетка-спутница может дополнительно разделиться поперек, тогда один членик будут сопровождать две или три клетки. Клетка-членик трубки растягивается, ее стенка несколько утолщается, но остается неодревесневшей, на концах образуются ситовидные пластинки с многочисленными канальцами, выстланными полисахаридом каллезой. Через них проходят цитоплазматические тяжи. На первых этапах протопласт занимает постенное положение, центральная вакуоль окружена тонопластом. В цитоплазме образуются тела флоэмного белка (ф-белок), сливающиеся затем в тяжи, которые проходят по канальцам из членника в членик. В процессе созревания тонопласт разрушается, вакуолярный сок смешивается с цитоплазмой, ядро исчезает, ЭР сокращается, рибосомы и диктиосомы не обнаруживаются. Однако клетка остается живой и активно проводит вещества.

Важная роль в этом процессе принадлежит клеткам-спутницам, имеющим крупные ядра с ядрышками, множество митохондрий и рибосом. Движение ассимилятов по ситовидным трубкам идет с затратой энергии, которую, видимо, и поставляют клетки-спутницы. В случае их гибели погибает и членик ситовидной трубки.

Осенью ситовидные пластинки затягиваются каллезой, и трубка перестает функционировать. Если к весне каллеза растворится, то трубка снова сможет пропускать органические вещества. У некоторых древесных растений ситовидные трубки действуют в течение трех-четырех лет (например, у липы), у других — два года (виноград, пихта), у большинства же растений — в течение всего одного вегетационного периода.

Ситовидные элементы — основные компоненты проводящего комплекса, который получил название флоэма (луб). Живые тонкостенные клетки лубяной паренхимы участвуют в ближнем транспорте ассимилятов, в них откладываются запасные вещества. Лубяные волокна играют опорную роль.

Ксилема и флоэма образуются в результате работы специальных меристем — прокамбия и камбия. Ксилема и флоэма, возникшие из прокамбия, называются первичными, из камбия — вторичными.

**3.4.4. Проводящие пучки.** Ксилема и флоэма в большинстве случаев располагаются рядом, образуя совместные тяжи — проводящие пучки. Развитие проводящих пучков начинается под конусом нарастания из клеток прокамбия. Часть клеток, обращенная к периферии органа, превращается в элементы



первичной флоэмы, а остальные — в элементы первичной ксилемы. Между ними не остается меристематических клеток, которые могли бы дать новые проводящие элементы. Такие пучки закончили свой рост и называются закрытыми. Они свойственны всем однодольным и папоротникообразным растениям, есть они и у двудольных. Однако в большинстве случаев в стеблях двудольных и голосеменных растений после образования первичной флоэмы и первичной ксилемы между ними остаются меристематические клетки. Они начинают делиться в основном тангентально (и лишь изредка радиально). Возникшая ткань называется камбием. Благодаря тангентальному делению клеток камбия образовавшиеся из них элементы откладываются правильными радиальными рядами. К периферии продолжают нарастать элементы флоэмы, но уже вторичной, а к центру — элементы вторичной ксилемы. Такой пучок открыт для дальнейшего роста, поэтому его называют открытым.

По взаиморасположению ксилемы и флоэмы различают пучки нескольких типов. Коллатеральные (флоэма лежит снаружи от ксилемы) пучки могут быть открытыми и закрытыми, они встречаются наиболее часто. Биколлатеральные пучки есть у представителей семейств Пасленовые, Тыквенные, Вьюнковые. В таких пучках флоэма расположена с обеих сторон ксилемы, пучки открытые. Наружная флоэма — первичная и вторичная — отделена от ксилемы камбием, внутренняя флоэма — только первичная. Концентрические пучки, в которых или ксилема окружает флоэму (*амфиазальный пучок*), или флоэма — ксилему (*амфикрибральный пучок*), всегда закрытые.

В молодых корнях у всех растений развиваются радиальные закрытые пучки. В них ксилема и флоэма расположены по радиусам. По числу участков ксилемы и флоэмы различают радиальные пучки: диархные (в пучке два участка ксилемы и два флоэмы), триархные (три участка ксилемы и флоэмы), тетраархные (четыре участка), пентархные (пять участков) и полиархные (больше пяти участков ксилемы и флоэмы).

### 3.5. Выделительные ткани

**3.5.1. Общая характеристика.** В процессе жизнедеятельности в растениях образуется ряд веществ, не участвующих в дальнейшем метаболизме. Это побочные или конечные продукты обмена веществ, подлежащие выделению или изоляции внутри растения. Химическая природа их различна, роль не всегда ясна. Широко встречаются разнообразные эфирные масла, смолы, бальзамы и каучук. Эфирные масла могут привлекать насекомых-опылителей, отпугивать травоядных животных, уменьшать прозрачность воздуха и его теплопроводность, предохраняя растение от перегрева и уменьшая испарение. Смолы препятствуют гниению. Выделяются вода, соли, сахара. Во внутренних структурах изолируются токсичные вещества (например, оксалат кальция). Удаление побочных продуктов обмена происходит в результате секреции — акта отделения вещества от протопласта. Секретируемые вещества называются секретами.

Клетки выделительных тканей тонкостенные. Их ультраструктура связана с секретируемым веществом. В тканях, где синтезируются эфирные масла, смолы, каучук, имеется хорошо развитый агранулярный ЭР, слизи — аппарат Гольджи.

Выделительные ткани классифицируют на наружные и внутренние в зависимости от того, выделяют ли они секретируемые вещества наружу или изолируют внутри.

**3.5.2. Наружные выделительные структуры.** Связаны эволюционно с покровными тканями. Железистые волоски и желёзки представляют собой трихомы эпидермы. Они состоят из живых клеток, обычно имеют удлиненную ножку из одной или нескольких клеток и одно- или многоклеточную головку. Клетки головки выделяют секрет под кутикулу. При разрыве кутикулы вещество изливается наружу, после чего может образоваться новая кутикула и накопиться новая капля секрета. Железистые волоски цветков герани, листьев и цветков душистого табака и других растений выделяют эфирные масла; сидячие головчатые волоски, образующие мучнистый налет на листьях мари и лебеды, — воду и соли. Желёзки отличаются от волосков короткой ножкой из не-секретирующих клеток и многоклеточной головкой. Они характерны у мяты, лаванды, полыни, черной смородины.

*Нектарники* обычно образуются на цветке, но могут встречаться и на других надземных органах растения. Они могут быть представлены отдельными поверхностными железистыми клетками или находиться в ямках (лютик), желобках, шпорцах (живокость), возвышаться в виде бугорков, подушечек (тыква, ива, яснотка белая). Нектар представляет собой водный раствор сахаров с небольшой примесью белков, спиртов и ароматических веществ. Он выделяется периодически небольшими порциями. Выделительные клетки нектарников отличаются густой цитоплазмой и высокой активностью обмена веществ. К нектарнику может подходить проводящий пучок. Нектароносные растения, усиленно посещаемые пчелами, называют медоносами. К таким растениям относятся липа, горчица, клевер, мелисса, гречиха и др.

*Осмофоры* представляют собой или специализированные клетки эпидермы, или особые желёзки, где вырабатываются ароматические вещества. Выделение летучего секрета происходит в течение короткого времени и связано с использованием запасных веществ. Аромат цветка создается секрецией сложной смеси органических соединений, главным образом эфирных масел.

*Гидатоды* выделяют капельно- жидкую воду и растворенные в ней соли. При избытке воды и ослаблении транспирации через гидатоды происходит *гуттация* — выделение капель воды из внутренних частей листа на его поверхность. Специальной секреторной ткани здесь, как правило, нет. Вода подается непосредственно трахеидами окончаний проводящих пучков. Гидатоды могут иметь вид многоклеточных волосков, устьиц, потерявших способность регулировать величину своей щели, и, наконец, представлять собой специальные образования из большого числа клеток, расположенных под водным устьищем.

Гидатоды в виде многоклеточных волосков имеются у фасоли огненно-красной, а в виде водных устьиц встречаются у манжетки, настурции. Летом, рано утром, можно видеть по краям их листьев капли воды. Наиболее сложно устроенные гидатоды находятся в зубцах листьев камнеломки, земляники, шиповника, чая. Здесь под водными устьицами образуется многоклеточная ткань *эпитема*, через которую вода передается от водопроводящих элементов к отверстиям устьиц.

Переваривающие желёзки на листьях насекомоядных растений, например росянки, венериной мухоловки и др., выделяют жидкость, содержащую пищеварительные ферменты и кислоты.

**3.5.3. Внутренние выделительные структуры.** Вырабатывают и накапливают вещества, остающиеся внутри растения. Это могут быть отдельные секреторные клетки, рассеянные среди других тканей, как идиобласты. Они содержат различные вещества, особенно часто оксалат кальция в виде одиночных кристаллов, друз или рафид, бальзамы, танины, слизи и др.

Секреторные вместилища разнообразны по форме и происхождению. *Схизогенные вместилища* образуются вследствие расхождения клеток и формирования межклетника, выстланного живыми эпителиальными клетками и заполненного выделенными веществами. К ним относятся смоляные ходы хвойных растений. *Лизигенные* вместилища возникают в результате растворения группы клеток с продуктами секреции. Такие вместилища видны в кожуре плодов цитрусовых (апельсина, лимона, мандарина) и в листьях Руты пахучей.

Млечники — особый тип выделительной ткани. Это живые клетки (нечленистые млечники) или ряды слившихся клеток (членистые млечники), пронизывающие все растение. В зрелом млечнике протопласт занимает постенное положение, полость млечника занята млечным соком — латексом, клеточные стенки неодревесневающие, эластичные. *Латекс* представляет собой эмульсию белого, реже оранжевого или красного цвета. Жидкая основа латекса — клеточный сок, в котором растворены или взвешены углеводы (крахмальные зерна у молочайных, сахара у астровых), белки (у фикуса), жиры, танины, слизи, эфирные масла, каучук (более чем у 12500 растений). Среди каучуконосов промышленное использование имеет тропическая гевея — *Hevea* (семейство Молочайные), в млечном соке которой содержится 40...50 % каучука.

### Вопросы для самоконтроля

1. Что такое ткань?
2. Чем характеризуются меристематические ткани и как они подразделяются?
3. Какие органы покрыты эпидермой? В каком возрасте стебли многолетних растений покрываются перидермой, коркой? Как они формируются?
4. Почему основные ткани получили такое название? Какие функции выполняет основная паренхима и как она подразделяется в связи с этим?

5. Какова роль механических тканей в растении? Где и как используется склеренхима человеком?

6. Какие гистологические элементы входят в состав ксилемы (древесины) флоэмы (луба)? Какую роль они выполняют?

7. Каков онтогенез сосудов, ситовидных трубок? Как долго они функционируют?

8. Какие функции выполняют выделительные ткани в растениях? Как используются человеком млечный сок, эфирные масла и др.?

### **Резюме.**

Покровные ткани расположены снаружи всех органов растений на границе с внешней средой. Покровные ткани надземных органов — эпидерма, пробка — служат для защиты от высыхания и для газообмена. Эпиблема (ризодерма) - первичная однослойная поверхностная ткань корня. Основная функция эпіблемы — всасывание, избирательное поглощение из почвы воды с растворенными в ней элементами минерального питания. Эпидерма (кожица) - первичная покровная ткань конуса нарастания побега на всех листьях, стеблях, а также на цветках, плодах и семенах. Устьица — специализированные образования эпидермы, регулирующие газообмен, необходимый для дыхания, фотосинтеза и транспирацию. Пробка (феллема) - вторичная покровная ткань развивается из клеток пробкового камбия, феллогена. Корка состоит из нескольких слоев пробки и заключенных между ними отмерших тканей.

Основная паренхима заполняет сердцевину стебля, внутренние слои коры стебля и корня.

Главная функция ассимиляционной паренхимы (хлоренхимы) — фотосинтез. Хлоренхима расположена в надземных органах, обычно под эпидермой.

Запасающие ткани состоят из живых тонкостенных клеток. Особенности их строения зависят от характера запасных веществ.

Воздухоносная паренхима (аэренхима) выполняет вентиляционные, отчасти дыхательные функции, обеспечивая ткани кислородом.

Механические (опорные) ткани обеспечивают прочность растения. Специализированные механические ткани — колленхима и склеренхима.

Проводящие ткани образуют в теле растения непрерывную разветвленную систему, соединяющую все его органы. Каждый ток растворов обслуживает свой вид проводящих тканей: восходящий — трахеальные (трахеиды и сосуды, или трахеи), нисходящий — ситовидные. В обеспечении восходящего тока участвуют не только трахеиды и сосуды, но и комплекс разных тканей, который получил название ксилема (древесина). В зависимости от характера утолщения боковых стенок различают кольчатые, спиральные, сетчатые, лестничные и точечно- поровые трахеиды и сосуды. Ситовидные элементы - ситовидные клетки и ситовидные трубки, сохраняют живой протопласт, по которому и происходит движение ассимилятов. Протопласты соседних клеток сообщаются через мелкие перфорации, собранные группами (ситовидное поле). Ситовидные элементы — основные компоненты проводящего комплекса, который получил назва-

ние флоэма (луб). Ксилема и флоэма в большинстве случаев располагаются рядом, образуя совместные тяжи — проводящие пучки. По взаиморасположению ксилемы и флоэмы различают коллатеральные пучки (флоэма лежит кнаружи от ксилемы). Они могут быть открытыми и закрытыми, они встречаются наиболее часто. Биколлатеральные пучки есть у представителей семейств Пасленовые, Тыквенные, Вьюнковые. В таких пучках флоэма расположена с обеих сторон ксилемы, пучки открытые. Наружная флоэма — первичная и вторичная — отделена от ксилемы камбием, внутренняя флоэма — только первичная. Концентрические пучки, в которых или ксилема окружает флоэму (амфивазальный пучок), или флоэма — ксилему (амфикрибральный пучок), всегда закрытые.

Выделительные ткани классифицируют на наружные и внутренние в зависимости от того, выделяют ли они секретируемые вещества наружу или изолируют внутри. Клетки выделительных тканей тонкостенные. Их ультраструктура связана с секретируемым веществом. Наружные выделительные структуры: железистые волоски, желёзки, нектарники, осмофоры, гидатоды. Внутренние выделительные структуры: схизогенные и лизигенные вместилища, млечники.

**Учебный модуль 2 Морфология семенных растений**  
**Модульная единица 3 "Вегетативные органы растений"**  
**Учебный элемент 4 "Корень. Макро- и микроскопическое строение корня"**

**Аннотация.** Общие закономерности строения вегетативных органов. Формирование зародыша, проростка; развитие корня и побега семенного растения.

Корень и корневая система. Классификация корневых систем по происхождению и строению. Анатомия корня. Первичное строение корня. Вторичное строение корня. Специализация и метаморфозы корней.

**Ключевые слова.** Вегетативный орган. Полярность. Симметрия. Корень. Корневые системы. Микориза. Клубеньки. Контрактивные корни. Досковидные корни. Столбовидные корни. Ходульные корни. Дыхательные корни. Запасные корни.

**Вопросы лекции**

4.1. Вегетативные органы растений .....	119
4.1.1. Общие закономерности строения. ....	119
4.1.2. Полярность .....	119
4.1.3. Симметрия .....	120
4.1.4. Радиальные органы.....	120
4.1.5. Метаморфизированные органы.....	120
4.2. Онтогенез зародыша, проростка.....	120
4.2.1. Общая характеристика.....	120
4.3. Формирование корневой и побеговой систем.....	121
4.3.1. Общая характеристика корня. ....	121
4.3.2. Функции корня. ....	121
4.3.3. Классификация корней.....	121
4.3.4. Корневая система.....	122
4.3.5. Апикальное нарастание корня.....	124
4.4. Специализация и метаморфозы корней. ....	127
4.4.1. Микориза. ....	127
4.4.2. Клубеньки. ....	128
4.4.3. Втягивающие, или контрактивные, корни .....	128
4.4.4. Досковидные корни. ....	129
4.4.5. Столбовидные корни .....	129
4.4.6. Ходульные и дыхательные корни. ....	130
4.4.7. Запасные корни. ....	131
Вопросы для самоконтроля.....	133
Резюме .....	133

## 4.1. Вегетативные органы растений

### 4.1.1. Общие закономерности строения.

Орган — это часть организма, имеющая определенное строение и выполняющая определенные функции. Органы высших растений подразделяют на две группы: вегетативные и репродуктивные, или генеративные.

Вегетативные органы составляют тело растения и выполняют основные функции его жизнедеятельности, т. е. служат для поддержания индивидуальной жизни данной конкретной особи, а иногда и ее вегетативного размножения. К ним относят корень, стебель и лист. Репродуктивные органы служат для воспроизведения особи в ряду последующих поколений. У покрытосеменных это цветок и его производные (семя и плод).

У прокариот, низших растений и грибов вегетативных органов нет. Их тело, не дифференцированное на органы, называется слоевищем или талломом.

Теофраст (IV в. до н. э.) различал в вегетативном теле высших растений три органа: стебель, лист и корень. Это подразделение сохраняется и в наше время, хотя морфологи считают правильным говорить о двух органах: побеге и корне, так как побег (стебель и лист) является производным одной верхушечной меристемы.

Органам растений свойственны некоторые общие закономерности.

**4.1.2. Полярность** — это различия между противоположными полюсами организма, органа или отдельной клетки.

Морфологически верхняя часть растения называется апикальной, нижняя — базальной. Физиологические различия между апикальной и базальной частями растения хорошо известны в садоводстве. При размножении растений черенками их сажают в почву морфологически нижним концом, в противном случае из части черенка, находящейся над почвой, разовьются придаточные корни, а в почве — побеги.

Физиологические различия между полюсами растения находят свое выражение и в явлении тропизма. Это направленные ростовые движения (изгибы) органов растений, вызванные односторонним воздействием различных факторов среды. Тропизмы связаны с воздействием света, силы тяжести, химических и других факторов, сообразно которым их называют *фототропизмом*, *геотропизмом*, *хемотропизмом* и т. д. 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 корень —

располагаются вертикально к поверхности земли (*ортотропные органы*), а листья — горизонтально или под углом (*плагиотропные органы*).

**4.1.3. Симметрия** (соразмерность) — такое расположение частей предмета в пространстве, при котором плоскость симметрии рассекает его на зеркально-подобные половины. Различным органам растений свойственна определенная симметрия.

**4.1.4. Радиальные органы** (*полисимметричные*) — это органы, через которые можно провести три и более плоскости симметрии (стебель, корень); *билатеральные* (*бисимметричные*) органы — можно провести только две плоскости симметрии (стебли кактусов опунций); *моносимметричные* — можно провести лишь одну плоскость симметрии (листья многих растений, цветков гороха); *несимметричные* (*асимметричные*) — нельзя провести ни одной плоскости симметрии (листья вяза, цветки валерианы, канны).

**4.1.5. Метаморфизированные органы** (видоизмененные) — 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. Органы подразделяют на аналогичные и гомологичные. *Аналогичные органы* выполняют сходные функции и морфологически (в широком плане) подобны, но имеют разное происхождение (колючки, защищающие растения от уничтожения животными и снижающие транспирацию в аридных областях, могут быть видоизмененными побегами, листьями и корнями). Сходство аналогичных органов связано с явлением конвергенции — развитием сходных признаков у разных органов в связи с приспособлением к сходным условиям внешней среды.

**4.1.6. Гомологичные органы** различаются морфологически и часто выполняют различные функции, но имеют одинаковое происхождение, т. е. это видоизменение какого-либо одного органа — стебля, листа или корня.

## **4.2. Онтогенез зародыша, проростка.**

**4.2.1. Общая характеристика.** Зародыш семенных растений находится в семени. В нем уже заложены основные вегетативные органы. Он состоит из зародышевого корешка и зародышевого побега. Зародышевый корешок обычно представлен только конусом нарастания, прикрытым корневым чехликом. Зародышевый побег представлен зародышевым стебельком (осью) и зародышевыми листьями (семядолями) в числе двух (у двудольных), одной (у однодольных) или нескольких (у хвойных). На верхнем конце оси находится конус нарастания или уже почечка зародыша, в которой заложены зачатки следующих за семядолями листьев. Место сочленения оси и семядолей называют семядольным узлом. Участок оси под семядолями до базальной части зародышевого корешка называют подсемядольным коленом (гипокотилем).



При достаточном количестве влаги, тепла и воздуха зрелые семена прорастают. Первым обычно появляется зародышевый корешок, укрепляющий проросток в почве. Одновременно растет и гипокотиль, проталкивая корешок в почву. Семядоли в зависимости от типа прорастания ведут себя по-разному. В ходе развития проростка из зародышевого корешка образуется корень первого порядка, или главный корень. У большинства растений он довольно быстро начинает ветвиться: возникают боковые корни второго, третьего и в дальнейшем все более высоких порядков. Главный корень со всеми боковыми разветвлениями составляет систему главного корня. Параллельно этому из зародышевой почечки или конуса нарастания развивается побег первого порядка, или главный побег. В большинстве случаев при этом на апексе закладываются новые листовые зачатки (примордии), ранее заложенные разворачиваются, а участки между ними разрастаются, образуя междоузлия. Участок стебля между семядолями и первым листом называют надсемядольным коленом (эпикотилем). В большинстве случаев главный побег в дальнейшем также ветвится, образуя боковые побеги второго, третьего и более высоких порядков. Формируется система главного побега. На гипокотиле и в нижних узлах стебля могут довольно рано образовываться придаточные корни. Таким образом, растение уже в относительно раннем возрасте представляет собой совокупность побеговой и корневой систем, связанных гипокотилем.

### **4.3. Формирование корневой и побеговой систем.**

#### **4.3.1. Общая характеристика корня.**

Корень (лат. *radix*) — осевой орган, обладающий радиальной симметрией и нарастающий в длину до тех пор, пока сохраняется апикальная меристема. От стебля корень морфологически отличается тем, что на нем никогда не возникают листья, а апикальная меристема, как наперстком, прикрыта корневым чехликом. Ветвление и заложение придаточных почек у корнеотпрысковых растений происходит эндогенно (внутриродно) в результате деятельности перицикла (первичной латеральной меристемы).

**4.3.2 Функции корня.** Корень поглощает из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами; выполняет якорную роль, закрепляя растение в почве; служитместилищем питательных веществ; принимает участие в первичном синтезе некоторых органических веществ; у корнеотпрысковых растений выполняет функцию вегетативного размножения.

**4.3.3 Классификация корней.** По происхождению корни делят на главный, придаточные и боковые. Корень, развивающийся из зародышевого корешка семени, называется *главным*; корни, возникающие на других органах растений (стебле, листе, цветке), называются *придаточными*. Роль придаточных корней в жизни травянистых покрытосеменных огромна, так как у взрослых растений (как однодольных, так и многих двудольных) корневая система в ос-

новном (или только) состоит из придаточных корней. Наличие придаточных корней на базальной части побегов дает возможность легко размножать растения искусственно — делением их на отдельные побеги или группы побегов с придаточными корнями.

*Боковые* корни образуются на главном и придаточном корнях. В результате их дальнейшего ветвления появляются боковые корни более высоких порядков. Чаще всего ветвление происходит до четвертого-пятого порядков.

Главный корень обладает положительным геотропизмом; под влиянием земного притяжения он углубляется в почву вертикально вниз; для крупных боковых корней характерен поперечный геотропизм, т. е. под действием той же силы они растут почти горизонтально или под углом к поверхности почвы; тонкие (всасывающие) корни геотропизмом не обладают и растут во всех направлениях.

По отношению к субстрату, или среде обитания, в которой развиваются корни, они бывают следующих типов: *земляные* (у 70 % современных семенных растений, в том числе у водных, если их корни располагаются в илистом грунте) — развиваются в почве; *водные*, или плавающие (у плавающих водных растений), — находятся в воде; *воздушные* (у эпифитов — растений, поселяющихся на стволах, сучьях и листьях других растений), — находятся в воздушной среде; *чужеядные*, или корни-присоски (у растений-паразитов), — находятся в тканях растения-хозяина.

По форме корни также весьма разнообразны. Форму отдельного корня называют *цилиндрической*, если на протяжении почти всей длины он имеет одинаковый диаметр. При этом он может быть толстым (пион, мак); *шнуровидным*, или струновидным (лук, тюльпан), и *нитевидным* (пшеница). Кроме того, выделяют *узловатые* корни — с неровными утолщениями в виде узлов (таволга) и *четковидные* — с равномерно чередующимися утолщениями и тонкими участками (заячья капуста). *Запасающие корни* могут быть *коническими*, *реповидными*, *шаровидными*, *веретеновидными* др.

**4.3.4 Корневая система.** Совокупность всех корней одного растения называется корневой системой.

Классификация корневых систем по происхождению:

*система главного корня* развивается из зародышевого корешка и представлена главным корнем (первого порядка) с боковыми корнями второго и последующих порядков;

*система придаточных корней* развивается на стеблях, листьях, иногда на цветках. Адвентивное происхождение корней рассматривается как более примитивное, так как оно свойственно высшим споровым, у которых имеется только система придаточных корней;

*смешанная корневая система* широко распространена как среди двудольных, так и однодольных. У растения, выросшего из семени, сначала развивается система главного корня, но рост ее продолжается недолго — часто прекращается уже к осени первого периода вегетации. К этому времени последовательно развивается система придаточных корней на гипокотиле, эпикотиле и последу-

ющих метамерах главного побега, а впоследствии на базальной части боковых побегов.

Классификация корневых систем по форме. Система главного корня называется *стержневой*, если главный корень заметно превышает по длине и толщине боковые; при сходной величине главного и боковых корней корневая система мочковатая. Обычно она представлена тонкими корнями, хотя у некоторых видов они бывают относительно толстыми. Смешанная корневая система также может быть стержневой, если главный корень значительно крупнее остальных, *мочковатой*, если все корни по величине относительно одинаковы. Степень развития корневых систем зависит от условий обитания. В лесной зоне на подзолистых плохо аэрируемых почвах корневая система на 90 % сосредоточена на поверхностном слое на глубине 10... 15 см. В зоне степей, полупустынь и пустынь у эфемеров и эфемероидов она поверхностная, использующая ранневесенние осадки у других (верблюжья колючка) — достигает грунтовых вод на глубине 10...20 м, у третьих (саксаул) — универсальная, использующая в разное время влагу разных горизонтов.

Мощность развития корневой системы — корневая система многих растений развита сильнее их надземной части. Например, у кочанной капусты корневая система достигает глубины 1,5 м, в диаметре — до 1,2 м. У люцерны серповидной корни проникают в почву на глубину свыше 2 м при высоте ее надземной части до 60 см; у бодяка — на глубину более 0 м при высоте надземной части 1 м; у верблюжьей колючки — на глубину до 20 м, в то время как надземная часть не превышает 50...60 см. Особенно большой длины достигают корни растений, растущих на песках и скалах, где они обеспечивают подачу воды из глубинных водоносных слоев.

Диаметр корневой системы плодовых деревьев в 2...5 раз превышает диаметр кроны. Длина всех корней одного растения культурного злака 500...600 м. Длина всех корневых волосков пшеницы около 20 км.

Зоны молодого корня — это разные части корня по длине, выполняющие неодинаковые функции и характеризующиеся определенными морфологическими особенностями.

Апикальная меристема корня защищена, словно живым наперстком, корневым чехликом (калиптрой). Он отсутствует лишь у некоторых водных растений и паразитов. Чехлик состоит из живых клеток и постоянно обновляется. Клетки корневого чехлика слущиваются и ослизняются, облегчая продвижение корня в почве. Под чехликом находится зона деления, представленная апикальной меристемой, в результате работы которой формируются все прочие зоны корня. Ее протяженность менее 1 мм. Выше располагается зона растяжения. В ней клетки почти не делятся, а сильно растягиваются (растут) вдоль оси корня, проталкивая его кончик в глубь почвы. Протяженность зоны растяжения несколько миллиметров. В пределах этой зоны начинается дифференциация первичных проводящих тканей. Зоны деления и растяжения объединяют в зону роста.

Зона корня, несущая корневые волоски, называется зоной всасывания. Название отражает ее функцию. В более старой части корневые волоски постоянно отмирают, а в молодой — постоянно образуются вновь. Эта зона имеет протяженность от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров.

Выше зоны всасывания, там, где исчезают корневые волоски, начинается зона проведения, которая простирается вдоль всей остальной части корня. По ней вода и растворы солей, поглощенные корнем, транспортируются в выше лежащие органы растения. Строение этой зоны на разных ее участках неодинаково.

**4.3.5 Апикальное нарастание корня.** Верхушечная меристема откладывает клетки наружу и внутрь. Наружу формируются клетки корневого чехлика, внутрь — ткани остальной части корня. У покрытосеменных растений апекс корня содержит несколько инициальных клеток. У двудольных они расположены тремя слоями (в каждом слое может быть одна — четыре инициальные клетки). Самый наружный слой формирует первичную меристему, протодерму, или дерматоген. Он дает начало всем клеткам чехлика и эпиблеме, или ризодерме. Средний слой инициальных клеток формирует основную меристему, или периблему, которая дает первичную кору. У типичных однодольных и голосеменных растений дерматоген образует только чехлик (его называют калиптроген), а ризодерма формируется из самого наружного слоя периблемы. Внутренний слой инициалей формирует прокамбий, или плерому, из которой развивается центральный цилиндр.

Первичное строение корня — 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 слоем клеток с корневыми волосками — эпиблемой, или ризодермой.

Клетки ризодермы вытянуты по длине корня. При их делении в плоскости, перпендикулярной продольной оси, образуются два вида клеток: трихобласты, развивающие корневые волоски, и атрихобласты, выполняющие функции покровных клеток. В отличие от клеток эпидермы они тонкостенные и кутикулы не имеют.

Корневые волоски появляются в виде небольших выростов трихобластов. Рост волоска происходит у его верхушки. Благодаря образованию волосков общая поверхность всасывающей зоны увеличивается в десять раз и более. Их длина 1...2 мм, а у злаков и осок она достигает 3 мм. Корневые волоски недолговечны. Продолжительность их жизни не превышает 10... 20 дней. После их отмирания ризодерма постепенно сбрасывается. К этому времени подстилающий ее слой клеток первичной коры дифференцируется в защитный слой — экзодерму. Ее клетки плотно сомкнуты, после опадения ризодермы их стенки опробковывают. У некоторых растений, например у финиковой и других пальм, клетки экзодермы до появления в стенках суберина могут делиться тангентальными перегородками, и эта ткань становится многослойной. Нередко опроб-

ковывают и примыкающие к ней клетки мезодермы. Экзодерма функционально сходна с пробкой, но отличается от нее происхождением (не из феллогена) и расположением клеток.

Остальная часть первичной коры — мезодерма, за исключением самого внутреннего слоя, дифференцирующегося в эндодерму, состоит из паренхимных клеток, наиболее плотно расположенных в наружных слоях. В средней и внутренней частях коры клетки мезодермы имеют более или менее округлые очертания, нередко самые внутренние клетки составляют радиальные ряды. Между клетками возникают межклетники, а у некоторых водных и болотных растений — довольно крупные воздухоносные полости.

Клетки коры снабжают ризодерму пластическими веществами и сами участвуют в поглощении и проведении веществ, которые перемещаются как по системе протопластов (симпласту), так и по стенкам клеток (апопласту). Самый внутренний слой коры — эндодерма, которая выполняет роль барьера, контролирующего перемещение веществ из коры в центральный цилиндр и обратно.

Эндодерма состоит из плотно сомкнутых клеток, слегка вытянутых в тангентальном направлении и почти квадратных в поперечном сечении. В молодых корнях ее клетки имеют пояски Каспари — участки стенок, характеризующиеся наличием веществ, химически сходных с суберином и лигнином. Пояски Каспари опоясывают поперечные и продольные радиальные стенки клеток посередине. Вещества, откладывающиеся в поясах Каспари, закрывают отверстия находящихся в этих местах плазмодесменных канальцев, однако симпластическая связь между клетками эндодермы на этой стадии ее развития и клетками, прилегающими к ней с внутренней и наружной сторон, сохраняется. У многих двудольных и голосеменных растений дифференциация эндодермы обычно заканчивается образованием поясков Каспари.

У однодольных растений, не имеющих вторичного утолщения, со временем эндодерма изменяется. Процесс опробковения распространяется на поверхность всех стенок, перед этим сильно утолщаются радиальные и внутренние тангентальные стенки, а наружные почти не утолщаются. В этих случаях говорят о подковообразных утолщениях. Утолщенные стенки клеток впоследствии одревесневают, протопласты отмирают. Некоторые клетки остаются живыми, тонкостенными, только с поясками Каспари, их называют пропускными. Они обеспечивают физиологическую связь между первичной корой и центральным цилиндром. Обычно пропускные клетки расположены против тяжелой ксилемы.

Центральный цилиндр корня состоит из двух зон: перициклической и проводящей.

Перицикл может быть однослойным и многослойным. Перицикл представляет собой меристему, так как он играет роль корнеродного слоя — в нем закладываются боковые корни, а у корнеотпрысковых растений — придаточные почки. У двудольных и голосеменных растений он участвует во вторичном утолщении корня, образуя феллоген и частично камбий. Клетки его долго со-

храняют способность к делению. Выше зоны ветвления стенки клеток перицикла у некоторых растений одревесневают.

Первичные проводящие ткани корня составляют сложный проводящий пучок, в котором радиальные тяжи ксилемы чередуются с группами элементов флоэмы. Его образованию предшествует заложение прокамбия в виде центрального тяжа. Дифференциация клеток прокамбия в элементы протофлоэмы, а затем и протоксилемы начинается на периферии, т. е. ксилема и флоэма закладываются экзархно, в дальнейшем эти ткани развиваются центростремительно.

Если закладывается один тяж ксилемы и соответственно один тяж флоэмы, пучок называют монархным (такие пучки встречаются у некоторых папоротников), если по два тяжа — диархным, как у многих двудольных, у которых могут быть также три-, тетра- и пентархные пучки, причем у одного и того же растения боковые корни по строению проводящих пучков могут отличаться от главного. Корням однодольных свойственны полиархные пучки.

В каждом радиальном тяже ксилемы внутри от элементов протоксилемы дифференцируются более широкопросветные элементы метаксилемы.

Первичная флоэма, как правило, состоит из тонкостенных элементов, лишь у некоторых растений (фасоль) развиваются протофлоэмные волокна.

У однодольных и папоротниковидных первичное строение корня сохраняется в течение всей жизни (вторичное строение у них не формируется). С увеличением возраста однодольных растений у корня происходят изменения первичных тканей. Так, после случивания эпиблемы покровной тканью становится экзодерма, а затем, после ее разрушения, — последовательно слои клеток мезодермы, эндодермы и иногда перицикл, стенки клеток которых опробковывают и одревесневают. В связи с этими изменениями старые корни однодольных имеют меньший диаметр, чем молодые.

В корнях двудольных и голосеменных рано закладываются камбий и феллоген, и происходит вторичное утолщение, приводящее к значительному изменению их структуры. Отдельные участки камбия в виде дуг возникают из прокамбия или тонкостенных паренхимных клеток с внутренней стороны тяжей флоэмы между лучами первичной ксилемы. Число таких участков равно числу лучей первичной ксилемы. Клетки перицикла, находящиеся против тяжей первичной ксилемы, делясь в тангентальной плоскости, дают начало участкам камбия, замыкающего его дуги.

Обычно еще до появления камбия перициклического происхождения дуги камбия начинают откладывать внутрь клетки, дифференцирующиеся в элементы вторичной ксилемы, прежде всего широкопросветные сосуды, а наружу — элементы вторичной флоэмы, отодвигающие к периферии первичную флоэму. Под давлением образовавшейся вторичной ксилемы камбиальные дуги выпрямляются, затем становятся выпуклыми, параллельными окружности корня.

В результате деятельности камбия снаружи от первичной ксилемы между концами ее радиальных тяжей возникают коллатеральные пучки, отличающие-

ся от типичных коллатеральных пучков стеблей отсутствием в них первичной ксилемы. Камбий перициклического происхождения продуцирует паренхимные клетки, совокупность которых составляет довольно широкие лучи, продолжающие тяжи первичной ксилемы — первичные радиальные лучи.

В корнях с вторичным строением первичной коры, как правило, нет. Это связано с заложением в перицикле по всей его окружности пробкового камбия — феллогена, отделяющего при тангентальном делении наружу клетки пробки (феллемы), а внутрь — клетки феллодермы. Непроницаемость пробки для жидких и газообразных веществ вследствие суберинизации стенок ее клеток и является причиной отмирания первичной коры, теряющей физиологическую связь с центральным цилиндром. Впоследствии в ней появляются разрывы, и она опадает — происходит линька корня.

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

Снаружи корни двудольных растений, имеющие вторичное строение, покрыты пробкой, а корка образуется на старых корнях деревьев.

Формирование боковых корней — у некоторых растений (гиацинт) корни не ветвятся, но у большинства ветвятся. На молодой части главного корня и придаточных корней боковые корни формируются эндогенно (внутриродно) в результате деятельности перицикла. Заложение боковых корней происходит очень близко к конусу нарастания (обычно в зоне всасывания). Боковые корни закладываются в диархном, триархном, тетрархном корнях — напротив ксилемы; в полиархном корне (одnodольных) — напротив флоэмы. Таким образом, боковые корни образуют вертикальные ряды, число которых равно или кратно числу лучей первичной ксилемы.

Первые этапы развития зачатков боковых корней проходят под защитой первичной коры и эпиблемы. Выход их на поверхность корня совершается на значительном расстоянии (выше зоны всасывания) — иногда на расстоянии 10 см от его верхушки.

Анатомические исследования характера заложения таких корней показали, что образование их происходит в меристеме первичных радиальных лучей (против участков первичной ксилемы). У двудольных на более старой части корня молодые боковые корни появляются между функционирующими и отмирающими боковыми корнями первой генерации, в результате чего правильность расположения их (в виде вертикальных рядов) нарушается.

#### **4.4. Специализация и метаморфозы корней.**

**4.4.1. Микориза.** Часто корни выполняют особые функции, в связи с чем меняется и их строение. Корневые окончания многих растений оплетаются гифами грибов, образуя микоризу, или грибокорень. Чаще всего гифы гриба внедряются в коровую часть корня в зоне всасывания, а кончики корней остаются свободными от гриба. Грибы поселяются на корнях как травянистых, так

и древесных растений. У луговых и лесных растений на кончиках корней образуется микориза. К каждому виду растения приспособлен определенный вид гриба. Многие микоризные грибы со съедобными плодовыми телами относятся к шляпочным грибам (белый, масленок, рыжик, подосиновик, подберезовик и др.). Высшее растение и гриб извлекают из такого сожительства взаимную пользу, т. е. находятся в состоянии симбиоза

Грибы, живущие на корнях, используют углеводы, которые образуются у зеленых растений в процессе фотосинтеза; в свою очередь, они доставляют растению из почвы воду и минеральные вещества. Благодаря сильному ветвлению гиф гриба у корней, имеющих микоризу, сильно увеличивается поглощающая поверхность. Во многих случаях гифы грибов заменяют корневые волоски. Грибы питаются органическими веществами почвы, частично передавая их растению. Предполагают, что грибы снабжают растения и важными стимуляторами, в том числе витаминами. Благодаря таким взаимоотношениям высшие растения лучше развиваются и интенсивнее растут. Микоризные грибы к самостоятельной жизни не способны, да и растения, приспособившиеся к микоризным грибам, без них развиваются плохо.

**4.4.2. Клубеньки.** В корнях бобовых растений обитают бактерии из рода *Rhizobium*. Они проникают в кору корня через корневые волоски, усиленно размножаясь и заполняя полости определенной группы паренхимных клеток; одновременно они вызывают усиленное деление этих клеток, в результате чего появляется бактериоидная ткань. В местах ее формирования корень утолщается, образуя на поверхности выросты, которые называются корневыми клубеньками.

Бактерии способны фиксировать атмосферный молекулярный азот, переводя его в связанное состояние. Часть образовавшихся азотистых соединений усваивает высшее растение. С другой стороны, бактерии используют вещества, находящиеся в корнях растения. Этот симбиоз очень важен для сельского хозяйства, так как благодаря ему почва обогащается азотистыми веществами.

Бобовые растения играют важную роль в обогащении почвы азотистыми веществами. Многие из них (люпин, клевер и др.) используются в сельском хозяйстве в качестве зеленого удобрения. Эти растения называют сидератами.

**4.4.3. Втягивающие, или контрактильные, корни.** Такие корни способны втягивать органы возобновления в почву на определенную глубину, что создает оптимальные условия для развития растений. Втягивание (геофилия) происходит за счет закрепления верхушки корня в почве и сокращения его базальной части, что внешне выражается в появлении на ней поперечной морщинистости и складок.

Геофилия — явление, широко распространенное среди травянистых двудольных и однодольных растений. Оно проявляется в одинаковой мере, как в природе, так и в условиях культуры. Втягивание нижней части побегов в почву происходит благодаря сокращению типичных — главного, боковых и придаточных корней — или только специализированных контрактильных корней. Для последних (гладиолус) характерны большое количество паренхимы, слабая



дифференциация тканей. В молодом возрасте такие корни толстые, гладкие, прозрачные — хрустальные.

У многолетних растений с розетками прикорневых листьев, несмотря на отмирание старых листьев и развитие новых на удлиняющемся стебле, розетки оказываются всегда плотно прижатыми к земле благодаря укорачиванию корней.

Контрактивные корни втягивают под землю луковицы лука, пролески, рябчика, гадючего лука, лилий, клубнелуковицы гладиолуса, безвременника, шафрана, фрезии, тритонии, лаперузии, корневище купены, ириса и др.

Установлено, что корни могут укорачиваться на 10...70 % их первоначальной длины. Наиболее высокое положение относительно поверхности почвы семядольный узел занимает в фазу семядолей. Сокращение корня может быть следствием ряда причин. Одной из них, встречающейся наиболее часто, является изменение формы клеток паренхимы коры — растяжение их в радиальном направлении, вследствие чего клетки одревесневших тканей (особенно центральной части ксилемы) приобретают волнистые очертания.

**4.4.4. Досковидные корни.** Это метаморфизированные крупные плагиотропные боковые корни (обычно второго порядка), по всей длине которых образуется плоский (досковидный) вырост. Досковидные корни характерны для деревьев верхнего и отчасти среднего ярусов тропического дождевого леса, средняя высота которых 35 м. Их стволы, как правило, тонкие и стройные, кроны относительно небольшие. У взрослых деревьев досковидные выросты имеют огромные размеры — вверх по стволу они поднимаются на 3...5 м (иногда до 9 м) и примерно на такое же расстояние расходятся в стороны по поверхности почвы. Толщина их, как правило, невелика — 8... 10 см (как у доски).

Процесс образования досковидного выроста начинается у наиболее старой части корня — базальной, т. е. около ствола, где вырост достигает наибольшей высоты; по направлению к верхушке этот процесс затухает, и высота выроста уменьшается. При резком сокращении высоты наклон его наружной кромки крутой, при постепенном — пологий. Крутые досковидные выросты при большой высоте их около ствола имеют вид огромных треугольных пластин.

**4.4.5. Столбовидные корни (корни-подпорки).** Характерны для тропических фикуса бенгальского (баньян), фикуса священного, фикуса каучуконосного и др. У взрослого фикуса от ветвей свисает вниз множество тонких придаточных корней. Большинство из них остаются воздушными и постепенно отмирают.

Некоторые из воздушных корней проявляют положительный геотропизм — они достигают почвы, внедряются в нее и ветвятся, формируя подземную корневую систему. В дальнейшем у этих корней, первоначально шнуroidных, надземная часть постепенно утолщается и превращается в мощные столбовидные опоры, поддерживающие ветви в горизонтальном положении. Внешне столбовидные корни становятся похожими на стволы, в связи с чем их называют также корневыми стволами. Диаметр наиболее крупных из них 2...3 м. Вы-

сота баньяна обычно не превышает 25 м. Дерево разрастается вширь: в течение сотен лет развиваются все новые и новые ветви и соответственно новые столбовидные корни. Площадь, занимаемая старым баньяном, иногда достигает 1...2 га; число столбовидных корней у таких растений исчисляется тысячами (1000...3000 и более). Издали старые гигантские баньяны производят впечатление леса с бесчисленными куполами крон и стволов, в связи с чем их называют дерево- лес.

**4.4.6. Ходульные и дыхательные корни.** Сообщество растений, обитающих в приливно- отливной полосе морей и океанов в районах влажных тропиков, называют мангры. Растения, слагающие мангры, главным образом вечно-зеленые деревья. Растения мангров подвержены наиболее сильному воздействию стихий — мощных прибойных волн и шквальных ветров. Почвы мангров в этой зоне постоянно затопленные и лишенные кислорода. К специфическим приспособлениям растений для жизни в этих экстремальных условиях относятся ходульные и дыхательные корни.

**Ходульные корни.** Классический пример растений мангров, развивающих ходульные корни, — виды ризофоры. Растения развиваются своеобразно. Ризофорам свойственна вивипария. Семя прорастает внутри плода на материнском растении. Проростки развиваются, оставаясь на дереве в течение семи — девяти месяцев. К концу этого периода их масса составляет около 80 г, главным образом за счет массы гипокотила, достигающего длины 50... 100 см при диаметре 1,5 см. Под действием силы тяжести проростки, падая вниз корнем, глубоко уходят в илистый субстрат. В течение нескольких часов во время отлива они прочно укореняются и противостоят приливной волне.

Ходульные корни — это метаморфизированные придаточные корни. Они образуются у сеянцев на гипокотиле, а затем на стебле главного побега. У взрослых растений, высота которых обычно 5...6м, верхние придаточные корни отходят от ствола на уровне прилива — 2...3 м. У ряда ризофор характерными являются отмирание и гнивание системы главного корня и нижней части ствола. К определенному возрасту растений значительная часть ствола (2 м и более) разрушается. В этом случае его живая часть, несущая крону, висит в воздухе, поддерживаемая в вертикальном положении опорными придаточными корнями, особенно похожими на ходули.

**Дыхательные корни, или пневматофоры.** В сообществах мангров встречаются виды соннератии и авиценнии. У этих растений нет ходульных корней, как у ризофоры. Основным приспособлением к жизни на зыбких илистых почвах в условиях дефицита кислорода является сильно разветвленная корневая система с дыхательными корнями — пневматофорами. Так, у соннератии (вечнозеленые деревья высотой 15...20 м) от базальной части главного корня радиально расходятся многочисленные длинные, относительно толстые боковые корни, получившие название кабельных. Они располагаются вблизи поверхности почвы в горизонтальной плоскости и закрепляются в субстрате настолько основательно, что растения успешно противостоят не только волнам прибоя, но и ураганным ветрам.

У кабельных корней со стороны, обращенной к поверхности почвы, развиваются пневматофоры — метаморфизированные боковые корни (диаметром 9... 12 см), обладающие отрицательным геотропизмом. Они проходят сквозь почву и возвышаются над ее поверхностью на 20...30 см. Число пневматофоров, развивающихся у кабельных корней, обычно очень велико — вокруг ствола значительная площадь бывает покрыта торчащими из почвы веретеновидными корнями, образующими своего рода газон.

Воздушные корни образуются у многих тропических травянистых *эпифитов*, которые живут на ветвях деревьев, не паразитируя на них, а используя как подпорку для поднятия вверх к свету. Воздушные корни эпифитов свободно висят в воздухе и приспособлены к поглощению влаги в виде дождя и росы. Для этого на их поверхности из протодермы образуется веламен — мертвая многослойная поверхностная ткань, стенки клеток которой имеют спиральные или сетчатые утолщения. Веламен всасывает воду. Изнутри веламен подстилает экзодерма с пропускными клетками, через которые вода передается в более глубокие слои коры и в центральный цилиндр.

**4.4.7. Запасающие корни.** Запасающая функция нередко приводит к резкому изменению корней — они становятся толстыми, мясистыми. В плане анатомической структуры общим для всех видов запасających корней в отличие от типичного анатомического строения корня является сильное развитие запасющей паренхимы. Она может находиться в первичной (у однодольных) или вторичной коре, а также в древесине или сердцевине (у двудольных). Корневые клубни свойственны представителям разных жизненных форм двудольных и однодольных растений. Они образуются вследствие метаморфоза боковых и придаточных корней.

Корневые клубни растений некоторых видов (чистяк, ятрышник, любка и др.) специализированы — они функционируют только как запасające органы; поглощение почвенных растворов выполняют типичные, хорошо ветвящиеся всасывающие корни. Специализированные корневые клубни вследствие ограниченного роста в длину имеют овальную, веретеновидную форму и не ветвятся. Однако у преобладающего числа видов двудольных и однодольных клубень является лишь частью корня, где происходит накопление запасных питательных веществ — базальной, срединной или верхней (батат, георгина, лилейник и др.). На остальном протяжении корень имеет типичное строение и ветвится, иногда всасывающие корни образуются также и на клубне. Таким образом, эти корни совмещают функции запасаания и поглощения почвенных растворов.

Между корневыми клубнями и почками возобновления, развивающимися в пазухах листьев, обычно имеется связь на микроскопическом уровне. Эти комплексы, состоящие из почки и клубня, сохраняются в течение засухи, в то время как надземная часть побегов и тонкие всасывающие корни отмирают. Весной из почек формируются новые побеги, которые до образования фотосинтезирующих листьев используют для своего развития запасные вещества клубня. Корневые клубни не являются органами вегетативного размножения, но комплекс почка — клубень может быть таковым. Например, такой комплекс

широко используется в практике цветоводства при размножении георгин путем деления. Корневые клубни, являющиеся метаморфизированными придаточными корнями таких тропических растений, как батат, маниок, ямс, широко используются в пищу.

Корнеплод — агрономический термин, который является лишь образным выражением. Однако он широко распространен и в отечественной ботанической литературе.

Корнеплод — это осевая ортотропная структура, образованная утолщенным гипокотилем (шейкой), базальной частью главного корня (собственно корнеплодом) и вегетативной частью главного побега (головкой), представленной прикорневой розеткой. В пределах вида у сортов корнеплодных растений соотношение этих частей различно. У сортов с уплощенными или шаровидными корнеплодами большая часть представлена разросшимся гипокотилем (свекла Египетская, редис Ранний красный, пастернак Круглый и др.); у длиннокорнеплодных сортов этих же видов корнеплод состоит главным образом из утолщенной базальной части главного корня (морковь, свекла Эрфуртская, редис Красный великан, пастернак Студент и др.).

Корнеплоды особенно характерны для находящихся в культуре овощных, кормовых и технических двулетних растений. Селекционерами созданы многочисленные формы с крупными мясистыми корнеплодами, иногда имеющими значительные размеры (кормовая свекла, турнепс, редька и др.). Однако этот метаморфоз свойствен и многим представителям травянистых многолетних растений с сильно утолщенным главным корнем (цикорий, одуванчик, скорцонера, Козлобородник пореелистный, женьшень, Мак восточный и др.).

Корнеплоды растений семейств Сельдереиные (морковь, пастернак, петрушка, сельдерей и др.) и Капустные (репа, редька, редис и т.д.) имеют вторичное анатомическое строение. Первичная ксилема у корней тех и других диархная. Различия заключаются в соотношении по диаметру корнеплода флоэмы и ксилемы. У растений семейства Сельдереиные запасная паренхима сильнее всего развита во флоэме, а у семейства Капустные — в ксилеме. У свеклы (семейство Маревые) утолщение корня происходит своеобразно. Первичная ксилема у корня свеклы также диархная. Переход к вторичному анатомическому строению происходит обычным путем.

Однако деятельность камбия ограничена. После отложения небольшого числа вторичных элементов камбий прекращает свою работу. Утолщение корня продолжается, но уже при участии перицикла. Оно происходит в результате деятельности нескольких возникающих последовательно один за другим колец добавочного камбия. При этом паренхимные клетки перицикла, делясь преимущественно тангентальными перегородками, образуют кольцо меристематической ткани. В периферическом слое этого кольца возникают феллоген и его производные, а из внутреннего слоя клеток поделившегося перицикла формируется первый добавочный камбий. В самом начале своей деятельности добавочный камбий образует зону меристематически активных клеток. Наружные клетки ее в дальнейшем функционируют в качестве второго добавочного кам-

бия. Внутренние же клетки камбиальной зоны, продолжая делиться, откладывают постоянные ткани: наружу тонкостенную паренхиму и местами небольшие группы вторичной флоэмы; внутрь камбий откладывает вначале крупноклеточную паренхиму; затем непосредственно под участками флоэмы — элементы ксилемы. Таким образом, в результате деятельности первого добавочного камбия возникает широкое кольцо паренхимной ткани с погруженными в нее открытыми коллатеральными пучками.

Спустя некоторое время начинают делиться и клетки кольца второго добавочного камбия, образуя новую зону меристематической ткани. Наружные клетки этой зоны дифференцируются в третье кольцо добавочного камбия, а внутренние порождают, подобно первому камбию, новое кольцо пучков и основной паренхимы, в свою очередь, отчленяет наружу четвертое камбиальное кольцо, и процесс образования вторичных элементов повторяется.

В результате деятельности ряда добавочных камбиев снаружи вторичной флоэмы возникают отчетливо выраженные концентрические кольца, состоящие из мелких пучков и тонкостенной паренхимы между ними, в клетках которой и откладываются основные запасы сахарозы и прочих питательных веществ корнеплода.

Процесс вторичного утолщения у свеклы связан с развитием листового аппарата. Установлено, что число добавочных камбиальных колец кратно числу листьев в прикорневой розетке.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Какие функции выполняет корень?
2. Что такое первичное анатомическое строение корня? С какими изменениями связан переход от первичного к вторичному строению корня?
3. Как формируется камбиальное кольцо при переходе корня от первичного строения к вторичному?
4. Какое различие между камбием, откладывающим паренхиму сердцевинных лучей, и камбием, откладывающим элементы ксилемы и флоэмы?
5. Что такое корнеплод, корневой клубень?
6. Какие органы растения принимают участие в образовании корнеплодов?
7. В чем анатомическое отличие корнеплодов представителей семейств Сельдерейные и Капустные?
8. Как формируется корнеплод свеклы?

### **Резюме.**

Орган — это часть организма, имеющая определенное строение и выполняющая определенные функции. Органы высших растений подразделяют на

две группы: вегетативные и репродуктивные, или генеративные. Вегетативные органы составляют тело растения и служат для поддержания индивидуальной жизни данной конкретной особи, а иногда и ее вегетативного размножения.

Полярность — различия между противоположными полюсами организма, органа или отдельной клетки. Морфологически верхняя часть растения называется апикальной, нижняя — базальной. Симметрия — такое расположение частей предмета в пространстве, при котором плоскость симметрии рассекает его на зеркально-подобные половины. Радиальные органы (полисимметричные) — это органы, через которые можно провести три и более плоскости симметрии (стебель, корень); билатеральные (бисимметричные) органы — можно провести только две плоскости симметрии (стебли кактусов опунций); моносимметричные — можно провести лишь одну плоскость симметрии (листья многих растений, цветок гороха); несимметричные (асимметричные) — нельзя провести ни одной плоскости симметрии.

Метаморфизированные органы (видоизмененные) — 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. Аналогичные органы выполняют сходные функции и морфологически (в широком плане) подобны, но имеют разное происхождение. Сходство аналогичных органов связано с явлением конвергенции — развитием сходных признаков у разных органов в связи с приспособлением к сходным условиям внешней среды. Гомологичные органы различаются морфологически и часто выполняют различные функции, но имеют одинаковое происхождение, т. е. это видоизменение какого-либо одного органа — стебля, листа или корня.

Зародыш семенных растений находится в семени. Он состоит из зародышевого корешка и зародышевого побега. Зародышевый корешок обычно представлен только конусом нарастания, прикрытым корневым чехликом. Зародышевый побег представлен зародышевым стебельком (осью) и зародышевыми листьями (семядолями) в числе двух (у двудольных), одной (у однодольных) или нескольких (у хвойных). На верхнем конце оси находится конус нарастания или уже почечка зародыша, в которой заложены зачатки следующих за семядолями листьев. Место сочленения оси и семядолей называют семядольным узлом. Участок оси под семядолями до базальной части зародышевого корешка называют подсемядольным коленом (гипокотилем).

Корень — осевой орган, обладающий радиальной симметрией и нарастающий в длину до тех пор, пока сохраняется апикальная меристема. От стебля корень морфологически отличается тем, что на нем никогда не возникают листья, а апикальная меристема, как наперстком, прикрыта корневым чехликом. По происхождению корни делят на главный, придаточные и боковые.

Совокупность всех корней одного растения называется корневой системой. По происхождению различают корневые системы главного корня, придаточных корней и смешанную корневую систему.

По форме корневые системы бывают: стержневой (система главного корня) и мочковатой. Зоны молодого корня — это разные части корня по длине, выполняющие неодинаковые функции и характеризующиеся определенными морфологическими особенностями.

Корневые окончания многих растений оплетаются гифами грибов, образуя микоризу, или грибокорень. В корнях бобовых растений обитают бактерии из рода *Rhizobium*. Втягивающие, или контрактильные, корни способны втягивать органы возобновления в почву на определенную глубину, что создает оптимальные условия для развития растений. Досковидные корни - метаморфизированные крупные плагиотропные боковые корни (обычно второго порядка), по всей длине которых образуется плоский (досковидный) вырост. Столбовидные корни — это корни-подпорки.

У растений мангров, обитающих в приливно-отливной полосе морей и океанов в районах влажных тропиков, образуются ходульные и дыхательные корни.

В корневых клубнях запасаются питательные вещества. Они образуются вследствие метаморфоза боковых и придаточных корней.

Корнеплод — агрономический термин, который является лишь образным выражением. Однако он широко распространен и в отечественной ботанической литературе. Корнеплод — это осевая ортотропная структура, образованная утолщенным гипокотилем (шейкой), базальной частью главного корня (собственно корнем) и вегетативной частью главного побега (головкой), представленной прикорневой розеткой. Корнеплоды особенно характерны для находящихся в культуре овощных, кормовых и технических двулетних растений.

**Учебный модуль 2 Морфология семенных растений**  
**Модульная единица 3 "Вегетативные органы растений"**  
**Учебный элемент 5 "Побег и система побегов"**

**Аннотация.** Побег основной орган высших растений. Система побегов. Классификация побегов. Органы второго порядка - стебель и листья. Почка - зачаточный побег. Строение и классификация почек. Лист — боковой орган, отходящий от стебля и обладающий ограниченным ростом, выполняет функции фотосинтеза, газообмена и транспирации. Симподиальное и моноподиальное нарастание побега. Акротонное, мезотонное и базитонное ветвление. Орто-тропные и плагиотропные побеги.

Жизненная форма растений.

**Ключевые слова.** Побег. Почка. Лист. Нарастание побегов. Ветвление побегов. Жизненная форма растений.

**Вопросы лекции**

5.1. Общая характеристика побега и почки.....	137
5.1.1. Побег.....	137
5.1.2. Почка .....	137
5.1.3. Листорасположение .....	139
5.1.4. Нарастание и ветвление системы побегов.....	139
5.1.5. Классификация побегов.....	140
5.2. Жизненные формы растений .....	142
5.2.1. Морфологическая классификация жизненных форм растений. ...	142
5.2.2. Деревья .....	142
5.2.3. Кустарники.....	142
5.2.4. Кустарнички.....	142
5.2.5. Травы .....	142
5.2.6. Лианы.....	143
Вопросы для самоконтроля .....	143
Резюме .....	143



## 5.1. Общая характеристика побега и почки

**5.1.1. Побег.** Это неразветвленный стебель с листьями. Он является одним из основных органов высших растений. В онтогенезе побег развивается из почечки зародыша либо из пазушной или придаточной (адвентивной) почки. Почка — это зачаточный побег. Вегетативные побеги выполняют функцию воздушного питания, спороносные (стробилы, цветки) — обеспечивают размножение.

Стебель и листья — структурные элементы (органы второго порядка) побега — формируются из общего массива меристемы (конуса нарастания побега) и обладают единой проводящей системой.

Кроме того, обязательная принадлежность побега — почки.

Стебель обеспечивает расположение листьев, цветков и плодов в пространстве, способствуя наилучшему выполнению их функций. По стеблю проходит транспорт веществ восходящего и нисходящего токов (т. е. он выполняет функции посредника между корнями и листьями).

Лист — в типичном случае плоский боковой орган, отходящий от стебля и обладающий ограниченным ростом, — выполняет функции фотосинтеза, газообмена и транспирации. Почки обеспечивают длительное нарастание побега и его ветвление, т. е. образование системы побегов. Побег отличается от корня наличием листьев. *Пазуха листа* — это угол, образованный листом и вышележащим участком стебля. *Узел* — место отхождения листа или листьев от стебля. *Междоузлие* — участок стебля между соседними узлами. Обычно побег состоит из нескольких или многих узлов и междоузлий, повторяющихся вдоль его оси. Повторяющийся структурный элемент побега — метамер. Каждый метамер представлен листом (или мутовкой листьев), отходящим от узла, и нижележащим междоузлием с почкой.

**5.1.2. Почка.** Это зачаточный побег, междоузлия которого очень малы. Внутри почки заключен апекс побега — его меристематическая верхушка, или конус нарастания. Ниже него за счет выпячивания наружных слоев клеток (в отличие от эндогенного возникновения боковых и придаточных корней) экзогенно формируются листовые бугорки, превращающиеся в зачатки листьев (листовые примордии). Позже в их пазухах (обычно начиная с пазухи третьего—пятого от апекса листового примордия) образуются бугорки (зачатки почек), в связи с чем их называют пазушными. Так как образование бугорков листьев чередуется с периодами, когда апекс растет в длину, восстанавливая свойственные ему величину и форму, листовые бугорки закладываются в определенном порядке и возникает характерное для вида листорасположение — филлотаксис.

Период времени (интервал) между заложением двух листовых бугорков называют пластохроном; период времени между разворачиванием двух соседних листьев — филлохроном.

Емкость почки — это число листовых зачатков, заключенных в почке, от вполне сформировавшегося, но не раскрывшегося до последнего листового бу- горка перед апексом стебля.

В основу классификации почек положены разные признаки. По наличию почечных чешуи почки бывают: *закрытые* — имеют чешуи, которые защища- ют от иссушения и колебания температур (свойственны большинству растений наших широт); *открытые*, или *голые*, — без чешуи (характерны для многих древесных пород тропиков и субтропиков; среди растений наших широт - у крушины, калины- городовины, живучки, кошачьей лапки). Конус нарастания в таких почках защищают зачатки срединных листьев.

По составу и функции почки бывают: вегетативные — имеют на оси только зачатки листьев (у большинства растений); цветочные, или репродук- тивные, — имеют только зачаток цветка или соцветия (ива, форзиция); вегета- тивно- генеративные, или смешанные, — имеют зачатки листьев и цветков (яб- лоня, груша, вишня, слива, сирень, бузина, копытень). Особую группу состав- ляют выводковые почки, рано развивающиеся в миниатюрные растения. Они легко опадают с материнского растения, предназначены для вегетативного раз- множения. В большом числе они образуются по краю листа у каланхоэ. Вывод- ковые почки могут быть представлены луковичками (бульбиллами), развиваю- щимися в пазухах листьев надземных побегов (некоторые лилии) или в соце- тиях (некоторые луки, мятлик луковичный); клубнелуковичками (гладиолусы); клубеньками в пазухах листьев (некоторые диоскореи, Горец живородящий).

По местоположению на стебле почки бывают верхушечные и боковые. Боковые почки могут быть пазушными и придаточными (адвентивными). Па- зушные почки развиваются в пазухах листьев обычно по одной, но нередко в пазухе листа формируется несколько почек, образующих вертикальный ряд — сериальные почки, или горизонтальный — коллатеральные почки. Эти почки возникают независимо друг от друга из меристемы стебля. Сериальные почки свойственны двудольным. Последовательность их заложения и развития восхо- дящая (жимолость, шалфей блестящий) или нисходящая (грецкий орех, кирка- зон). Коллатеральные почки характерны главным образом для однодольных (гладиолус, крокус, птицемлечник). Первой формируется срединная почка, за- тем боковые. При образовании сериальных или коллатеральных почек в пазухе листа все они имеют один порядок.

Наряду с истинной коллатеральностью у двудольных растений широко распространено коллатеральное расположение почек, возникающих в результа- те ветвления одной пазушной почки (оно может идти до второго- третьего по- рядка) (картофель, георгина, бузина, Лох узколистный). При ветвлении пазуш- ной почки ее дочерние почки на один порядок выше.

Придаточные почки появляются на других органах: на листе (бриофил- люм, Сердечник луговой, бегония), у корнеотпрысковых растений на корнях (вишня, слива, малина, дерен, хрен, молочай, льнянка, бодяк, одуванчик, то- поль, ива, сирень, барбарис).

**5.1.3. Листорасположение** (или филлотаксис). Порядок размещения листьев на стебле (оси) побега — наследственный признак. Различают несколько вариантов листорасположения:

спиральное, или очередное — от одного узла отходит один лист (береза, тополь, дуб, яблоня, горох, морковь, подсолнечник и др.);

двурядное — разновидность очередного (от одного узла также отходит один лист), но листья располагаются в одной плоскости двумя рядами (ирис, гладиолус);

супротивное — от одного узла отходят два листа, сидящие друг против друга (клен);

накрест супротивное — разновидность супротивного, когда плоскости соседних пар листьев взаимно перпендикулярны (сирень, бирючина овально-лиственная, яснотковые, гвоздичные);

мутовчатое — от одного узла отходят три и больше листьев (ветреница, вороний глаз, олеандр).

Спиральное листорасположение кратко обозначается в виде дроби, так называемой формулы листорасположения. Для ее составления надо ввести некоторые понятия. *Ортостиха* — вертикальная линия, соединяющая основания листьев, находящихся на стебле точно друг над другом. *Основная (генетическая) спираль* — спиральная линия, которая получается, если соединить Узлы листьев, расположенных вверх непосредственно один за другим, пока не дойдет до листа, сидящего над тем, с которого начали (т. е. на той же ортостихе). *Листовой цикл* — число листьев в основной спирали, не считая последнего, сидящего на одной ортостихе с первым. В числитель дроби ставят число оборотов основной спирали, в знаменатель — число листьев в листовом цикле.

**5.1.4. Нарастание и ветвление системы побегов.** Это образование системы осей. У низших растений в результате ветвления возникает разветвленный таллом (слоевище), у высших — образуются системы побегов. Побег растет в длину обычно верхушкой вследствие деятельности 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. Моноподиальное нарастание характерно для многих голосеменных растений, симподиальное — для большинства покрытосеменных. При супротивном листорасположении после отмирания верхушки побега или верхушечного соцветия нарастание происходит за счет двух супротивных пазушных почек (сирень, клен). Такой тип симподиального нарастания называют ложнодихотомическим.

Неразветвленный побег формируется в случае недоразвития боковых почек на главном побеге и отсутствия вследствие этого боковых побегов (драцены, юкки, алоэ, агавы, пальмы, дынного дерева)

У подавляющего большинства растений происходит ветвление побегов, которое бывает двух типов: верхушечное и боковое. При верхушечном ветвлении апекс делится (ветвится) на два (дихотомическое), три (тритомическое), много (политомическое) новых апексов, дающих начало осям следующего порядка. Такое ветвление свойственно многоклеточным низшим растениям, а также немногим высшим (плауновидные, некоторые папоротниковые). При боковом ветвлении оси подчиненных порядков формируются из боковых почек, возникающих ниже апекса материнской оси. В результате ветвления возникает система осей. При боковом ветвлении система осей может быть моноподиальной или симподиальной. При моноподиальной системе каждая ось представляет собой моноподий, т. е. нарастает моноподиально, при симподиальной системе — симподий, т. е. нарастает симподиально. При ветвлении общий облик системы побегов может оказаться различным в зависимости от того, как располагаются наиболее сильные боковые ветви на материнских осях. Различают три основных варианта: акротонию, мезотонию и базитонию (греч. акрос — верхушка; мезон — середина; базис — основание; тонос — сила, мощь) ветвления, между которыми могут быть переходным.

Акротонное ветвление, при котором наиболее сильные боковые ветви формируются ближе к верхушке материнского побега, особенно характерно для деревьев.

Базитонное ветвление, т. е. образование наиболее крупных и сильных ветвей в нижней части материнского побега, особенно характерно для кустарников, кустарничков и многолетних трав, а из однолетних — для хлебных и дикорастущих злаков.

Кущение злаков — одна из форм базитонии. При кущении боковые ветви образуются только у основания материнского побега из приземных и подземных почек. Этот базальный участок побега, состоящий из метамеров с очень короткими междоузлиями и тесно сближенными узлами, называют зоной кущения.

Сосредоточенность почек возобновления у поверхности почвы и под землей имеет важное приспособительное значение в сезонных климатах — эти почки лучше защищены, чем верхние.

При мезотонном ветвлении наиболее сильные боковые ветви формируются в средней части материнского побега.

**5.1.5. Классификация побегов.** В основу классификации побегов положен ряд признаков: направление роста, длина междоузлий, расположение побегов в пространстве и др.

По направлению роста или расположению побега относительно поверхности почвы различают ортотропные (прямостоячие) побеги, растущие вертикально, и плагиотропные — параллельно или наклонно. В пределах растения развиваются обычно побеги обоих типов, но иногда только одного.

По длине междоузлий различают побеги двух типов: с удлинёнными междоузлиями (типичный побег) — ауксипласт, с укороченными — *брахипласт*, *прикорневая* и *верхушечная розетки*. Брахипласты свойственны деревьям и кустарникам (в плодородии брахипласты с цветочными почками, выполняющие репродуктивную функцию, известны под названием кольчаток, плодушек). У травянистых растений укороченные побеги — прикорневые розетки, реже верхушечные (папирус). У них часто ортотропные и плагиотропные, удлинённые и укороченные побеги не являются строго специализированными, а представляют собой только фазы развития одного и того же побега. На этом основании различают следующие типы побегов: безрозеточные — все междоузлия удлинённые, листья низовые, срединные и верховые (подсолнечник, георгина, флокс); розеточные — в базальной части междоузлия укорочены (розетка), а выше одно удлинённое междоузлие — стрелка, несущая цветок или соцветие (нарцисс, гиацинт, амариллис, одуванчик, подорожник); полурозеточные — в базальной части розетка, а выше несколько метамеров с удлинёнными междоузлиями и срединными и верховыми листьями (люпин, дельфиниум).

По расположению побегов в пространстве известны побеги: прямостоячие (наиболее распространённые); восходящие, или приподнимающиеся, вьющиеся (обвивающиеся вокруг опоры — вьюнок); цепляющиеся (цепляющиеся за опору при помощи усиков, шипов, корней-прицепок и др. — чина, плющ); стелющиеся (растущие по поверхности почвы, но неукореняющиеся — спорыш, клевер); ползучие, представленные плетями — по всей длине побег имеет однообразное строение, в узлах имеются придаточные корни (традесканция, луговой чай) и усы — столоны, заканчивающиеся прикорневой розеткой, на стебле которой развиваются придаточные корни (земляника, лапчатка гусиная, камнеломка). В сезонном климате наших широт у большинства растений почки разворачиваются в побеги один раз в году (весной). Такие побеги называют годичными, но формирование новых побегов из почек в течение астрономического года может быть и неоднократным.

Побеговая система травянистых поликарпиков состоит из побегов, которые после плодоношения не отмирают полностью, а их базальные участки с почками возобновления сохраняются. Это так называемые монокарпические побеги. В зависимости от длительности периода от раскрытия почки до плодоношения их делят на моноциклические (цикл развития побега завершается в течение одного вегетационного периода), дициклические (два года) и полициклические (три и более лет). Побеги, отмирающие, не доходя до цветения и плодоношения, называют побегами с неполным циклом развития.

Побег — структурная единица растения, производное одного очага меристем, а побеговая система — результат деятельности нескольких меристематических очагов. Возникает такая система в результате симподиального нарастания побегов. Модель побегообразования — это наследственно обусловленная программа морфогенеза, которая реализуется при формировании побеговых систем.

## 5.2. Жизненные формы растений

### 5.2.1. Морфологическая классификация жизненных форм растений.

Особенности морфогенеза конкретных организмов приводят к формированию внешнего облика (габитуса) растения. Жизненная форма, или биоморфа — это внешний облик растений, отражающий их приспособленность к условиям внешней среды. Каждая жизненная форма возникает на основе определенной модели побегообразования. Существуют различные классификации жизненных форм растений. Раункиер выделял 4 жизненные формы растений: фанерофиты; гемикриптофиты; криптофиты и терофиты. Широко применяется эколого-морфологическая классификация И. Г. Серебрякова. Она в качестве исходных принимает такие признаки, как формы роста и длительность жизни надземных вегетативных органов. Эти признаки тесно связаны с положением зимующих почек (для растений сезонного климата). Согласно этой классификации у цветковых выделены три основные категории жизненных форм: древесные, полудревесные растения и травы.

Древесные растения обязательно имеют многолетние надземные побеги с почками возобновления. Их подразделяют на деревья, кустарники и кустарнички.

**5.2.2. Деревья** — это растения с многолетним, обычно одревесневшим побегом — стволом. Высота деревьев 2...100 м. Продолжительность жизни до 4000 лет. Основная форма деревьев — прямостоячая, но есть стланцы — со стелющимся стволом (кедровый стланик) и древесные лианы — ствол лазающий или обвивающий опору (виноград, Энтада фасолевидная, ротанговые пальмы).

**5.2.3. Кустарники** — растения с несколькими стволами, называемыми стволиками. Их высота 0,6...6 м. При общей большой продолжительности жизни отдельные стволики живут от 2 до 40 лет.

**5.2.4. Кустарнички** — низкорослые кустарники (высота от 5 до 60 см), продолжительность жизни побегов 5... 10 лет.

У полудревесных растений надземные побеги сохраняются в течение ряда лет лишь частично, так как их верхняя часть ежегодно отмирает. Возобновление идет за счет почек, которые располагаются на высоте 5...20 см и более над уровнем почвы. К полудревесным растениям относятся полукустарники и полукустарнички, которые различаются между собой по общим размерам и величине многолетней части. Высота полукустарников до 80 см, а полукустарничков — редко превышает 15...20 см.

**5.2.5. Травы** многолетних надземных побегов не имеют. Их делят на однолетние и многолетние травы. *Однолетние* травы полностью отмирают после плодоношения. Они вообще не имеют многолетних органов. Однолетние эфемеры проходят весь жизненный цикл за три — пять недель. Двухлетние травы проходят жизненный цикл за два года. У *многолетних* трав многолетними являются подземные или приземные (скрытые в подстилке или плотно прижатые к земле) части побегов с почками возобновления. Их делят на несколько типов:

стержнекорневые — с хорошо развитым главным корнем; кистекорневые — не имеющие главного корня, коротко- и длинно- корневищные, клубнеобразующие и луковичные. Состав жизненных форм в растительных сообществах отражает экологические условия и стратегию жизни определенных групп растений. Так, например, кустарнички преобладают в растительном покрове тундр, полудревесные растения и эфемеры обычны в пустынях, а также в растительном покрове высокогорий.

**5.2.6. Лианы** — растения с длинными стеблями, неспособные самостоятельно сохранять вертикальное положение и использующие в качестве опоры другие растения, постройки и т. д.

Различают лианы *вьющиеся* вокруг опоры (тропические лианы, хмель, вьюнок полевой, фасоль); *лазающие* с помощью усиков (виноград, огурец); *цепляющиеся* посредством различных прицепков и крючков (пальма- лианаротанг, ежевика, подмаренник). Лианы могут быть травянистыми и деревянистыми. Для лиан характерны быстрый рост, удлинённые междоузлия, легкие, сравнительно тонкие стебли, что позволяет им, опираясь на соседние растения, прибывать к свету.

### Вопросы для самоконтроля

1. Что такое годичный побег?
2. Что представляет собой метамер побега?
3. Что такое почка?
4. Каковы типы расположения пазушных почек?
5. У каких растений придаточные почки формируются на корне и листе?
6. Какие почки называют спящими?
7. В чем отличие между удлинёнными и укороченными побегами?
8. Каковы типы нарастания и ветвления побегов?

### Резюме.

Побег - это неразветвленный стебель с листьями. Он является одним из основных органов высших растений. Стебель и листья — структурные элементы (органы второго порядка) побега. Почка — это зачаточный побег. По составу и функции почки бывают: вегетативные — имеют на оси только зачатки листьев; цветочные, или репродуктивные, — имеют только зачаток цветка или соцветия; вегетативно- генеративные, или смешанные, — имеют зачатки листьев и цветков. Особую группу составляют выводковые почки, рано развивающиеся в миниатюрные растения. Они легко опадают с материнского растения, предназначены для вегетативного размножения. По местоположению на стебле почки бывают верхушечные и боковые.

Порядок размещения листьев на стебле (оси) побега — наследственный признак. Различают спиральное, или очередное, двурядное, супротивное, накрест супротивное, мутовчатое листорасположения.

Если побег растет неопределенно долго за счет одной и той же верхушечной меристемы, то такое нарастание называют моноподиальным. Тогда рост побега продолжается за счет ближайшей боковой почки, то такое нарастание побега называют симподиальным.

В результате ветвления возникает система осей. Выделяют акротонное ветвление, при котором наиболее сильные боковые ветви формируются ближе к верхушке материнского побега, особенно характерно для деревьев; базитонное ветвление, т. е. образование наиболее крупных и сильных ветвей в нижней части материнского побега, особенно характерно для кустарников, кустарничков и многолетних трав, а из однолетников — для хлебных и дикорастущих злаков. Кущение злаков — одна из форм базитонии. И мезотонном ветвлении — когда наиболее сильные боковые ветви формируются в средней части материнского побега.

По расположению побегов в пространстве известны побеги: прямостоячие; восходящие, или приподнимающиеся, вьющиеся; цепляющиеся; стелющиеся; ползучие, представленные плетями — по всей длине побег имеет однообразное строение, в узлах имеются придаточные корни и усы — столоны, заканчивающиеся прикорневой розеткой, на стебле которой развиваются придаточные корни. В сезонном климате наших широт у большинства растений почки разворачиваются в побеги один раз в году (весной). Такие побеги называют годичными.

Особенности морфогенеза конкретных организмов приводят к формированию внешнего облика (габитуса) растения. Жизненная форма, или биоморфа — это внешний облик растений, отражающий их приспособленность к условиям внешней среды.

Раункиер выделял 4 жизненные формы растений: фанерофиты; гемикриптофиты; криптофиты и терофиты.

Согласно эколого-морфологической классификации И. Г. Серебрякова у цветковых выделены три основные категории жизненных форм: древесные, полудревесные растения и травы. В качестве исходных принимает такие признаки, как формы роста и длительность жизни надземных вегетативных органов. Эти признаки тесно связаны с положением зимующих почек (для растений сезонного климата).



**Модуль 2 "Морфология семенных растений"**  
**Модульная единица 3 "Вегетативные органы растений"**  
**Учебный элемент 6 "Стебель. Макро- и микроскопическое строение стебля"**

**Аннотация.** Стебель - ось побега. Анатомическое строение стебля однодольных и двудольных растений. Строение стебля травянистых двудольных растений: пучковое, непучковое и переходное. Строение стебля двудольных и голосеменных древесных растений. Структура древесины. Возрастные изменения древесины и коры (ядровая древесина и заболонь).

**Ключевые слова.** Стебель. Травянистые однодольные растения. Стебель. Травянистые двудольные растения. Пучковое строение стебля. Непучковое строение стебля. Переходное строение стебля. Ядровая древесина. Заболонь.

**Вопросы лекции**

6.1. Общая характеристика стебля. ....	146
6.2. Анатомия стебля.....	147
6.2.1. Первичное анатомическое строение стебля.....	148
6.2.2. Строение стебля однодольных растений. ....	149
6.2.3. Строение стебля двудольных травянистых растений.....	150
6.2.4. Основные типы вторичного строения стебля двудольных растений.....	151
6.2.5. Строение стебля многолетнего древесного растения. ....	153
6.3. Возрастные изменения в стебле древесного растения. ....	155
Вопросы для самоконтроля.....	156
Резюме .....	156

**6.1. Общая характеристика стебля.** Стебель характеризуется радиальной симметрией и неограниченным ростом в длину. Он складывается из узлов и междоузлий, растет в длину за счет верхушечного и вставочного роста. Удлиненные стебли имеют хорошо выраженные междоузлия, укороченные могут состоять практически только из узлов. Стебель несет на себе листья, почки и (у покрытосеменных) цветки.

Основные функции стебля - это опорная (механическая) и проводящая. Стебель обеспечивает благоприятное для фотосинтеза расположение листьев и двустороннее передвижение веществ. Органические вещества, синтезированные в листьях, передвигаются по флоэме стебля к местам их использования: растущим листьям, стеблям, корням, развивающимся цветкам, семенам и плодам. Из корней по ксилеме подается вода с растворенными минеральными веществами. Стебель может быть органом запасающим (клубни картофеля, стебли капусты кольраби, сахарного тростника), фотосинтезирующим (молодые стебли, кладодии, стебли суккулентов), служить для прикрепления к опоре (с помощью усиков) и защиты (колючки).

С многообразием функций связано и морфолого-анатомическое разнообразие стеблей.

Форма стеблей обычно цилиндрическая, округлая в поперечном сечении, но стебли могут быть и двугранными (у рдестов), трехгранными (у осок), четырехгранными (у шалфея и других яснотковых), многогранными (у тыквы, валерианы и др.). Необычной формы стебель у бутылочного дерева.

По характеру роста и положению в пространстве различают стебли прямостоячие (подсолнечник, лен, дуб, береза), стелющиеся (клюква), ползучие укореняющиеся (земляника, клевер ползучий, арбуз, тыква).

Безлистный несущий цветок или соцветие, стебель (точнее, одно сильно удлиненное междоузлие) называют *стрелкой* (у лука, примул).

Продолжительность жизни стеблей различна. Стебель, как и весь побег в целом, представляет собой открытую систему роста, т. е. он нарастает длительное время и на нем образуются новые листья и почки. Выделяют два основных типа стебля: *травянистый*, существующий обычно один вегетационный сезон, отличающийся слабым одревеснением и утолщением, сильной паренхиматизацией, отсутствием перидермы, и *деревянистый* — обычно многолетний, утолщающийся неопределенно долго, образованный одревесневающими тканями. Главный стебель дерева называют *стволом*. Длительность жизни стебля у растений-эфемеров 30...45 дней, у большинства трав — 120...150 дней, у деревьев — несколько сотен лет (яблоня — до 200, сосна — до 500 и т. д.). Стволы некоторых деревьев живут более тысячи лет (секвойи, тиса, кипариса — 3...5 тыс. лет).

Размеры стеблей также отличаются большим разнообразием. Максимальную длину (200...300 м) имеют стебли пальм-лиан ротангов. Высота стеблей, не требующих опоры, достигает 120...150 м у эвкалиптов — выше 40-этажного дома, у секвойи — 140 м, у пальм — 60, у ели — 50, у дуба — 40, у березы и клена — 25 м. Стебельки вольфии (сем. Рясковые) имеют длину 1... 1,5 мм. Диаметр ствола баобаба или секвойи может быть больше 10 м.

## 6.2. Анатомия стебля.

Стебель с его узлами и междоузлиями, так же как и листья, пазушные почки и позже цветки, возникает из меристематической верхушки побега — его апекса. Апикальная меристема состоит из клеток - инициалей ("начальных клеток") и их производных. Клетки-инициали способны делиться неопределенно долго в разных направлениях. Они — родоначальницы всех клеток побега. У большинства мхов, плаунов, хвощей и папоротников в поверхностном слое верхушки апекса имеется одна инициальная клетка или небольшая их группа. У семенных растений выделяется массив инициальных клеток, расположенных в поверхностном и более глубоких слоях апекса.

*Производные инициалей* сохраняют способность к делению относительно недолго, различаются по расположению в конусе нарастания и направлению плоскостей деления. Наружные слои клеток делятся перпендикулярно поверхности и обеспечивают увеличение поверхности апекса. Эти слои, как бы двумя (одним, тремя, редко больше) колпачками (наперстками) одевающие внутреннюю часть конуса нарастания, называют *туникой* (одеждой).

Под туникой находится *корпус* (тело), клетки которого делятся во всех направлениях, обеспечивая объемный рост конуса нарастания.

Туника и корпус дают начало всем тканям и органам побега. Наружный слой туники дает начало *протодерме*, из которой затем образуется эпидерма, покрывающая листья и стебель.

В центре оси апекса (в инициальном кольце) обособляется *медианная* (сердцевинная) меристема, из которой будет формироваться паренхима сердцевины. Формируется — *основная меристема* и *прокамбий*. Основная меристема снаружи от прокамбия, между ним и протодермой образует первичную кору, прокамбий — проводящую систему центрального цилиндра. Узкие и длинные прозенхимные клетки прокамбия делятся продольно, давая затем начало первичной ксилеме и первичной флоэме. Прокамбий закладывается одновременно в листовом зачатке (или зачатке боковой почки) и стебле. По мере дальнейшего роста прокамбий распространяется вглубь растущего листового зачатка и вглубь оформляющегося стебля, образуя основу проводящей системы побега, связывающую листья и стебли.

Основная меристема между тяжами прокамбия дифференцируется позднее в паренхиму, радиальные полосы которой соединяют сердцевину с первичной корой. Это первичные сердцевинные лучи. На границе центрального цилиндра и первичной коры закрыта еще одна меристема — *перицикл*, клетки которого дифференцируются позднее в первичные склеренхиму и паренхиму.

В результате деятельности первичных меристем апекса формируется первичное анатомическое строение стебля: эпидерма, первичная кора, центральный цилиндр и сердцевина. Таким образом, апекс обеспечивает новообразование клеток за счет митоза, гистогенез (формирование первичных тканей) и органогенез (заложение зачатков листьев, почек, метамеров стебля и цветков).

Рост стебля в длину происходит за счет апикальной меристемы и интеркалярных меристем в основании междоузлий. При формировании метамеров побега, когда с правильной периодичностью возникают листовые бугорки, происходит раннее вычленение узлов, а развитие междоузлий запаздывает. Их удлинение и дальнейший рост могут продолжаться длительное время за счет сохраняющейся в основаниях междоузлий остаточной первичной меристемы, которая и называется вставочной, или интеркалярной.

Прирост стебля в толщину включает его первичное и вторичное утолщение. Первичный рост стебля в толщину идет вблизи конуса нарастания за счет деления и растяжения клеток апикальной меристемы и тех первичных тканей, которые из нее возникают, и дифференциации прокамбия. Примерами хорошо заметного первичного утолщения могут служить клубень картофеля, где преимущественное развитие имеет сердцевина, или кактусы, запасавшие воду в коре.

Вторичное утолщение происходит за счет деятельности камбия.

Процессы, происходящие в апексе, изложены кратко и схематично.

### 6.2.1. Первичное анатомическое строение стебля.

Строение стебля, сформировавшегося в результате деятельности первичных меристем апекса, называется первичным. При первичном строении можно различить 4 анатомо-топографические зоны: покровную ткань, первичную кору, центральный цилиндр и сердцевину.

Непосредственно под эпидермой в благоприятных для фотосинтеза условиях наружные слои первичной коры — *экзодерма* — сформированы содержащими хлоропласты хлоренхимой и (у двудольных) колленхимой. Во внутреннем, пограничном с центральным цилиндром слое — *эндодерме* — обычно накапливаются крахмальные зерна, и тогда он превращается в так называемое *крахмалоносное влагалище*. Крахмальные зерна под действием силы тяжести могут оседать в клетках. Благодаря этому эндодерма играет важную роль в геотропической реакции стеблей.

По периферии центрального цилиндра в *перицикле* расположена склеренхима. Склеренхимные волокна образуют сплошной слой или собраны около проводящих пучков, снаружи от первичной флоэмы. Главный элемент центрального цилиндра — проводящие пучки. Они образуются из прокамбиальных тяжей и состоят из первичных ксилемы и флоэмы. Дифференциация прокамбия проходит центростремительно: флоэма формируется от внешней стороны пучка к его центру, а ксилема — навстречу ей. Прокамбий может полностью превратиться в первичные проводящие комплексы, образовав закрытый коллатеральный пучок (у однодольных), или сохранившиеся клетки в центре пучка форми-

руют камбий. Такие открытые пучки характерны для двудольных растений. Работа камбия обеспечивает формирование вторичных ксилемы и флоэмы.

Прокамбий представляет собой эмбриональную фазу в развитии первичной проводящей системы. Поэтому расположение прокамбия в значительной степени предопределяет ее строение. Если прокамбий образует сплошной полый цилиндр, то из него формируются вложенные друг в друга цилиндры ксилемы и флоэмы (у некоторых хвойных и двудольных). Если же прокамбий состоит из отдельных тяжей (у большинства однодольных, многих двудольных и хвойных), то возникающие первичные проводящие ткани сохраняют такое же пучковое строение. Прокамбий возникает у основания листового зачатка, и его развитие идет в двух направлениях: к верхушке листового зачатка и вниз по стеблю, где он причленяется к тяжам, возникшим ранее. В той же последовательности идет и дифференциация флоэмы и ксилемы. Обычно раньше образуются элементы флоэмы, затем ксилемы. Проводящие пучки располагаются в паренхиме центрального цилиндра.

В центре стебля развивается хорошо заметная сердцевина. Паренхимные тонкостенные клетки сердцевинны нередко разрыхляются, отмирают и заполняются воздухом, тогда вся ткань кажется белой (у подсолнечника, кукурузы, бузины). Иногда сердцевина отмирает очень рано, когда удлинение междоузлий еще не закончилось. Это влечет за собой разрыв сердцевинны и образование полого стебля. Образовавшаяся полость прерывается перегородками только в узлах. Такие стебли характерны для большинства злаков (соломина), зонтичных (дудчатый стебель), тыквенных.

Анатомия осевых органов растения (корня и стебля) имеет в первичном строении ряд общих черт (радиальная симметрия, открытая система роста, система меристем, блоки тканей первичной коры и центрального цилиндра). Однако разница в условиях среды и функциях определила их различия: эпидерма, защищающая стебель от испарения, вместо эпиблемы; обилие механических тканей в первичной коре и перицикле, обеспечивающих прочность, появление паренхимной сердцевинны.

Первичное строение стебля сохраняется у однодольных растений в течение всей жизни, а у двудольных и голосеменных — лишь в ранние фазы его развития.

### **6.2.2. Строение стебля однодольных растений.**

Для стеблей однодольных растений характерно резко выраженное пучковое строение: многочисленные закрытые (без камбия) проводящие пучки рассеяны по всей толще стебля. Пробковый камбий также не образуется, вследствие чего у однодольных растений нет перидермы.

Первичная кора однодольных растений развита слабо, преимущественно паренхимная. Часто здесь развивается и склеренхима. Клетки эндодермы обычно не отличаются от остальных клеток коры, но иногда имеют пятна Каспари на радиальных стенках или подковообразные утолщения. При сильной редукции

первичной коры склеренхимный перицикл превращается в субэпидермальные тяжи (как в стеблях злаков).

За исключением древовидных агавовых и драценовых, вторичное утолщение однодольным растениям несвойственно (отсутствие камбия). Большая толщина стеблей некоторых однодольных (например, пальм) объясняется деятельностью апикальной меристемы. По мере развития растения она сильно увеличивается в объеме и строит все более мощный стебель. Как только она достигнет наибольшего постоянного размера, диаметр стебля становится постоянным и он приобретает форму правильного цилиндра.

Стебель кукурузы имеет типичное для однодольных растений строение. Стебель покрыт эпидермой, в которой имеются устьица. Под эпидермой находится тонкий слой хлорофиллоносных паренхимных клеток первичной коры. Далее расположен центральный цилиндр. Он начинается перициклом, состоящим из склеренхимы. Кольцо перициклических волокон обеспечивает механическую прочность, местами они примыкают к эпидерме, т.к. первичная кора в стебле кукурузы развита слабо. Основная часть центрального цилиндра представляет собой паренхиму, пронизанную проводящими пучками. Структурно обособленной сердцевины нет.

В стеблях большинства злаков паренхима междоузлий разрушается в процессе роста и образуется крупная центральная полость. Формируется особый тип стебля – соломина – с полыми междоузлиями и узлами, выполненными паренхимой, где сливаются пучки, идущие из листьев, пазушных почек и вышележащих междоузлий.

В соломине ржи, пшеницы и других злаков проводящие пучки оттеснены к периферии, где располагаются в шахматном порядке.

Стебли однодольных растений характеризуются: первичным строением в течение всей жизни; начинаем лишь первичное покровной ткани – эпидермы; слабо выраженной первичной корой; пучковым строением центрального цилиндра; разбросанным расположением коллатеральных проводящих пучков; отсутствием в пучках камбия (пучки закрыты).

### **6.2.3. Строение стебля двудольных травянистых растений.**

На ранних этапах развития стебля двудольных имеет первичное строение. В результате деятельности первичных меристем конуса нарастания формируется эпидерма, первичная кора, центральный цилиндр и сердцевина.

*Эпидерма* стебля имеет небольшое число устьиц, обычно покрыты кутикулой. Под эпидермой находится ткани *первично коры*. Наружный слой ее (экзодерма) часто образован колленхимой, которая располагается либо сплошным кольцом, как у подсолнечника, либо отдельными участками. У растений с ребристыми стеблями (тыква) колленхима заполняет выступы стебля. В тонких стеблях колленхима обычно уголковая, в стеблях с активным вторичным утолщением – пластинчатая. Основная часть первичной коры (мезодерма) сложена хлоренхимой и паренхимой. Здесь могут развиваться воздухоносные полости и вместилища выделений. Клетки внутреннего слоя первичной коры (эндодермы)

обычно заполнены крупными крахмальными зернами (крахмалоносное влагалище).

*Центральный цилиндр* состоит из перицикла и проводящей системы. *Сердцевина* – из паренхимы, которая часто разрушается а на ее месте образуется воздухоносная полость. Перицикл представлен одним или несколькими рядами склеренхимы или отдельными ее тяжами. Проводящая система междоузлий у двудольных и хвойных имеет вид полого цилиндра, который разделяет наружную и внутреннюю основную паренхиму на первичную кору и сердцевину. Проводящие пучки, составляющие этот цилиндр, разделены более или менее широкими прослойками межпучковой паренхимы, которые связывают сердцевину и первичную кору. Прослойка межпучковой паренхимы называется сердцевинным лучом. У большинства двудольных на поперечном срезе центрального цилиндра пучки расположены кольцом.

У двудольных растений в отличие от однодольных не все клетки прокамбия превращаются в первичную ксилему и первичную флоэму. Слой клеток прокамбия между ними сохраняет способность к делению и превращается во вторичную образовательную ткань — камбий, который делится, откладывая внутрь элементы вторичной ксилемы, а к периферии — вторичной флоэмы. Пучки двудольных растений открытые, благодаря работе камбия пучок растет, диаметр его увеличивается. Деятельность камбия обеспечивает возникновение вторичных элементов в стебле, т. е. переход от первичного к вторичному анатомическому строению.

Вторичное строение характерно для всех двудольных и хвойных растений — трав и деревьев. Разнообразие типов строения обусловлено, прежде всего, расположением проводящих тканей, которое определяется заложением прокамбия и деятельностью камбия.

#### **6.2.4. Основные типы вторичного строения стебля двудольных растений.**

Прокамбий в процессе дифференциации конуса нарастания закладывает-ся в виде тяжей. Если тяжи разделены достаточно широкими рядами паренхимы, то формируется пучковое или переходное строение стебля; если тяжи прокамбия сближены настолько, что сливаются в цилиндр, то формируется непучковое (сплошное) строение.

*Пучковое* строение стебля встречается у некоторых травянистых растений (укроп, клевер, лютик, горох, люцерна). Заложенные в конусе нарастания прокамбиальные тяжи располагаются в один круг по периферии центрального цилиндра. Каждый прокамбиальный тяж превращается в открытый коллатеральный пучок, состоящий из первичной ксилемы, первичной флоэмы и полосы камбия между ними. Клетки камбия, делясь, дают новые(вторичные) элементы проводящего пучка: внутрь — ксилему, к периферии — флоэму. При этом наиболее молодые участки флоэмы и ксилемы примыкают к камбию, а более старые отодвигаются к периферии пучка. Самые крайние положения займут первичные флоэма и ксилема. Проводящие пучки разделены широкими межпучковыми зонами и окружают сердцевину. У таких растений, как водяные лю-

тики, вторичный прирост стебля незначителен. Камбий откладывает небольшое число клеток вторичной ксилемы и вторичной флоэмы и быстро замирает. Стебель почти не утолщается. Такой тип строения характерен в основном для болотных и водных растений, не нуждающихся в мощной водопроводящей системе (белозор, кубышка). Но у большинства растений камбий работает активно и диаметр пучков значительно увеличивается. Деятельность пучкового камбия стимулирует паренхиму, разделяющую пучки, которая начинает делиться. Пучковая и межпучковая меристемы смыкаются и образуют сплошное камбиальное кольцо, деятельность которого обеспечивает равномерное утолщение стебля. Если пучковый камбий дает элементы вторичных ксилемы и флоэмы, то межпучковый камбий производит паренхиму (у укропа, звездчатки злаковидной и др.). Отчетливое пучковое строение сохраняется у этих растений в течение всей жизни стебля.

Пучковое строение стебля может с возрастом смениться непучковым, сплошным. Таким *переходным* строением отличаются стебли подсолнечника, георгины, клеветины, петрушки и др. Вначале стебель формируется так же, как у клевера, но межпучковый камбий откладывает не паренхиму, а ксилему и флоэму. Формируются добавочные проводящие пучки.

*Непучковое строение* свойственно стеблям многих трав (лен) и деревьев (липа, яблоня и др.). В конусе нарастания этих растений прокамбиальные тяжи настолько сближены, что образуют почти сплошной цилиндр (на поперечном срезе он имеет вид кольца). Прокамбиальный цилиндр (кольцо), дифференцируясь, дает к центру цилиндр первичной ксилемы, к периферии — цилиндр первичной флоэмы, а между ними образуется камбиальный цилиндр.

Вторичные изменения связаны с работой камбия. Клетки камбия делятся параллельно поверхности стебля, при этом внутрь откладывается в 10...20 раз больше клеток, чем наружу. Внутрь камбий формирует элементы вторичной ксилемы (древесины), наружу откладывается вторичная флоэма (луб). Местами камбий откладывает в обе стороны паренхимные клетки сердцевинных лучей.

Особенности непучкового строения стеблей трав можно рассмотреть на примере стебля льна.

Травянистая структура выработалась у растений с появлением чередования времен года. Основной принцип травянистости заключается в усилении паренхиматизации. Образование обильной живой паренхимы позволяет быстро откладывать вещества, возникающие в процессе фотосинтеза. Периодическое наступление неблагоприятных условий угнетает камбиальную деятельность, происходит ослабление или даже прекращение разрастания сосудисто-волокнистых пучков в толщину.

Стебли двудольных растений в отличие от стеблей однодольных характеризуются: вторичным строением, очень рано возникающим вслед за первичным; развитием кроме эпидермы вторичных покровных комплексов — перидермы и корки; развитой первичной корой, дифференцированной на хлорофиллоносные колленхиму (в экзодерме), паренхиму (в мезодерме) и крахмалоносное влагалище (эндодерма); пучковым или непучковым (сплошным) строением;



правильным расположением коллатеральных или биколлатеральных проводящих пучков; наличием камбия (пучки открытые).

#### **6.2.5. Строение стебля многолетнего древесного растения.**

Стебли двудольных древесных растений (яблони, липы, дуба и др.) имеют типичное непучковое строение. Если у трав все клетки камбия к осени превращаются в клетки постоянных тканей, то в древесных стеблях камбий функционирует в течение всей жизни. Многолетняя деятельность камбия и определяет особенности структуры ствола дерева и стеблей кустарника.

Массовый транспорт веществ в стволе идет по молодым слоям луба и древесины, расположенным около камбия. Луб теряет эту способность к проведению веществ обычно через год (после перезимовки), древесина служит дольше — несколько лет. На смену стареющим тканям камбий откладывает молодые деятельные. Основная масса ствола состоит из мертвых клеток и не принимает непосредственного участия в транспорте. Однако нефункционирующие ткани имеют громадное значение: древесина поддерживает колоссальную тяжесть кроны, а мертвые ткани коры защищают внутренние жизнедеятельные ткани.

Рассмотрим строение ствола дерева на примере липы. Образующийся из почки в процессе весеннего роста побег липы покрыт эпидермой. На поперечном срезе его заметны сердцевина с примыкающей к ней первичной ксилемой и очень рано возникающие сплошные слои вторичной ксилемы, камбия, флоэмы и первичной коры. Однако уже летом под эпидермой формируется перидерма, образуются чечевички. С образованием перидермы, заканчивающимся к осени, клетки эпидермы отмирают. Остатки их сохраняются на поверхности стебля несколько лет. Под перидермой у дву- трехлетней ветви липы находятся кора (первичная и вторичная), камбий, древесина и сердцевина.

Первичная кора начинается клетками пластинчатой хлорофиллоносной колленхимы, затем идут хлоренхима и паренхима. Крахмалоносное влагалище выражено нечетко. К первичной коре примыкает перицикл. Над флоэмными участками он состоит из небольших групп одревесневших волокон склеренхимы.

Благодаря деятельности камбия происходят глубокие вторичные изменения. Камбий наращивает внутрь мощные слои вторичной ксилемы (древсины). Наружу камбий образует широкий слой вторичной коры, которая состоит из флоэмы (луба) и сердцевинных лучей, которые служат для передвижения веществ в радиальном направлении. К осени в них откладываются крахмал и масло, расходуемые весной. По мере нарастания коры и древесины из камбия один за другим возникают новые сердцевинные лучи (вторичные). Длина каждого луча зависит от его возраста.

Флоэма липы неоднородна. Камбий откладывает чередующиеся полосы — твердого (лубяные волокна) и мягкого (тонкостенные живые элементы) луба. Мягкий луб состоит из ситовидных трубок с клетками-спутницами и лубяной

паренхимы. Вторичная кора (от камбия до эндодермы) вместе с первичной образуют кору стебля. На срезе дерева кора занимает незначительную площадь.

Кора липы легко отделяется от ствола, особенно весной, когда начинается сокодвижение и клетки камбия, лежащие глубже, интенсивно делятся. По камбию снимают с липы кору, которую раньше использовали для плетения лаптей (лыко), изготовления коробов, коробок- лубянок, кровли и т.д.

Камбий расположен между корой и глубже лежащей древесиной. Клетки камбия делятся параллельно поверхности органа, образуя правильные радиальные ряды. За счет камбия стебель растет в толщину.

Внутри от камбия идет древесина, составляющая 9/10 объема ствола. Древесина (ксилема) включает сосуды (трахеи), трахеиды, древесинную паренхиму и древесинную склеренхиму (либриформ). Общая особенность всех элементов ксилемы — одревеснение клеточных стенок. Древесина характеризуется наличием годичных слоев (*годичных колец*), четко выделяющихся на поперечном срезе. Происхождение их связано с периодичностью в деятельности камбия. К зиме камбий вступает в период покоя. Весной, с началом сокодвижения в период распускания листьев, камбий активно делится, откладывая широкопросветные и тонкостенные крупные сосуды. К сосудам обычно примыкают клетки древесинной паренхимы. С приближением осени, когда деятельность камбия ослабевает, возникают узкопросветные сосуды и трахеиды, древесинные волокна. Отличия весенней и осенней древесины создают резкую границу между годичными кольцами. По числу годичных колец можно определить возраст дерева.

В центре стебля находится сердцевина, окруженная небольшим числом спиральных и кольчатых сосудов первичной ксилемы.

Древесина двудольных растений может быть *рассеянно-сосудистой*, если сосуды распределены более или менее равномерно по всему годичному кольцу, или *кольцесосудистой*, если широкопросветные сосуды сосредоточены в весенней древесине. Рассеянно-сосудистая древесина у яблони, груши, бука, березы, граба, тополя, клена; кольцесосудистая — у дуба, вяза, ясеня, каштана, шелковицы. Кроме этих двух крайних типов существуют промежуточные, например у липы. Кольцесосудистый тип древесины является, по-видимому, высокоспециализированным и встречается у сравнительно немногих видов, большинство из которых растет в северной умеренной зоне. Проведение воды в такой древесине происходит приблизительно в 10 раз быстрее, чем в рассеянно-сосудистой.

На ширину годичных колец в значительной степени влияют условия произрастания. У сосны и лиственницы, произрастающих на болоте, образуются такие узкие слои, что в возрасте 20...30 лет диаметр ствола не превышает 2 см. Влияют также погодные условия и затенение. Широкие кольца соответствуют благоприятным годам жизни, узкие — неблагоприятным. Анализ годичных колец позволяет установить колебания климатических условий за многие века. Во влажных тропиках, где не существует резкой смены времен года, годичные кольца не обнаруживаются, так как древесина нарастает равномерно.

**6.3. Возрастные изменения в стебле древесного растения.** У старых деревьев происходят изменения в строении стебля. Стволы их покрываются коркой. У яблони и груши корка образуется на 6...8-м году жизни, у липы — на 10...12-м, у дуба и сосны — в 25...36-летнем возрасте, у пихты — в 50-летнем. У некоторых древесных пород (платана, эвкалипта) корка не образуется. Толстая корка надежно предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных пожаров, резкой смены температур.

Возрастные изменения в древесине приводят к отмиранию всех ее живых элементов, морфологическим изменениям и накоплению консервирующих веществ. Расположенные в центре более старые годовичные слои ксилемы постепенно перестают выполнять свою проводящую роль. У многих лиственных пород (грецкий орех, шелковица, дуб, виноград) сосуды и трахеиды закупориваются тилами — выростами клеток древесной паренхимы, внедряющимися в полости сосудов, реже трахеид через поры. У некоторых древесных (вишня, клен, береза) тилы не образуются, но сосуды перестают функционировать, так как заполняются эргастическими веществами. У хвойных трахеиды перестают проводить воду с раствором минеральных веществ, так как каналы пор закрываются утолщенной частью замыкающей пленки — торусом. Полость трахеиды заполняется живицей — раствором смол в эфирных маслах.

Клетки древесной паренхимы сильно одревесневают, содержание воды в них снижается, постепенно эти клетки отмирают. Во всех элементах древесины происходит отложение консервирующих веществ, часто окрашенных. В результате этих изменений центральная часть ствола резко выделяется по окраске и твердости. Нефункционирующую ксилему называют *ядром*, а окружающую ядро более молодую функционирующую часть древесины — *заболонью*.

Возраст, в котором начинает формироваться ядровая древесина, различен у разных видов: у дуба — 9...10 лет, у сосны — 25...30 лет. Ядровая древесина может иметь очень красивую окраску — коричневую у дуба, желтую у бересклета и барбариса, оранжевую у ольхи, красную у красного дерева (цезальпинии бразильской), темно-красную у вишни и др. Благодаря красивой окраске и прочности ядровая древесина особенно ценится. Образование ядровой древесины повышает прочность ствола, обеспечивает надежную опору для увеличивающейся из года в год кроны дерева. Ядровая древесина содержит большое количество консервирующих веществ, препятствующих возникновению дуплистости, стойко противостоит бактериям и грибам.

У таких деревьев, как липа, бук, ель, пихта, ядро не образуется. Внутри от заболони расположена спелая древесина, не отличающаяся по окраске, но более сухая, не принимающая участия в проведении воды. Такие породы называются спелодревесными. Древесина липы очень мягкая, легко режется, изделия из нее недолговечны. В стволах ивы и тополя более старая древесина становится мягкой и легкой. Она почти не сопротивляется разрушительной деятельности грибов и бактерий. Паразитные грибы, проникая через трещины и поранения, легко разрушают центральную часть ствола, и в нем образуется дупло.

Образование ядровой древесины, а также корки на поверхности ствола имеет большое биологическое значение — они обеспечивают долголетие дерева.

### Вопросы для самоконтроля

1. Каково первичное анатомическое строение стебля? Какими тканями представлены первичная кора и центральный цилиндр?
  2. В чем анатомические отличия строения стебля двудольных и однодольных? Чем они обусловлены? Стебли каких растений сохраняют первичное анатомическое строение в течение всей жизни?
  3. Каковы характерные черты строения соломины злаков?
  4. Какие типы вторичного строения стеблей двудольных растений известны? Что обуславливает возникновение пучкового, сплошного, переходного типов строения стебля двудольных? 5.
- В чем основные отличия структуры травянистого стебля от древесного?
6. Какую роль выполняют сердцевинные лучи в стебле?
  7. С чем связано образование годичных колец? От чего зависит относительная величина годичного прироста?
  8. Что такое ядровая древесина и с какими процессами связано ее образование?

### Резюме.

Стебель - ось побега. Стебель характеризуется радиальной симметрией и неограниченным ростом в длину. Основные функции стебля - это опорная (механическая) и проводящая. Стебель с его узлами и междоузлиями, так же как и листья, пазушные почки и позже цветки, возникает из меристематической верхушки побега — его апекса. В результате деятельности первичных меристем апекса формируется первичное анатомическое строение стебля: эпидерма, первичная кора, центральный цилиндр и сердцевина. Прирост стебля в толщину включает его первичное и вторичное утолщение. Вторичное утолщение происходит за счет деятельности камбия. Строение стебля, сформировавшегося в результате деятельности первичных меристем апекса, называется первичным. Первичное строение стебля сохраняется у однодольных растений в течение всей жизни, а у двудольных и голосеменных — лишь в ранние фазы его развития.

Для стеблей однодольных растений характерно резко выраженное пучковое строение: многочисленные закрытые (без камбия) проводящие пучки рассеяны по всей толще стебля. Пробковый камбий также не образуется, вследствие чего у однодольных растений нет перидермы.

На ранних этапах развития стебля двудольных имеет первичное строение. На ранних этапах развития стебля двудольных имеет первичное строение.

Вторичное строение характерно для всех двудольных и хвойных растений — трав и деревьев. *Пучковое* строение стебля встречается у некоторых травянистых. Заложенные в конусе нарастания прокамбиальные тяжи располагаются в один круг по периферии центрального цилиндра. Пучковое строение стебля может с возрастом смениться непучковым — переходным и сплошным.

Стебли двудольных древесных растений имеют типичное непучковое строение. Многолетняя деятельность камбия и определяет особенности структуры ствола дерева и стеблей кустарника.

Древесина двудольных растений может быть *рассеянно-сосудистой*, если сосуды распределены более или менее равномерно по всему годичному кольцу, или *кольцесосудистой*, если широкопросветные сосуды сосредоточены в весенней древесине.

Стволы старых деревьев покрываются коркой. Возрастные изменения в древесине приводят к отмиранию всех ее живых элементов, морфологическим изменениям и накоплению консервирующих веществ. Клетки древесной паренхимы сильно одревесневают, содержание воды в них снижается, постепенно эти клетки отмирают. Во всех элементах древесины происходит отложение консервирующих веществ, часто окрашенных. В результате этих изменений центральная часть ствола резко выделяется по окраске и твердости. Нефункциональную ксилему называют *ядром*, а окружающую ядро более молодую функционирующую часть древесины — *заболонью*. У таких деревьев, как липа, бук, ель, пихта, ядро не образуется. Внутри от заболони расположена спелая древесина, не отличающаяся по окраске, но более сухая, не принимающая участия в проведении воды. Такие породы называются спелодревесными. Если ядро не образуется, то внутри от заболони расположена спелая древесина, не отличающаяся по окраске, но более сухая, не принимающая участия в проведении воды. Такие породы называются спелодревесными.

**Учебный модуль 2 "Морфология семенных растений"**  
**Модульная единица 3 "Вегетативные органы растений"**  
**Учебный элемент 7 "Лист. Морфология и анатомия листа. Метаморфозы побега"**

**Аннотация.** Лист. Части листа. Классификация листьев. Анатомическое строение листьев двудольных и однодольных растений. Зависимость строения листьев от экологических условий. Листопад.

Метаморфозы побега.

**Ключевые слова.** Лист. Онтогенез листа. Жилкование. Усики. Колючки. Филлодий. Кладодий. Филлокладий. Ловчие аппараты. Корневище. Клубень. Луковица. Клубнелуковица. Кочан.

**Вопросы лекции**

7.1. Лист.....	160
7.1.1. Общая характеристика листа. ....	160
7.2. Онтогенез листа.....	161
7.3. Морфология и классификация листьев.....	161
7.3.1 Морфология листьев .....	138
7.3.2. Классификация листьев .....	1
7.3.3. Жилкование.....	163
7.3.4. Формации листьев.....	163
7.4. Анатомия листа. ....	164
7.5. Старение листьев и листопад.....	166
7.6. Метаморфозы листа .....	167
7.6.1. Усики .....	167
7.6.2. Колючки .....	167
7.6.3. Филлодий .....	168
7.6.4. Ловчие аппараты .....	168
7.7. Метаморфозы побега .....	170
7.7.1. Колючки. ....	170
7.7.2. Усики .....	171
7.7.3. Кладодии и филлокладии. ....	172
7.8. Метаморфозы побегов как органы запаса, естественного и искусственного вегетативного размножения.....	172
7.8.1. Корневище.....	172
7.8.2. Клубень.....	174
7.8.3. Луковица .....	177
7.8.4. Клубнелуковица .....	179
7.8.5. Кочан .....	181

Вопросы для самоконтроля.....	181
Резюме. ....	181

## 7.1. Лист

### 7.1.1. Общая характеристика листа.

Лист — орган второго порядка побега. Для листа характерны следующие особенности. Он возникает экзогенно — из наружных слоев меристемы конуса нарастания стебля в виде листового бугорка. Физиологическая специализация листа приводит к значительному развитию у него ассимиляционной паренхимы (хлоренхимы). Для него (в отличие от стебля и корня) характерен ограниченный верхушечный рост. При этом продолжительность периода роста мала.

Лист — орган моносимметричный, так как обладает лишь одной плоскостью симметрии. Его характерная форма плоская, что делает лист бифациальным (с двумя поверхностями). Плоскость симметрии перпендикулярна к двум его поверхностям — верхней (брюшной, или вентральной) и нижней (спинной, или дорсальной).

У однодольных растений, у которых лист ориентирован вертикально, образуются унифациальные листья с одной поверхностью. Это происходит за счет своеобразного выклинивания верхней поверхности листа, в результате чего вся поверхность листовой пластинки является лишь нижней. Они могут быть в сечении округлые (лук, ситник) или уплощенные, но не в спинно-брюшной плоскости, а с боков (ирис)

Лист характеризуется (в отличие от стебля и корня, живущих долго, иногда сотни лет) коротким периодом жизни. У травянистых и листопадных древесных растений продолжительность жизни листа всего несколько месяцев; у вечнозеленых двудольных — обычно два-три года (хотя у самшита, лавра — пять-шесть лет); у хвойных — от трех до десяти лет.

Размеры листьев чаще колеблются в пределах 3...10 см, но могут достигать и нескольких десятков метров. Например, у бразильской пальмы — рафии смолистой лист имеет следующие размеры: длина черешка 4...5 м, длина листовой пластинки 20 м, ширина 12 м.

В ходе эволюции у различных групп растений лист возник неодинаково:

макрофильная линия эволюции — у большинства высших растений (папоротниковидные, голосеменные, покрытосеменные) лист образовался в результате уплощения и последующего срастания систем конечных боковых осей (теломов) ветвящегося вегетативного тела первичных наземных растений типа риниофитов. При этом была утрачена способность к длительному верхушечному росту и ветвлению. Только у папоротников листья, называемые вайями, способны к более длительному, чем у других растений, росту в длину;

микрофильная линия эволюции — у современных и ископаемых плауновидных листья возникли как экзогенные выросты осевых органов (энации).

Лист выполняет три главные функции: фотосинтез, газообмен и транспирацию. Кроме того, он может быть органом защиты (чешуи, колючки), при-



крепления к опоре (усики), запаса питательных веществ и воды, а также вегетативного размножения.

## 7.2. Онтогенез листа.

Внутрипочечная фаза развития листа начинается с заложения его в виде бокового выступа на апексе побега. Это листовой бугорок, из которого в дальнейшем развивается зачаток (примордий) листа. Первое время зачаток листа увеличивается в длину за счет роста верхушки и в ширину за счет краевого (маргинального) роста. При этом вследствие более активного роста со спинной стороны он изгибается по направлению к апексу побега. Однако у семенных растений апикальный рост быстро прекращается.

С момента разворачивания почки начинается внепочечная фаза развития листа, которая сопровождается у двудольных почти равномерным поверхностным ростом. Он происходит за счет многократного деления всех клеток зачатка листа и дальнейшего увеличения их размеров. Это приводит к увеличению поверхности листьев в десятки, сотни и даже тысячи раз.

После прекращения роста всей поверхности происходит дифференциация клеток меристемы в постоянные ткани, но в основании листа остается интеркалярная меристема, за счет деятельности которой лист продолжает расти еще некоторое время, т. е. в это время он растет своим основанием. У некоторых растений интеркалярный рост продолжается довольно долго (амариллис, кливия, агпантус). Но наиболее длительным (до 100 лет) интеркалярным ростом обладают листья вельвичии удивительной.

## 7.3. Морфология и классификация листьев.

**7.3.1. Морфология листьев.** Взрослый лист обычно расчленен на пластинку или несколько пластинок (у сложных листьев), черешок и основание. Часто при основании бывают прилистники.

*Пластинка* — расширенная плоская, наиболее важная часть типичного листа, так как именно здесь идет процесс фотосинтеза. У многих растений между основанием листа и пластинкой развивается черешок.

*Черешок* — узкая стеблевидная часть между пластинкой и основанием. Он служит для ориентировки листа по отношению к свету, а также ослабляет удары по листовой пластинке дождя, града, ветра. Листья с черешками называют черешчатыми, без черешков — сидячими.

*Основание* — базальная часть листа, сочлененная со стеблем. Иногда оно почти незаметно или имеет вид небольшого утолщения (листовая подушечка). У многих растений основание сильно разрастается в длину и ширину, охватывая в виде замкнутой или незамкнутой трубки междоузлие или его часть. Такое разросшееся основание называют листовым влагалищем. Оно особенно характерно для однодольных (семейства Лилейные, Осоковые, Мятликовые) и двудольных (семейство Сельдерейные).

*Влагалище* защищает пазушные почки и молодые, долго растущие основания междоузлий, где сохраняется интеркалярная меристема. У лука- порея,

кринума, гемантуса Катарины, бананов и других растений влагалища листьев, охватывая друг друга, образуют ложный стебель (у бананов высотой до 3...4 м).

Часто у листьев встречаются также прилистники.

*Прилистники* — это парные боковые выросты основания листа. Обычно они расположены по обеим сторонам черешка. Как правило, прилистники развиваются раньше, чем пластинка, и защищают листья в почке (липа, осина, береза, яблоня, черемуха, фикус), а при раскрывании почки они сбрасываются. Иногда прилистники сохраняются длительное время и несут функцию фотосинтеза (горох, фиалка трехцветная). У гречишных прилистники срастаются и образуют так называемый раструб.

**7.3.2. Классификация листьев.** По существующей классификации листья делят на простые и сложные. У *простых* листьев одна листовая пластинка. Они или не опадают (у травянистых растений), или имеют при опадении одно сочленение между черешком и стеблем (деревья, кустарники).

У сложных листьев (рябина, шиповник, карагана и др.) имеется нескольких листовых пластинок (листочков), каждая из которых имеет свой черешочек, сидящий на общей оси — рахисе. При листопаде у деревьев и кустарников сложный лист распадается на части: сначала опадают листочки, затем рахис. В зависимости от расположения листочков различают перисто- и пальчато- сложные листья. В первом случае листочки располагаются по сторонам рахиса. Если рахис завершается на верхушке непарным листочком, лист называется непарноперистосложным, при его отсутствии — парноперистосложным. По степени разветвления рахиса различают дважды- и триждыперистосложные листья. У пальчато- сложных листьев листочки расходятся радиально от общего черешка. Частный случай сложного листа — тройчатый лист, состоящий из трех листочков (клевер, люцерна). У пальчатосложных и тройчатосложных листьев рахиса нет. При характеристике листовой пластинки принимают во внимание целый ряд признаков: общие очертания (контуры) листа, форму основания и верхушки, форму края, жилкование, характер поверхности, консистенцию и другие признаки.

Листовая пластинка может быть цельной или расчлененной (пальчато или перисто). В зависимости от глубины расчленения выделяют лопастные, раздельные и рассеченные простые листья или листочки сложного листа. При этом части листовой пластинки у лопастного листа называют лопастями, у раздельного — долями, у рассеченного — сегментами. Если у непарноперисторассеченного листа конечный сегмент значительно крупнее боковых, то лист называют лировидным (гравилат); если крупные сегменты чередуются с мелкими — прерывистоперисторассеченным (картофель).

Встречаются дважды-, трижды- и многократно расчлененные листовые пластинки (Лютиковые, Сельдерейные). Сильная изрезанность листовой пластинки дает возможность при большой поверхности предохранить лист от разрыва ветром и дождем без образования мощной механической ткани. Нерасчлененные крупные листовые пластинки в старости оказываются разорванными (банан).

### 7.3.3. Жилкование.

Термин "жилка" применяют к проводящему пучку или группе тесно сближенных пучков. Жилки выполняют проводящую и механическую функции. По ксилеме в лист поступают вода и минеральные соли; по флоэме из листа оттекают выработанные в нем органические вещества. Жилки создают опору для паренхимы листа и предохраняют листовые пластинки от разрывов. Жилки, входящие в пластинку из стебля через основание и черешок, называют главными. От них берут начало боковые жилки второго и последующих порядков. Между собой жилки соединяются сетью мелких поперечных жилок — анастомозов. Через листовую пластинку может проходить лишь одна неветвящаяся жилка (плауны, хвощи, большинство хвойных).

*Дихотомическое* жилкование (главная жилка ветвится вильчато) свойственно большинству папоротниковидных, а из голосеменных — гинкго. При этом анастомозы отсутствуют, а окончания жилок подходят к краю листовой пластинки.

*Параллельное и дуговидное* жилкование характерно для однодольных. При этом от основания листа в пластинку вступает ряд жилок сравнительно одинакового размера, которые пронизывают пластинку параллельно (злаки, амариллис, кливия) или дугообразно (ландыш, тюльпан, гемантус). Характерно, что на протяжении пластинки продольные жилки соединяются перемычками — анастомозами, идущими косо или в поперечном направлении. Они дают возможность при частичных разрывах пластинки листа проводить воду и органические вещества обходным путем в участки, лежащие выше места разрыва.

Перистое или пальчатое жилкование характерно для двудольных. При *перистом* жилковании из стебля в лист идет только одна жилка, сильно разветвляющаяся в пластинке. При *пальчатом* — из черешка выходит несколько равных жилок и каждая из них разветвляется. В обоих случаях более мелкие разветвления жилок всегда соединяются друг с другом перемычками.

Жилкование — важный признак в систематике растений, так как оно дает возможность судить о том, на какой ступени эволюции находится растение.

### 7.3.4. Формации листьев.

В пределах побега листья неодинаковы. При выращивании растения из семени первыми появляются листья зародыша — семядоли (они обычно очень простых очертаний). Затем в средней части побега развиваются *срединные листья*, которые окрашены в зеленый цвет, так как несут функцию ассимиляции. Они характеризуются наибольшими размерами и степенью расчлененности листа — на основание с прилистниками, черешок и листовую пластинку.

*Верховые* листья развиваются в области соцветия. Это кроющие листья цветков — прицветники. Они недоразвиты и слабо расчленены. Консистенция часто пленчатая, окраска зеленая. Нередко верховые листья выполняют дополнительную функцию — привлечение насекомых-опылителей, тогда их окраска ярко-белая, розоватая, красная, сиреневая и др.

Боковые побеги развиваются из пазушных почек. Почki снаружи защищены низовыми листьями — почечными чешуями. По форме они очень просты, так как представляют собой широкое основание листа, обычно лишенного пластинки, черешка и прилистников.

*Низовые* листья вначале бесцветные, при старении становятся коричневыми, при отмирании — черными. Они приспособлены для выполнения функции защиты. В них (например, в луковичных чешуях лилии) могут также откладываться запасные вещества.

*Разнолистность* (гетерофиллия) — в широком смысле это различие в форме, размерах и структуре листьев на одном растении. Описанные выше формации листьев — проявление гетерофиллии. В более узком смысле гетерофиллия — различия между листьями срединной формации в пределах растения, как правило, связанные с влиянием внешней среды. Гетерофиллия особенно хорошо выражена у водных растений (стрелолист, поручейник, водяной лютик). Подводные листья у них лентовидные или многократно нитевидно рассеченные, надводные — цельные или лопастные.

#### 7.4. Анатомия листа.

Эпидерма сохраняется на листе в течение всей его жизни. Клетки эпидермы плотно соединены друг с другом. Этому способствуют их извилистые очертания. Плотность эпидермы связана с ее ролью — защитой от излишней потери воды и обеспечением механической опоры. Эпидерма — прочный и упругий футляр листа. По краям пластинки и в глубине выемок листа клетки кожицы имеют особенно сильно утолщенные стенки. Структура стенок клеток эпидермы сильно варьирует. Наиболее общие черты — наличие в них кутина и кутикулы на поверхности. Что касается толщины стенок, то у ксероморфных растений наружная стенка эпидермы очень толстая, одревесневшая, а у растений влажных местообитаний стенки могут быть относительно тонкими. В клетках эпидермы обычно хлоропластов нет, они есть в замыкающих клетках устьиц. Устьица чаще располагаются на нижней стороне листа, но могут встречаться и на обеих сторонах или только на верхней (у некоторых водных растений с плавающими листьями). Обычно они распределены более или менее равномерно, но на вытянутых листьях однодольных — в виде правильных рядов между жилками, а их щели ориентированы вдоль оси листа. У ксероморфных растений устьица погруженные, у обитающих в воде — выступающие над эпидермой.

Основная паренхима, заключенная между верхней и нижней эпидермами, — это *мезофилл* листа, или ассимиляционная паренхима (хлоренхима). Мезофилл в типичном случае дифференцирован на *палисадную (столбчатую)* и *губчатую паренхимы*. К эпидерме верхней стороны листа примыкают клетки палисадной паренхимы. Это наиболее высокоспециализированная ткань, приспособленная к выполнению функции фотосинтеза. Число рядов составляющих ее клеток один — три и более. Это длинные цилиндрические клетки, расположенные перпендикулярно поверхности листа и соответственно параллельно солнечным лучам. Между ними есть межклетники для газообмена и транспирации.

Вследствие этого мезофилл имеет очень большую поверхность — она называется внутренней поверхностью листа и во много раз превышает его наружную поверхность. Стенка клеток тонкая, целлюлозная; в постенном слое цитоплазмы имеются многочисленные хлоропласты, расположенные в один слой. При чрезмерном освещении хлоропласты собираются на вертикальных стенках и затеняют друг друга; при недостатке света перемещаются на горизонтальные стенки. В дневные часы хлоропласты собираются также у той части стенки, которая прилегает к межклетнику, т. е. поближе к диффундирующему в клетку  $\text{CO}_2$ , который растворяется в воде стенки.

Под эпидермой нижней части листа располагается губчатая паренхима. Это рыхлая ткань, состоящая из двух — семи слоев клеток разнообразной неправильной (лопастной) формы с крупными межклетниками, подходящими к устьицам эпидермы. Эта ткань выполняет функции газообмена и транспирации, хотя участвует и в фотосинтезе. Число хлоропластов в ее клетках в 2...6 раз меньше, чем в клетках палисадной ткани. С этим часто связана разная окраска листа: сверху он ярко-зеленый, нижняя сторона вследствие содержания меньшего числа хлоропластов и обилия воздухоносных межклетников бледно-зеленая.

У ксерофитов и листьев, растущих под острым углом к стеблю, палисадная ткань часто располагается по обеим сторонам листа, а губчатая — сильно редуцирована или отсутствует. В этом случае лист — изолатеральный, т. е. обе стороны его одинаковы.

Проводящая система в листьях представлена *жилками*, которые ветвятся в пластинке. В жилке может быть один или несколько проводящих пучков. Большинство пучков закрытые, лишь более крупные — открытые, но камбий работает слабо. Обычно камбиальная активность сильнее выражена у вечнозеленых растений (камелия). В черешке может быть несколько коллатеральных пучков, расположенных в виде кольца (платан), или одиночные разных типов: коллатеральный (бересклет, камелия), биколлатеральный (тыква), концентрический (цитрусовые).

В проводящих пучках листовой пластинки ксилема обращена к верхней поверхности листа. В пучках, за исключением самых мелких, имеются трахеи, а во флоэме — ситовидные трубки. В мелких пучках трахеи сменяются трахеидами, во флоэме — паренхимными клетками. Окончания жилок листа состоят обычно из одной-двух трахеид (простые пучки). Проводящие пучки не примыкают к клеткам мезофилла. Обычно они окружены обкладкой из паренхимы — окаймляющей паренхимой. Иногда к ней присоединяется также склеренхима. Наличие обкладки увеличивает область контакта между мезофиллом и проводящими элементами ксилемы и флоэмы. Крупные проводящие пучки погружены в паренхиму и отделены от мезофилла. Мелкие жилки проходят в толще мезофилла обычно под клетками палисадной паренхимы, т. е. в верхнем слое губчатой паренхимы. Мелкие проводящие пучки пронизывают мельчайшие подразделения мезофилла и свободно (слепо) там заканчиваются. Они обычно также окружены слоем плотно сомкнутых паренхимных клеток обкладки.

Опорные структуры листа. В листьях с плоскими пластинками нежный мезофилл укрепляется проводящей системой, которая пронизывает пластинки. У крупных жилок склеренхима иногда со всех сторон окружает жилку, иногда обрамляет ее с двух сторон. У двудольных под эпидермой над крупными жилками и часто по краю листа обычно располагается в виде тяжелой колленхима. В толще мезофилла встречаются склереиды и астросклереиды. В листьях однодольных образуется много склеренхимы в виде обкладки проводящих пучков и в виде обособленных тяжей (пальмы). Тяжи склеренхимы и пучки образуют балки, пересекающие толщу пластинки (ковыль).

Своеобразное строение имеют листья хвойных растений (хвоя). У хвои сосны защитный покров состоит из двух слоев: эпидермы и гиподермы. Эпидерма покрыта толстым слоем 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 двух-трех рядов клеток с менее утолщенными одревесневающими стенками. Она выполняет также водозапасающую и механическую функции. Под гиподермой находится мезофилл, состоящий из клеток, стенки которых образуют складки, заходящие в полость клетки (*складчатая паренхима*). Это значительно увеличивает площадь прилегающего к стенке слоя цитоплазмы с хлоропластами, а, следовательно, и фотосинтезирующую поверхность. Складчатую паренхиму пронизывают смоляные ходы.

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

Между проводящими пучками расположена склеренхима. Остальное пространство центральной части занято трансфузионной тканью, которая обеспечивает связь пучков с мезофиллом.

## 7.5. Старение листьев и листопад.

После достижения предельных размеров листья довольно быстро стареют и отмирают. Видимый признак старения листа — пожелтение или покраснение, связанное с разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов и антоциана. В связи с преобладанием распада, а не синтеза из тканей старых листьев оттекают органические вещества (углеводы, аминокислоты) — лист как бы опустошается. Одновременно в них накапливаются некоторые соли, особенно много кристаллов оксалата кальция.

У однодольных и травянистых двудольных лист обычно отмирает и разрушается постепенно, оставаясь на стебле. У деревьев и кустарников старые листья опадают. Массовое опадение листьев называют листопадом. Ему предшествует образование вблизи основания листа отделительного слоя, который состоит из легко мацерирующейся паренхимы. По нему лист и отделяется от стебля. Предварительно сосуды жилок (листовых следов) закупориваются тил-

лами, а ситовидные трубки — каллезой. Некоторое время лист еще держится на жилках. Но скоро они разрываются под действием тяжести листа и порывов ветра. После опадения на месте отделения листа от стебля остается листовой рубец, защищенный пробкой.

**7.6. Метаморфозы листа.** У многих растений можно наблюдать различные метаморфозы листьев.

**7.6.1. Усики** — это нитевидные органы, чувствительные к прикосновению и приспособленные для лазания. У многих лазающих лиан часть листа или весь лист превращены в усики.

У видов вик, чечевицы и гороха посевного в усики видоизменены верхняя часть рахиса и соответственно три—семь листочков. У чины безлистной редуцируются все листочки, рахис представляет собой единственный усик, а функцию фотосинтеза выполняют два крупных листовидных прилистника. У многих чин редукция части листочков компенсируется крыловидными фотосинтезирующими выростами, образующимися на черешках и стеблях.

**7.6.2. Колючки** свойственны растениям, обитающим в сухом и жарком климате, хотя нередко они и у растений других климатических зон. Они выполняют две основные функции: уменьшают испаряющую поверхность надземной части растений и защищают стебли, стволы и молодые листья от поедания животными. Кроме того, некоторые пальмы-ротанги с их помощью прикрепляются к опоре.

Метаморфоз всего листа или какой-либо его части в колючку свойственен видам многих семейств. Листья, полностью метаморфизированные в колючку, типичны, например, для кактусов, широко распространенных в пустынях, полупустынях, каатинге и саванне Центральной и Южной Америки. Почти все кактусы — стеблевые суккуленты с превращенными в колючки листьями. Длина колючек 0,1...25 см.

Колючки кактусов в ночные часы выполняют еще одну функцию — они конденсируют водяные пары из воздуха. Происходит это следующим образом. На одревесневших колючках и волосках кактусов в ветреную погоду накапливаются электрические заряды, которые притягивают к себе из воздуха капельки воды. Таким образом, колючки способствуют конденсации водяного пара в атмосфере. В тех климатических зонах, в которых по ночам отмечается образование туманов (например, в прибрежных пустынях Чили), кактусы, на 95% состоящие из воды, в состоянии успешно развиваться, даже если годами не выпадают дожди.

Колючкой может становиться рахис сложных листьев после опадения листочков. Таково происхождение колючек, например, у эспарцетов, трагакантовых астрагалов, некоторых сибирских караган. Колючки некоторых листопадных растений образуются из прилистников (например, у представителей видов акации, молочаев, диоскорей, а также робинии, унаби, держи-дерева и др.). Ко времени опадения черешка прилистники-колючки одревесневают и впоследствии защищают растения от животных. Иногда колючки одревесневают раньше. Так, у робинии колючки становятся твердыми еще при зеленом листе (у

третьего листа сверху). При опадении листа между колючками- прилистниками четко виден листовой рубец.

Крупные (длиной до 5 см) полые острые колючки некоторых растений тропиков (акации- корнигера, акации- флейты и др.) служат жилищем для муравьев, которые активно защищают листья растения от муравьев- листорезов. Благодаря небольшому отверстию на верхушке колючки акации- флейты при порывах ветра возникает свистящий звук, что и получило отражение в названии растения.

У многих видов барбариса листья удлинённых побегов превращены в колючки.

**7.6.3. Филлодий** — это метаморфоз черешка или основания листа в образование, подобное плоской листовой пластинке, выполняющей функции фотосинтеза. Филлодии характерны для многих видов, так называемых филлодийных акаций, обитающих в опустыненных саваннах на юго- западе Австралии, где сухой период длится восемь—десять месяцев. Для филлодийных акаций характерна экологическая гетерофиллия. Одни из листьев — мезоморфные, с тонким черешком и крупной дважды перистосложной пластинкой, многочисленные и нежные листочки которой могут функционировать только в периоды с достаточным увлажнением. При наступлении жары и засухи они засыхают и функции фотосинтеза выполняют другие листья, представленные длительно живущими филлодиями — метаморфизированными черешками, имеющими ксероморфную структуру. Филлодий похожи на листья с цельной пластинкой, плотной, кожистой, даже твердой, иногда покрытой смолистыми веществами. Метаморфоз черешка в филлодий свойствен некоторым чинам Южной Европы и Кавказа.

**7.6.4. Ловчие аппараты** насекомоядных растений. У некоторых видов покрытосеменных все листья особи или часть из них метаморфизированы в ловчие аппараты. Растения этих видов автотрофные, но наряду с этим при помощи ловчих аппаратов они используют богатую азотом и фосфором органическую пищу, переваривая животных.

Строение ловчих аппаратов разнообразно, при этом у растений одних видов они неподвижны, у других — обладают способностью к движению при захвате и переваривании добычи.

Большинство видов рода непентес — лианы, обитающие на болотистых почвах в дождевых лесах тропической Азии.

У взрослых растений развиваются длинные цепляющиеся побеги. В пределах каждого побега листья различаются: одни выполняют только функции фотосинтеза — они крупные, кожистые, узколанцетные, с усиковидной верхушкой, другие — метаморфизированы и имеют ловчие аппараты.

Нижняя часть метаморфизированных листьев подобна фотосинтезирующим — это уплощенное, имеющее вид пластинки основание листа (филлодий). Тонкая цилиндрическая часть, выполняющая функцию усика (она закручивается вокруг ветвей других растений), — черешок. Нижняя часть пластинки листа превращена в цилиндрический или кувшиновидный ловчий аппарат, который



благодаря черешку- усику подвешен в воздухе. У молодых кувшинов устье (отверстие) плотно закрыто крышечкой (это верхняя часть пластинки), у вполне развитых она несколько приподнимается, располагаясь под углом, и в дальнейшем остается неподвижной. Крышечка препятствует попаданию в кувшин дождевой воды; у многих видов ее край обрамляют острые длинные волоски, преграждающие путь в ловушку животным более крупным, чем те, на которых рассчитан ловчий аппарат.

Типичная длина кувшинов у большинства видов 10... 15 см, но может достигать и 30...50 см. Кувшины окрашены в яркие, часто контрастные тона, что делает их видными издалека. Желтовато- зеленоватый основной фон испещрен пурпурными, синеватыми, фиолетовыми пятнами; снаружи около устья они иногда темно- красные, а завернутый внутрь край бледно- голубой, розовый или лиловый.

Железистые клетки эпидермы на нижней стороне крышечки и у края выделяют нектар (приманку для насекомых), который обильно покрывает вздутый и часто бороздчатый край устья. Насекомые, сосущие нектар сначала по краю устья, переползают на внутреннюю поверхность кувшина, покрытую восковым налетом, выделяемым желёзками. Восковой налет двухслойный. Верхний слой состоит из черепитчато расположенных чешуек, которые прилипают к ножкам насекомых и, отрываясь от нижнего слоя, заставляют их скользить вниз. Выбраться из ловушки невозможно, так как стенка отвесная и скользкая, но если некоторые из них и добираются до верхней части кувшина, то натываются на ряды острых зубцов, направленных им навстречу.

Кувшины в нижней трети, а часто наполовину заполнены жидкостью (до 1...2л). Пищеварительные желёзки, находящиеся на стенке нижней части кувшина, выделяют протеолитический фермент непентесин и муравьиную кислоту, которая переводит фермент в активное состояние. Энергия переваривания белков у непентесов более высокая, чем у других насекомоядных растений: полная ассимиляция добычи происходит за 5...8 ч.

Разложение остатков насекомых происходит за счет деятельности бактерий, в результате чего кувшины издают гнилостный запах, привлекающий к растению новые жертвы.

У пузырчаток, насчитывающих около 250 видов и распространенных во всех частях света, ловчий аппарат снабжен клапаном, который закрывает попавшимся животным выход из ловушки.

В группу растений, ловчие аппараты которых обладают способностью к движению при захвате и переваривании добычи, входят жирянка, венерина мухоловка и росянка.

Росянки обитают на торфяных болотах космополитно во всех климатических поясах обоих полушарий. Росянка круглолистная — многолетнее травянистое растение с прикорневой розеткой листьев, пластинки которых метаморфизированы в ловчие аппараты. Нижняя сторона пластинки голая и гладкая, обычно прилегает к субстрату.

От верхней поверхности и края пластинки отходит множество (130...280) щупалец. Длина их неодинакова — она увеличивается от середины пластинки к ее краю. Щупальце состоит из пурпурной ножки и булавовидной или овальной головки. Ножка — вырост пластинки листа; головка, или желёзка, — железистый волосок. Ножка способна двигаться — изгибаться и выпрямляться.

Желёзки, находящиеся в состоянии покоя, выделяют каплю густой липкой тягучей слизи, блестящей на солнце, как росинки. Мелкие летающие и ползающие насекомые, привлеченные блеском этих капелек, принимаемых ими за нектар, садятся или вползают на пластинку листа и прилипают к нему. Пытаясь освободиться, они мечутся, бьются, задевая липкие капли соседних желёзок, и все более обволакиваются слизью. Через несколько минут, после того как желёзка хотя бы одного щупальца раздражена, все остальные приходят в возбужденное состояние. Через 10 мин, после того как раздражение получило первое щупальце, начинают загибаться к центру ближайшие к нему, а в течение 1...3 ч загибаются и все остальные щупальца, плотно прижимая добычу к пластинке. Затем изгибается пластинка (становится вогнутой).

Все движения щупалец и пластинки листа направлены на то, чтобы смешать добычу с обильными выделениями желёзок — кислотой и ферментом, подобным пепсину. Эта жидкость стекает в углубление пластинки.

В выделениях желёзок обнаружен алкалоид кониин, оказывающий парализующее действие на насекомых. Облепленные слизью, которая закупоривает трахеи и вызывает удушье, парализованные насекомые погибают через 15 мин. Через несколько дней процессы растворения и всасывания заканчиваются. Щупальца постепенно расправляются и принимают первоначальное положение.

## **7.7. Метаморфозы побега**

### **7.7.1. Колючки.**

Побег — изменчивый по внешнему облику орган растения, что связано с его многофункциональностью и лабильностью поведения.

Колючки побегового происхождения, как и колючки листового происхождения, выполняют главным образом защитную функцию. Они бывают простые (неветвящиеся) и сложные (ветвящиеся).

У одних растений в колючку превращается только верхушка побега, имеющего ограниченный рост и оканчивающегося острием. К ним относятся дикая яблоня, дикая груша, терн, алыча, слива, абрикос, мушмула германская, крушина слабительная, облепиха, гранат и др. Ветви этих растений покрыты срединными листьями не до самой верхушки. Концы ветвей оголены, заострены и превращаются в твердые колючки, торчащие во все стороны и надежно защищающие от животных зеленые листья и плоды.

У других растений в колючку видоизменяется специализированный боковой побег полностью. Так, у многих представителей семейства Рутовые — пон-

цируса, грейпфрута, лимона, апельсина, кинкана — в пазухе листьев имеется чаще всего одна крупная прочная колючка.

У большинства видов боярышника имеются многочисленные колючки, которые являются видоизмененными укороченными побегами и развиваются из пазушных почек в нижней части однолетних побегов одновременно с листьями и на год раньше, чем соответствующие почки в верхней части побега. Колючки обычно безлистные, реже — облиственные, не ветвятся или ветвятся.

Гледичии — деревья высотой до 40 м. Стволы и ветви обильно покрыты простыми колючками длиной до 10 см, сплюснутыми, твердыми у основания, а также разветвленными, острыми, длиной до 30 см. Молодые колючки мягкие, с листьями, которые впоследствии опадают. Число колючек в группе на стволах пять—семь и больше, оно увеличивается с возрастом. Мягкие молодые колючки появляются на стволе из спящих почек среди группы старых, уже сухих и твердых.

**7.7.2. Усики.** Характерны для многих лазающих растений, у которых стебель не способен самостоятельно сохранять вертикальное положение. Большинство представителей семейства Тыквенные снабжены длинными (до 30 см) усиками, которые представляют собой видоизмененные побеги. Нижняя незакручивающаяся (прямая) часть усика соответствует первому междоузлию пазушного побега, верхняя, чувствительная и закручивающаяся — листу. Усики у тыквенных бывают простые — неветвящиеся (огурец, дыня, бривия, тладианты, момордики и др.) и сложные — образующие две—пять ветвей (тыква, арбуз, эхиноцистис и др.).

Простой усик — это пазушный побег второго порядка, представленный одним коротким междоузлем и листом, превращенным в усик.

Сложный усик тыквенных формируется следующим образом: в пазухе срединного листа удлиненного побега формируется укороченный побег второго порядка, у которого первый лист представлен бугорком, в пазухе которого закладывается зачаток укороченного побега третьего порядка, развивающегося в сложный усик. Усик состоит из одного укороченного междоузлия и двух—пяти простых усиков, расположенных почти в одной плоскости. Каждый усик гомологичен центральной жилке листа.

Побег второго порядка заканчивается одиночным цветком, в пазухе второго листа этого побега — также цветок или соцветие, в пазухе третьего — вегетативный побег.

Значительную часть лиановой флоры тропических и субтропических лесов составляют деревянистые лианы семейства Виноградные (виноград, циссус, партеноциссус, амлелопсис и др.). Они снабжены завивающимися вокруг опоры усиками, являющимися видоизмененными соцветиями. Нарастание у виноградных симподиальное, т.е. соцветие терминальное. Каждый усик, расположенный супротивно листу, представляет собой верхний конец побега предыдущего порядка. Таким образом, верхушечная почка развивается не в соцветие, а в усик. Нарастание же побегов продолжается за счет пазушных почек. В пазухе супротивного усика листа формируются две почки, одна из них развивается в побег

продолжения (таким образом, годичный побег состоит из участков побегов нескольких порядков), вторая — в боковой побег. Оба эти побега на один порядок выше того, в пазухе листа которого они развились.

У широко культивируемого ценного культурного растения винограда настоящего нормальные соцветия формируются в нижней части побега, а выше развиваются усики.

**7.7.3. Кладодии и филлокладии.** Это метаморфизированные боковые побеги, выполняющие функции листьев. Они встречаются у ряда ксерофитов аридных областей всех континентов.

Кладодии — это боковые побеги, обладающие способностью к длительному росту, с зелеными плоскими длинными стеблями.

Филлокладии — боковые побеги, имеющие ограниченный рост. Верхушечная меристема стебля быстро дифференцируется в

постоянные ткани; стебли филлокладий зеленые плоские короткие, часто конфигурацией сходные с листьями. Скелетные побеги растений с этими метаморфозами имеют цилиндрические стебли.

С метаморфозом боковых побегов в кладодии и филлокладии связана редукция листьев. К растениям с кладодиями относятся Мюленбекия плосковеточная и опунции. У мюленбекии кладодии членистые (каждый членик соответствует метамеру). Филлокладии, похожие на широко-ланцетные листья, характерны для видов рода иглица. Игловидную, линейную, нитевидную форму имеют филлокладии многочисленных видов спаржи. У Коллеции крестообразной филлокладии треугольные плоские мясистые. Они отходят от цилиндрического стебля своей широкой стороной, а кверху сужаются и заканчиваются твердой острой колючкой.

**7.8. Метаморфозы побегов** как органы запаса, естественного и искусственного вегетативного размножения. Особенно велико значение растений с метаморфозами побегов, являющимися одновременно органами запаса и вегетативного размножения. Вегетативное потомство одной особи составляет клон. В растениеводстве широко используются следующие метаморфозы: корневище, клубень, луковица, клубнелуковица, кочан.

**7.8.1. Корневище** — многолетний подземный, иногда полупогруженный побег, являющийся органом возобновления и вегетативного размножения, а также вместилищем запасных продуктов.

Корневище формируется из базальных частей побегов последовательных порядков. Корневище может быть:

эпигеогенное (надземно рожденное, или погружающееся), когда надземный побег после отмирания листьев втягивается в почву придаточными корнями (медуница, копытень, земляника, манжетка, фиалка удивительная, гравилат);

гипогеогенное (подземнорожденное), когда побег начинает рост под землей, имея лишь чешуевидные листья, поэтому первый участок изначально растущего побега сразу же становится корневищем, не проходя в онтогенезе фазы ассимилирующего побега (горошек мышиный, чина луговая, купена, ландыш,

грушанка, канна, черника, брусника, пырей ползучий, осока волосистая, сныть обыкновенная, мятлик луговой, кострец безостый и др.).

Подземное корневище внешне похоже на корень, но это побег, состоящий из метамеров и имеющий верхушечную и пазушные почки. У подземных корневищ обычно листья низовые (хотя у кубышки желтой — срединные), у полупогруженных и наземных (ирис, бадан) — низовые и срединные. Узлы выделяются либо по листовым рубцам и остаткам сухих листьев, либо по живым чешуям, а также по расположению пазушных почек. По этим признакам и по наличию верхушечной почки корневище отличается от корня. Листовые рубцы наиболее четко различимы в молодой части корневищ. Более всего на корнях похожи старые, покрытые пробкой участки корневищ, где не видны листовые рубцы. Корневища нарастают моноподиально (вороний глаз), а чаще симподиально (сныть, пырей, осоки). Корневище ветвится, образуя куртину надземных побегов. Диаметр стебля ежегодных приростков корневища в течение периода вегетации изменяется значительно (ирис) или в небольшой степени (купена).

Из почек корневища развиваются побеги, выходящие на поверхность почвы и несущие на подземной (горизонтальной — плагиотропной или вертикальной — ортотропной) части низовые листья с почками возобновления; на надземной — срединные и верховые (кроющие листья соцветий и цветков). Надземная часть побегов развивается по типу безрозеточных, полурозеточных или розеточных побегов. Из почек возобновления каждый год образуются новые побеги. Функции надземных побегов: фотосинтез (продукты фотосинтеза накапливаются в стебле корневища), цветение и плодоношение.

Другая часть почек корневища развивается в его боковые ветви. На корневищах образуются придаточные корни; у одних растений (купена) — со всех сторон стебля, у других (полупогруженных, надземных) — только с нижней.

Четко различают два вида корневищ: длинные и короткие. По наличию тех или других растений делят на длиннокорневищные и коротkokорневищные.

*Длиннокорневищные* растения обычно приурочены к достаточно увлажненным и хорошо аэрируемым почвам. Годичный прирост корневищ такого типа достигает 1,5 м (пырей ползучий, свиной, мать- и- мачеха и др.); они с длинными междоузлиями, живут недолго и служат в основном для расселения и вегетативного размножения. Функция запасаения у них выражена слабо.

У *коротkokорневищных* растений (ирис, бадан, купена, канна) корневища толстые с короткими междоузлиями, длина которых обычно короче диаметра или не превышает его; годичный прирост невелик. Они служатместилищами запасных питательных веществ и являются органами возобновления и вегетативного размножения. У растений, обитающих в илистом грунте (кубышка), развивается аэренхима. У некоторых растений корневища развиваются из придаточных почек на корнях (корневые отпрыски). Так, длинные цилиндрические корневища (корневые отпрыски) формируются у хрена. Их используют в качестве острой приправы к различным блюдам. У молокана татарского также формируются длинные (до 60 см) шнуровидные корневища — корневые отпрыски.

Молодые корневища белые, несут сочные чешуи, старые — становятся коричневыми, покрываясь перидермой, чешуи на них засыхают. Они живут 11 лет.

Искусственное размножение корневищных растений сводится к делению его на части, минимальная величина которых — часть стебля с почкой возобновления и придаточными корнями.

В луговодстве злаки с длинным корневищем называют *корневищными*, с коротким, слабовыраженным — *кустовыми*. Последние делят на рыхлокустовые (тимopheевка луговая, райграс высокий, ежа сборная) и плотнокустовые (луговик дернистый, белоус торчащий, ковыль).

Корневище, нарастая в верхушечной части, постепенно отмирает и разрушается в более старой. Разъединяющиеся при этом боковые ветви становятся самостоятельными растениями, и растение превращается в клон — совокупность новых особей, возникших из одной материнской вегетативным путем. Так происходит естественное вегетативное размножение растений. При этом молодая часть корневища продвигается вперед, перенося почки возобновления в новые точки на то или иное расстояние от прежних надземных побегов. Продолжительность жизни корневища от 2...3 до 22...25 лет и более. Корневища некоторых растений съедобны (канна, лотос, рогоз, тростник), некоторых — опасно ядовиты (ирис разноцветный), у ряда видов они являются лекарственным сырьем (Родиола розовая, бадан). Корневища ириса флорентийского и бледного после несложной обработки приобретают аромат фиалки (фиалковый корень) и являются ценным сырьем для парфюмерного, кондитерского и ликеро-водочного производства. Некоторые корневищные растения — злостные трудноискореняемые сорняки (пырей ползучий, сныть и др.).

**7.8.2. Клубень** — видоизмененный побег, состоящий из одного или нескольких метамеров, стебель которого сильно разрастается, становится толстым, мясистым в связи с накоплением запасных веществ. Кроме того, клубень — орган возобновления многолетних растений, переносящий неблагоприятный период, — часто служит для вегетативного размножения.

Гипокотильные клубни образуются в результате отложения запасных питательных веществ в паренхиме гипокотилия, который начинает утолщаться уже у проростков, приобретая в дальнейшем округлую или плоскую форму. Внешне они похожи на клубни короткорневищных растений, но в отличие от них являются многолетними органами. В течение ряда лет в тканях гипокотильного клубня происходят вторичный рост в толщину и накопление запасов питательных веществ благодаря фотосинтетической деятельности ежегодно развивающихся надземных побегов. Главный корень развит слабо и рано отмирает; функцию поглощения почвенных растворов, начиная с ранних этапов развития проростка и на протяжении дальнейшей жизни растения, выполняют придаточные корни, развивающиеся на гипокотиле.

Многолетний, длительно нарастающий в толщину гипокотильный клубень имеют цикламен, гloxиния, бегония клубневая — ценные в промышленном отношении декоративные растения, культивируемые во многих странах мира.

Гипокотильные клубни имеют ряд видов рода Хохлатка, которые используются в декоративном садоводстве как раннецветущие растения. Травянистое растение Буниум клубнекаштановый также имеет гипокотильный клубень, мякоть которого в свежем и поджаренном виде съедобна (похожа на плоды каштана настоящего).

Клубни побегового происхождения обычно представлены метаморфизированной частью побега, реже целым побегом (сидячие клубни картофеля, куркумы и др.). В обоих случаях клубень состоит из стебля, листьев (низовой и срединной формации) и пазушных почек. В стеблях сильно развита паренхима, в которой накапливаются питательные вещества и вода.

Клубни могут быть надземными и подземными. Подземные клубни — метаморфоз, встречающийся наиболее часто. Их подразделяют на клубни корневищные и клубни столонообразующих растений. Корневищный клубень — осевая структура, представляющая собой короткое толстое вертикальное корневище. Клубни столонообразующих растений формируются на концах столонов — боковых пазушных побегов с длинными тонкими междоузлиями, назначение которых — удаление клубня от материнского растения — расселение. Столон не несет функции запаса, и продолжительность его жизни ограничивается одним периодом вегетации. Клубни столонообразующих растений — специализированные органы вегетативного размножения. Продолжительность жизни клубней — два периода вегетации. Они формируются в конце первого периода вегетации и, являясь хранилищем запасных питательных веществ, обуславливают сохранение почек возобновления в течение неблагоприятного времени года. На протяжении второго периода вегетации по мере развития из почек побегов возобновления с придаточными корнями клубни истощаются и полностью отмирают.

Надземные клубни формируются, например, у капусты кольраби и орхидей. Кольраби — двулетняя овощная культура, популярная в Западной Европе. В первый год ее надземная часть представлена главным побегом. Стебель первых четырех-пяти метамеров тонкий. Он поднимает над поверхностью почвы клубень, который образуется в результате утолщения стебля нескольких следующих метамеров. При опадении листьев на клубне остаются крупные рубцы.

Надземные клубни побегового происхождения присущи многочисленным видам эпифитных орхидей, обитающих в дождевых и муссонных лесах Америки и Юго-Восточной Азии.

Симподиально нарастающая система многолетних побегов состоит из плагиотропных корневищ с придаточными корнями и ортотропных верхушечного и боковых побегов с одним, чаще с двумя фотосинтезирующими листьями на верхушке.

Стебель корневищ, обычно тонкий и длинный, простирается по поверхности субстрата или слегка погружен в него. Он несет чешуевидные листья. Именно для вегетативных побегов характерно образование надземных клубней,

известных под названием туберидиев, в тканях которых накапливаются вода и питательные вещества.

В зависимости от вида орхидей туберидии состоят из одного или нескольких метамеров, корневищная часть побега выполняет функцию возобновления, туберидии — запасающую.

Корневищные клубни свойственны следующим растениям: таро (Колоказия съедобная), маланга (Ксантозома стрелолистная), куркума, аморфофаллус. Таро — травянистое растение с прикорневой розеткой листьев; культивируется в тропиках Старого и Нового Света. Подземный клубень (масса 1...4 кг) обычно один, представляет собой вертикальное корневище с сильно утолщенным стеблем, поверхность которого покрыта опробковевшими тканями.

Из пазушных почек клубня развиваются сидячие дочерние клубни или толстые, различной длины корневища, которые заканчиваются клубнем. Дочерние клубни в год образования быстро теряют связь с материнским. На их базальной части формируются придаточные корни; верхушечная почка развивается в розеточный побег. Все органы растения пронизаны млечниками. В мякоти клубней содержатся крахмал, сахара и белки.

Сходное строение имеет клубень маланги, у которой, однако, дочерние клубни не отделяются от материнского.

Клубни на столонах формируются у многих пищевых растений: картофеля, топинамбура (земляной груши), Чистеца Зибальда, Уллоко клубненосного, Настурции клубненосной (анью), Кислицы клубненосной (ока).

*Картофель* — одна из важнейших продовольственных культур Северного полушария. Семенами картофель размножают при селекционной работе; в сельскохозяйственном производстве его размножают клубнями. При выращивании из семян развитие столонов в пазухах семядолей начинается в фазу седьмого—десятого листа. Этому предшествует ветвление почек второго порядка, в результате которого в пазухе каждой семядоли образуется группа из трех коллатерально расположенных почек. Они трогаются в рост одновременно, и на семядольном узле формируется две группы столонов, расположенных супротивно и состоящих из одного столона второго порядка и двух — третьего. Аналогично образуются столоны из почек в пазухах первого—третьего листьев. Столоны ветвятся до третьего-четвертого порядка.

Формирование клубня на верхушке столонов начинается в фазу 11... 17-го листа. Клубень образуется за счет деятельности верхушечной меристемы, вследствие чего в процессе развития число его метамеров постепенно возрастает. Листья клубня представлены маленькими пленчатыми чешуями. После их отмирания и опадения остаются обычно хорошо заметные листовые рубцы — бровки. В пазухе каждого из них в результате ветвления почки возникает группа из трех—пяти коллатерально или мутовчато расположенных почек — глазков. При утолщении клубня они удаляются друг от друга и впоследствии производят впечатление возникших независимо друг от друга.

В первый год жизни у растений формируется смешанная корневая система. Система главного корня развита слабо и естественно отмирает в фазу 15...



17- го листа. Первые придаточные корни появляются на гипокотиле в фазу третьего- четвертого листа, позднее — на семядольном узле и первых трех—пяти узлах главного побега.

В конце периода вегетации происходит естественное отмирание вегетативных органов растений. Столоны имеют тонкий хрупкий стебель и разрушаются очень быстро. В результате этого процесса в конце первого года жизни растение картофеля представлено группой изолированных друг от друга клубней, т. е. вегетативным потомством, дающим начало клону.

При выращивании растений из клубней побеги возобновления формируются из верхушечной почки и пазушных почек их верхней зоны.

Первые три—пять листьев этих побегов, находящиеся в почве, низовые — чешуевидные, последующие — срединные.

Придаточные корни формируются на узлах подземной части побегов возобновления с самого начала их развития, но особенно интенсивно при выходе побегов на поверхность почвы и образовании фотосинтезирующей части. На столонах придаточные корни немногочисленны и имеют небольшие размеры; на клубне не образуются вообще.

Столоны начинают формироваться в фазу 7... 10- го листа. Зона их формирования у побегов возобновления четко ограниченная (как у главного побега сеянцев) — это в пазухах двух—восьюми низовых листьев подземной части побегов. Однако в отличие от аналогичных почек сеянцев они не ветвятся — в пазухе листа развивается лишь один стolon. Клубни на верхушке столонов формируются, как у сеянцев.

*Топинамбур* — одна из важнейших кормовых и технических культур, возделываемых в умеренном и субтропическом климате всех континентов. Клубни богаты углеводами, главным образом в виде инулина и фруктозы. Топинамбур — травянистое растение, существующее в виде клона. Формирование клубней у топинамбура в отличие от картофеля происходит в двух направлениях: акропетальном (от основания к верхушке) за счет образования новых метамеров в результате деятельности верхушечной почки и базипетальном (от верхушки к основанию) за счет утолщения первоначального тонкого стебля верхних метамеров stolона. Пазушные почки клубня не ветвятся, но иногда израстают, развиваясь в сидячие клубни следующего порядка.

**7.8.3. Луковица** — подземный (реже надземный) побег, у которого уплощенный стебель (донце) с сильно укороченными междоузлиями несет мясистые, сочные чешуи, запасающие воду и питательные вещества (преимущественно углеводы). Луковица — орган возобновления и вегетативного размножения, это вегетативная часть монокарпического побега луковичных растений. Наружные чешуи луковицы истощаются, подсыхают и играют защитную роль. Луковицы характерны для однодольных растений ряда семейств: Лилейные, Амариллисовые, Ирисовые, но, как исключение, встречаются и у двудольных (виды рода Кислица и др.). Общее число луковичных растений превышает 3000 видов.

По внешнему виду и внутреннему строению луковицы разнообразны. Размеры их колеблются в больших пределах. Так, например, луковица лилии Кессельринга достигает в диаметре 25...30 см и весит 2 кг. Луковицы Лилии карликовой не превышают 3...4 см.

В зависимости от степени развития боковых почек луковицы бывают простыми, когда почки невелики (лук, лилия и др.), и сложными — почки в пазухах сухих чешуи крупные, сильно развитые (чеснок).

Морфологическая природа луковичных чешуи различна. У одних растений это утолщенные низовые листья, выполняющие функцию накопления питательных веществ (многие лилии, рябчик) и иногда вегетативного размножения. У других (птицемлечник, пролеска) чешуи луковицы представляют собой разросшиеся основания (влагалища) срединных листьев, зеленая пластинка которых отмерла и опала. Однако у большинства луковичных растений (нарцисс, подснежник, гиацинт, кринум, многие луки и др.) чешуи обоих типов чередуются в определенном порядке. Такие луковицы называются луковицами смешанного типа.

По строению и расположению чешуи относительно друг друга различают следующие типы луковиц:

*имбрикатная* (черепитчатая, или чешуйчатая) — основание листа узкое, чешуи лишь краями соприкасаются с рядом расположенными, черепитчато налегая друг на друга (лилии);

*туникатная* (пленчатая) — основание листа замкнутое, сросшееся, в результате чего каждая предыдущая чешуя полностью охватывает последующую, так что они вложены одна в другую (лук, подснежник, гиацинт и др.);

*полутуникатная* — основание листа незамкнутое, так как края чешуи не срастаются, вследствие чего каждая предыдущая чешуя не полностью охватывает последующую (пролеска, хионодокса).

Между основными типами луковиц имеются переходные. Число чешуи в луковице различно. Так, она может иметь только одну чешую (Кандык сибирский, птицемлечник), две- три (виды рябчика), много (большинство луковичных растений), иногда до 120 чешуи (Лилия Кессельринга).

Луковица может быть однолетней (тюльпан, лук, кандык) и многолетней (нарцисс, амариллис, гиацинт, подснежник, пролеска). У однолетних луковиц к концу периода вегетации луковица сменяется целиком, в истощенных чешуях остается новая замещающая луковица, заложившаяся ранее. У многолетних луковиц отмирает лишь часть более старых чешуи, поэтому в луковице накапливаются чешуи нескольких лет.

По способу нарастания луковица может быть моноподиальной (возобновление идет из верхушечной почки, а цветоносные побеги образуются из пазушных почек — нарцисс, подснежник) и симподиальной (цветоносный побег развивается из верхушечной почки, а возобновление происходит из пазушной — тюльпан, рябчик, лук).

Кроме почек возобновления в пазухах чешуи материнских луковиц многих луковичных растений (тюльпан, некоторые виды лука и др.) закладываются

почки, дающие начало мелким дочерним луковичкам — деткам. Они развиваются как на столонах, так и без них. Детки также могут образовываться в пазухах срединных листьев репродуктивной части побега (Лилия тигровая, Л. луковиченосная, Л. саргент), в соцветии при основании цветоножек (некоторые виды лука) или при нарушении развития цветков на их месте (лук многоярусный). Последнее явление получило название ложного живорождения (вивипария). Иногда детки образуются даже на верхушках листьев (лук волшебный).

Детки — это специализированные органы, служащие для естественного вегетативного размножения. Детки по мере отмирания чешуи материнской луковички оказываются снаружи ее. В результате образуется гнездо лукович. Сформированные в соцветии и в пазухах срединных листьев репродуктивной части побега детки опадают на землю и укореняются. Число их на побеге возобновления определяет интенсивность естественного вегетативного размножения растений.

**7.8.4. Клубнелуковица** — подземный укороченный побег, внешне похожий на луковичку, но накапливающий запасные питательные вещества не в чешуях, а в разросшемся утолщенном мясистом стебле, как у побегового клубня. Снаружи клубнелуковица покрыта сухими пленчатыми чешуями, играющими только защитную роль. Чаше чешуи — это разросшиеся основания (влагалища) срединных листьев, зеленые пластинки которых отмирают с окончанием вегетации. Клубнелуковица — это, скорее, облиственный клубень, а не луковичка. На оси клубнелуковицы обычно хорошо заметны узлы, междоузлия и пазушные почки. Клубнелуковица представляет собой вегетативную часть монокарпического побега клубнелуковичных растений. Клубнелуковицы свойственны многолетним травянистым растениям, однако сама клубнелуковица не является многолетней. Она отделяется и замещается одной-двумя и более новыми, т.е. также является органом возобновления и вегетативного размножения. Иногда отмершие клубнелуковицы не отделяются, а сохраняются на растении в течение ряда лет (монтбреция, шафран, или крокус).

Клубнелуковицы характерны для однодольных растений ряда семейств: Ирисовые, Лилейные, Амариллисовые, Ароидные, Осоковые, Частуховые и Мелантиевые. Клубнелуковицы различны по окраске и консистенции чешуи, по форме (шаровидные, цилиндрические, плоские, неравнобокие), по внутреннему строению (разрастается и утолщается одно или несколько междоузлий). Клубнелуковицы различаются по месту заложения почки возобновления: у одних она находится в пазухе верхнего листа клубнелуковицы (шпажник, или гладиолус, шафран, или крокус, фрезия, лаперузия, тритония и др.), у других — нижнего листа (безвременник, иксиолирион, мерендера, брандушка и др.).

У ряда клубнелуковичных растений, как и у луковичных, в пазухах нижних чешуи клубнелуковицы закладываются почки, формирующие мелкие клубнелуковички — детки (шпажник, лаперузия, тритония, фрезия). Шпажник (гладиолус) гибридный — многолетнее клубнелуковичное растение, принадлежащее к лучшим декоративным травянистым поликарпикам, ценен он и как витаминная культура, так как во всех его органах, особенно в листьях, содержится

аскорбиновая кислота. Его выращивают почти во всех климатических зонах земного шара при условии зимнего хранения клубнелуковиц в нехолодном помещении.

Клубнелуковица шпажника гибридного образована несколькими метамерами с низовыми и срединными листьями. Междоузлия между низовыми листьями укороченные, а между срединными удлиняются и утолщаются. Клубнелуковица покрыта сухими замкнутыми чешуями, которые являются влагалищами срединных листьев. Возобновление растений — симподиальное. Почки возобновления закладываются в пазухах двух- трех верхних листьев клубнелуковицы. В пазухах двух—четырех низовых листьев обычно образуются группы деток.

Старая клубнелуковица ежегодно отмирает, а из почек возобновления развиваются новые. Таким образом, растения существуют в виде клонов.

Корневая система придаточная представлена всасывающими и контрактными корнями. После весенней посадки у клубнелуковиц развиваются только всасывающие корни (часть их закладывается осенью и зимой, другие — после посадки). В процессе образования молодой клубнелуковицы (располагающейся под старой) у нее на двух- трех базальных узлах развиваются контрактные корни. Таким образом, всасывающие корни формируются только у клубнелуковицы предыдущего года весной, контрактные — на клубнелуковице текущего года в течение периода вегетации. Следовательно, у клубнелуковицы, живущей два с половиной года, в первый год образуются контрактные корни, вытягивающие ее на необходимую глубину; на следующий год — всасывающие, которые дают возможность тронуться в рост почкам возобновления и образовать новые побеги.

Менее известны другие декоративные, преимущественно южноафриканские, клубнелуковичные растения из семейства Ирисовые.

Наибольшей популярностью у нас пользуется Фрезия надломленная, названная так за изогнутый под соцветием стебель. Ее яркоокрашенные цветки имеют сильный приятный запах. В других странах довольно широко культивируются красивоцветущие лаперузии, тритонии, крокосмии, иксии и др.

Фрезия, лаперузия и тритония зацветают в первый год после посева. Структура клубнелуковицы у них сходна с таковой у шпажника гибридного. Форма клубнелуковиц при этом разнообразна: шаровидная, конусовидная и уплощенная. Для этих растений характерно интенсивное вегетативное размножение за счет ежегодного образования множества деток и от двух до семи замещающих клубнелуковиц.

Клубнелуковица из двух разросшихся междоузлий формируется у видов рода Шафран. Шафран посевной — древнейшее культивируемое растение. Декоративны весеннецветущие виды с желтыми цветками — шафран желтый, шафран золотисто-цветковый, шафран узколистый, а также с лиловыми и белыми цветками — шафран весенний и шафран Томаса. Очень красивы осеннецветущие виды с лиловыми цветками — Шафран прекрасный и Шафран банатский. Клубнелуковицы шафрана в печеном виде используют в пищу.

К ценным лекарственным растениям принадлежит безвременник великолепный, растущий на Кавказе. В клубнелуковицах этого вида содержится алкалоид колхамин, который используют в медицине. Другой алкалоид — колхицин — используют в селекционных исследованиях. Клубнелуковицы безвременника великолепного заготавливают большими партиями в Абхазии, Аджарии и Краснодарском крае.

**7.8.5. Кочан** — метаморфоз почки в суккулентный орган. Он образуется у кочанной капусты, которая является двулетним растением и происходит из Средиземноморья. У сеянца на начальных этапах формируется розетка. Затем рост розетки прекращается и почка, не раскрываясь, увеличивается в размерах и превращается в кочан. Листья кочана содержат мало хлоропластов, поэтому почти бесцветны, мясисты, накапливают много воды и сахаров. В таком виде растение переживает жаркое засушливое лето. У брюссельской капусты мелкие кочаны являются пазушными боковыми побегами.

### Вопросы для самоконтроля

1. Каков онтогенез листа?
2. Из каких частей состоит лист? Какова их роль?
3. Что называется влагалищем? Какова его роль?
4. Чем отличается анатомия дорсовентрального листа от изолатерального?
5. Какие изменения происходят в листьях осенью? Каков механизм листопада?
6. Каковы типы листорасположения? Что такое формула листорасположения?
7. Каково биологическое значение метаморфозов корня, листа и побега?
8. Каковы метаморфозы вегетативных органов, используемые в сельскохозяйственной практике?
9. У каких растений встречаются корневище, клубни (надземные и подземные), луковицы и клубнелуковицы?
10. В какой части побега откладываются запасные питательные вещества в клубне, в луковице, в клубнелуковице?
11. Что представляют собой чешуи луковицы лука? 6. Чему гомологичны зубки луковицы чеснока?

### Резюме.

Лист — орган второго порядка побега. Лист выполняет три главные функции: фотосинтез, газообмен и транспирацию. Лист — орган моносимметричный. Его характерная форма плоская, что делает лист бифациальным (с двумя поверхностями). Плоскость симметрии перпендикулярна к двум его по-

верхностям — верхней (брюшной, или вентральной) и нижней (спинной, или дорсальной). У однодольных растений, у которых лист ориентирован вертикально, образуются унифациальные листья с одной поверхностью. У большинства высших растений (папоротниковидные, голосеменные, покрытосеменные) лист образовался в результате уплощения и последующего срастания систем конечных боковых осей (теломов) ветвящегося вегетативного тела первичных наземных растений типа риниофитов. У современных и ископаемых плауновидных листья возникли как экзогенные выросты осевых органов (энации). Взрослый лист обычно расчленен на пластинку или несколько пластинок (у сложных листьев), черешок и основание. Часто при основании бывают прилистники. Жилки выполняют проводящую и механическую функции.

**Учебный модуль 2 "Морфология семенных растений"**  
**Модульная единица 4 "Размножение"**  
**Учебный элемент 8 "Типы размножения. Цветок и соцветие"**

**Аннотация.** Размножение бесполое и половое. Вегетативное размножение как форма бесполого размножения. Бесполое размножение. Спорогенез. Равноспоровые и разнospоровые организмы. Половое размножение. Гаметогенез. Типы полового процесса: изогамия, гетерогамия, оогамия, конъюгация. Смена ядерных фаз и чередование поколений в жизненном цикле.

Строение цветка. Строение тычинки, микроспорогенез и микрогаметогенез. Андроцей. Гинецей, классификация гинецеев. Строение пестика. Строение семязачатка и зародышевого мешка. Типы семязачатков. Мегаспорогенез и мегагаметогенез. Двойное оплодотворение. Апомиксис. Развитие и строение семени. Соцветия. Классификация соцветий.

**Ключевые слова.** Размножение. Бесполое размножение. Вегетативное размножение. Половое размножение. Спорогенез. Гаметогенез. Изогамия. Гетерогамия. Оогамия. Конъюгация. Ядерные фазы. Чередование поколений. Цветок. Околоцветник. Андроцей. Гинецей. Семязачаток. Двойное оплодотворение. Соцветия.

**Вопросы лекции**

8.1. Типы размножения.....	185
8.1.1. Размножение .....	185
8.1.2. Вегетативное размножение .....	185
8.1.2.1. Вегетативного размножения в природе .....	185
8.1.2.2. Искусственное вегетативное .....	186
8.1.3. Собственно бесполое размножение. ....	187
8.1.4. Половое размножение.....	187
8.2. Чередование поколений и смена ядерных фаз.....	189
8.3. Морфология цветка.....	189
8.4. Околоцветник .....	191
8.4.1. Двойной околоцветник .....	191
8.4.2. Простой околоцветник.....	193
8.5. Андроцей.....	193
8.5.1. Строение тычинки.....	194
8.5.2. Пыльник. ....	194
8.6. Микроспорогенез и микрогаметогенез .....	195
8.7 Гинецей.....	196
8.7.1. Пестик.....	196

8.7.1.1. Завязь .....	196
8.7.1.2. Столбик .....	197
8.7.1.3. Рыльце .....	197
8.7.2. Типы гинецея. ....	198
8.8. Семязачаток .....	198
8.9. Мегаспорогенез и мегагаметогенез.....	199
8.10. Онтогенез цветка.....	200
8.10.1. Цветение.....	200
8.10.2. Монокарпия и поликарпия. ....	200
8.10.3. Формула и диаграмма цветка.....	200
8.11. Соцветия.....	201
8.11.1. Простые соцветия с удлинённой осью.....	202
8.11.2. Сложные соцветия.....	203
8.12. Опыление .....	204
8.12.1. Самоопыление. ....	205
8.12.2. Перекрёстное опыление.....	206
8.13. Оплодотворение .....	207
Вопросы для самоконтроля.....	208
Резюме .....	208



## 8.1. Типы размножения

**8.1.1. Размножение** — присущее всем организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни. Размножение поддерживает длительное существование вида за счет смены поколений. При благоприятных условиях вид значительно увеличивает свою численность, расселяется на новые территории. В процессе размножения могут возникать организмы с иными, чем в предыдущих поколениях, свойствами, что создает условия для действия отбора. Продолжительность жизни отдельных индивидов ограничена, лишь благодаря размножению сохраняется жизнь на Земле. Существует два типа размножения: половое и бесполое.

При половом размножении особи нового поколения появляются при участии двух физиологически различных организмов. Повышение изменчивости достигается в результате генетической рекомбинации (объединения в зиготе двух наборов хромосом). В бесполом размножении участвует лишь один организм. Образуются идентичные потомки, единственным источником генетической изменчивости служат случайные мутации. Бесполое размножение происходит в двух формах: вегетативного и собственно бесполого.

**8.1.2. Вегетативное размножение.** Это увеличение числа особей за счет отделения жизнеспособных частей вегетативного тела и их последующей регенерации (восстановления до целого организма). Способность к вегетативному размножению характерна для бактерий, грибов и растений всех уровней организации. У животных вегетативное размножение встречается лишь у наиболее примитивных. Особенно разнообразны способы вегетативного размножения у покрытосеменных растений.

**8.1.2.1. Вегетативного размножения в природе** распространено очень широко. Оно играет огромную роль в захвате территории некоторыми видами, особенно в условиях, когда семенное размножение затруднено. Энергия вегетативного размножения велика. Чаще всего оно происходит с помощью корневищ, луковиц, клубнелуковиц, клубней, корней и усов. У многих видов вегетативное размножение имеет гораздо больший удельный вес, чем семенное. Сорные растения с горизонтальными ветвящимися корневищами (пырей ползучий) образуют очень много надземных побегов, быстро занимают большие площади и засоряют посевы

У некоторых папоротников и цветковых растений есть специализированные органы вегетативного размножения — выводковые почки. Они возникают на растении в большом числе, а потом опадают с него, подобно семенам. У бриофиллюма — злостного сорного растения тропического поливного земледелия придаточные почки образуются в каждой выемке края зубчатого листа. У мятлика луковичного выводковые почки развиваются в соцветии, и после до-

жда, сбивающего их на почву, они быстро развиваются. У некоторых лилий почки видоизменены в луковички и развиваются в пазухах листьев.

**8.1.2.2. Искусственное вегетативное размножение** обеспечивает получение потомков, повторяющих признаки родительского организма, поэтому его широко используют в сельском хозяйстве. При семенном размножении многие ценные признаки культурных растений, полученные путем гибридизации и селекции, могут быть утрачены. Вегетативное размножение также ускоряет получение продуктивных растений.

*Черенкование* — в садоводстве и цветоводстве часто используют черенки для укоренения и прививок. Черенок — отрезок вегетативного органа, служащий для искусственного вегетативного размножения. На черенке возникают раневые меристемы, формирующие каллус, в котором могут закладываться придаточные корни и почки. Корни могут формироваться и вне каллуса в нижних узлах черенка, из боковых почек верхних узлов развиваются побеги. Стеблевыми (побеговыми) черенками размножают виноград, смородину, крыжовник, пеларгонию и др.; листовыми — бегонию, сенполию (Узумбарскую фиалку), гloxинию; корневыми — малину, иргу, вишню, сливу.

Разновидность черенкования — размножение деревьев и кустарников *отводками* — участками побегов, которые вначале специально прижимают к земле, а после развития придаточных корней отделяют от родительского растения. Размножение с помощью отводков происходит и в природе — лежащие ветви некоторых хвойных (ели, пихты), липы и черемухи способны укореняться.

*Прививка* (или трансплантация) — пересадка черенка одного растения на другое с последующим их срастанием. Пересаженная часть растения (черенок) — привой; корнесобственное растение — подвой. Их срастание обеспечивается возникающим каллусом. Существует более 100 способов прививок.

Наиболее обычный объект, размножаемый с помощью прививок, — яблоня. Ее сорта имеют сложную гибридную природу, и при семенном размножении происходит расщепление признаков. При прививке необходимо обеспечить совмещение камбия привоя и подвоя и предотвратить попадание в рану микроорганизмов.

Только с помощью прививок размножают бессемянные сорта винограда, мандарина, апельсина, лимона и инжира.

Очень широко применяют для искусственного вегетативного размножения метаморфозы побегов и корней. В агрономической практике используют усы (земляника), корневища (спаржа, ревень, мята, ирис, ландыш), клубни (картофель, топинамбур), луковицы (Лук репчатый, чеснок, тюльпан, гиацинт, нарцисс), клубнелуковицы (гладиолус), корневые клубни (батат, георгина).

Использование культуры тканей и клеток для вегетативного размножения началось в 60-х годах, когда были разработаны методы, позволяющие успешно клонировать некоторые высшие растения. Клонирование — получение совокупности особей из одной материнской вегетативным путем. Основой этого является тотипотентность — способность отдельной клетки обеспечивать генетическую программу, необходимую для развития целого организма. В контроли-

руемых строго определенных условиях искусственной среды из меристем, обычно апикальных, или клеток других тканей регенерируются организмы. Этот метод назван клональным микроразмножением и используется для оздоровления посадочного материала и размножения ценных растений (из одного растения земляники, хризантемы и др. можно получить в год свыше 1 млн генетически идентичных растений).

**8.1.3. Собственно бесполое размножение.** Происходит при помощи специализированных клеток — *спор*, при прорастании которых развиваются новые особи. Бесполое размножение обеспечивает увеличение численности и расселение вида. Споры растений всегда гаплоидны. Если они возникают на гаплоидном растении, то их образованию предшествует митоз материнских клеток; если на диплоидном — мейоз материнских клеток с последующим митозом. У водорослей споры образуются практически из любой клетки, которая становится спорангием. У высших растений спорангий — многоклеточный орган, внутри которого за счет мейотического деления клеток спорогенной ткани образуются споры.

У большинства водорослей споры имеют подвижные жгутики (1, 2, 4 и много), их называют *зооспорами*. Полисахаридная клеточная стенка у них отсутствует. Поплавав некоторое время, зооспора останавливается, теряет жгутики и прорастает в новый организм. У наземных растений и грибов споры не имеют приспособлений для активного движения. Они переносятся ветром, животными и защищены от высыхания твердой клеточной стенкой.

Растение, на котором образуются споры, — спорофит. Различают *равноспоровые* организмы (все образующиеся споры одинаковы по размерам и физиологическим особенностям) и *разноспоровые* (споры отличаются по величине и физиологическим особенностям). Более мелкие (микроспоры) формируются в микроспорангиях, а более крупные (мегаспоры) — в мегаспорангиях. Разноспоровость чаще встречается у высших растений (некоторые плауны и папоротники, все голо- и покрытосеменные).

**8.1.4. Половое размножение.** Происходит в результате слияния двух половых клеток — *гамет* с образованием *зиготы*. Процесс слияния гамет называется оплодотворением. Растение, на котором образуются гаметы, — гаметофит. Процесс формирования гамет — гаметогенез — происходит в особых органах — гаметангиях. Гаметофиты равноспоровых растений обоеполые, несут мужские и женские гаметангии. У разноспоровых растений из микроспор развиваются гаметофиты с мужскими гаметангиями, а из мегаспор — с женскими.

Гаметы всегда гаплоидны. При оплодотворении происходит слияние цитоплазмы и ядер гамет, но хромосомы сохраняют свою индивидуальность, не сливаются, и ядро зиготы содержит диплоидный набор хромосом. Биологическая роль полового процесса, возникшего на определенном этапе эволюции, состоит в обеспечении генетического разнообразия потомства. При половом процессе в одном ядре объединяются хромосомы, а, следовательно, и наследственные свойства двух разных клеток, в большинстве случаев происходящих от разных особей. В диплоидном ядре зиготы одна гомологичная хромосома каж-

дой пары внесена первой гаметой, другая — второй. Объединение в зиготе двух наборов хромосом — генетическая основа внутривидовой изменчивости. При половом процессе создаются новые генетические сочетания, что увеличивает возможность приспособления, изменчивости и эволюции. В результате полового размножения возникают организмы, которые могут сочетать полезные признаки отца и матери. Такие организмы более жизнеспособны. В сельскохозяйственной практике человек очень широко использует половое размножение.

Если сущность и значение полового процесса едины для всех организмов, то его формы (ход гаметогенеза, тип гамет, оплодотворение, половые органы и т. д.) разнообразны и зависят от уровня эволюционного развития, среды обитания (вода, суша) и некоторых других особенностей. Различают следующие типы полового процесса.

Хологамия — слияние гаплоидных одноклеточных организмов, внешне неотличимых друг от друга. Такой простейший половой процесс существует у некоторых примитивных водорослей.

Для большинства растений характерно формирование специализированных клеток — гамет, которые и участвуют в оплодотворении. Гаметы голые (не имеют твердой клеточной стенки), зачастую со жгутиками.

Изогамия — обе гаметы одинаково малы и подвижны, их попарное слияние основано лишь на физиологическом различии.

Гетерогамия — обе гаметы подвижны, различаются по величине (одна превосходит другую в несколько раз).

Оогамия — женская гамета (*яйцеклетка*) неподвижна, имеет крупные размеры, запас питательных веществ; мужская гамета (*сперматозоид*) подвижна и мала, состоит из крупного ядра и очень небольшого количества цитоплазмы. Оогамия характерна для сложноорганизованных водорослей и высших растений. Яйцеклетки образуются или в одноклеточных *оогониях* (у водорослей), или в многоклеточных *архегониях* (у высших растений, исключая покрытосеменные).

Колбообразный архегоний состоит из удлиненной шейки, расширенного брюшка и ножки. Стенка архегония однослойная, многоклеточная. В брюшке формируются яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка, шейка заполнена шейковыми канальцевыми клетками. К моменту оплодотворения все канальцевые клетки расслизываются и сперматозоиды беспрепятственно проникают к яйцеклетке. Происходит оплодотворение и образуется зигота.

Сперматозоиды созревают в *антеридиях*: одноклеточных у водорослей, многоклеточных у высших растений. Сперматозоиды подвижны лишь в воде. Наличие воды — обязательное условие для осуществления оплодотворения у всех растений, исключая семенные. У большинства семенных растений, наиболее приспособленных к условиям суши, мужские гаметы утратили жгутики и носят название *спермии*.

Оогамия — эволюционно наиболее продвинутый тип полового процесса, так как крупная яйцеклетка обеспечивает запас пищи для развития зиготы, а ее неподвижность способствует внутреннему оплодотворению и защите зиготы,

что очень важно в условиях суши; очень мелкие сперматозоиды могут передвигаться в тонких пленках воды при выпадении росы, дождя, а увеличение их числа повышает вероятность оплодотворения.

## **8.2. Чередование поколений и смена ядерных фаз**

В жизненном цикле каждого растения, имеющего половое размножение, существует смена ядерных фаз — гаплоидной и диплоидной. Переход от гаплоидного состояния к диплоидному происходит в результате полового процесса при образовании зиготы; от диплоидного к гаплоидному — в результате мейоза обычно при спорообразовании. Оплодотворение и мейоз взаимосвязаны, это две стороны жизненного процесса, поддерживающие постоянство числа хромосом.

Соотношение гаплоидной и диплоидной фаз варьирует у разных групп. У ряда водорослей зигота — единственная диплоидная клетка; она сразу же делится мейотически, восстанавливая гаплоидное состояние организма.

У высших растений и ряда водорослей происходит чередование поколений — бесполого (спорофита) и полового (гаметофита). На диплоидном спорофите за счет мейотического деления образуются гаплоидные споры. Из споры развивается гаплоидный гаметофит, производящий гаплоидные гаметы. При их слиянии в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом. Из зиготы вновь развивается диплоидный спорофит.

Если спорофит и гаметофит морфологически одинаковы, то происходит изоморфное чередование поколений, если различны — гетероморфное. У водорослей существуют оба типа чередования, у высших растений — только гетероморфное.

## **8.3. Морфология цветка**

Цветок — это сложный репродуктивный орган покрытосеменных (цветковых) растений. Большинство ботаников рассматривают цветок как видоизмененный, укороченный, ограниченный в росте, неразветвленный спороносный побег, предназначенный для образования спор и гамет и полового процесса, завершающегося образованием семян и плода. Исключительная роль цветка как особой морфологической структуры связана с тем, что в нем полностью совмещены все процессы бесполого и полового размножения.

Цветок имеет ось, или цветоложе, несущее листочки околоцветника, тычинки и пестик или пестики. Пестик состоит из одного или нескольких плодolistиков. Главные части пестика — замкнутая завязь с семязачатками внутри и воспринимающее пыльца рыльце. Принципиальное отличие цветка от шишки голосеменных состоит в том, что семязачатки находятся внутри завязи и пыльца попадает при опылении на рыльце, а не непосредственно на семязачаток.

Цветок бывает верхушечным или выходит на пазухи кроющего видоизмененного или невидоизмененного листа (прицветника). Участок побега между прицветником и цветком называется *цветоножкой*. Если она не выражена, цветок сидячий (подорожник, вербена, клевер). На цветоножке располагаются также два (у двудольных) и один (у однодольных) маленьких предлиста — *прицветничка*. Часто они отсутствуют.

Части цветка делят на *фертильные*, или репродуктивные (тычинки, пестик или пестики), и *стерильные* (околоцветник). Репродуктивные части цветка имеют свои прообразы в спорофиллах, предшествующих покрытосеменным отделам растений. Члены околоцветника, объединившие функции защиты репродуктивных частей, привлечения насекомых и резервирования пластических веществ, возникли впервые у покрытосеменных. Главные части цветка — репродуктивные, стерильные — могут быть в той или иной степени, а иногда и полностью редуцированы.

Цветок, содержащий тычинки и пестики, называют *обоеполым*. Большинству (свыше 70 %) покрытосеменных свойственны обоеполые цветки. У немногих покрытосеменных цветки однополые, содержащие или только тычинки, или только пестик (пестики).

Растения с однополыми цветками, находящимися на одном и том же экземпляре, называют *однодомными* (кукуруза, дуб, бук, ольха, орешник-лещина, многие осоки, огурец, тыква, дыня, арбуз). *Однодомных* растений 5...8 %. Растения, обладающие тычиночными и пестичными цветками на разных экземплярах, называют *двудомными* (конопля, тополь, ива, осина, крапива двудомная, щавель кислый). Двудомных растений около 3...4 %. У некоторых растений наряду с обоеполыми цветками бывают и однополые. Такие растения называют *многодомными* (гречиха, некоторые виды ясеня, клена). Многодомных растений 10...20 %. Наконец, редко возникают стерильные цветки, назначение которых — привлечение насекомых. Как правило, такие цветки располагаются по периферии соцветий, в центре которых помещаются обоеполые цветки (подсолнечник, калина).

*Цветоложе* — укороченная стеблевая часть цветка. Разросшееся цветоложе называется *тор*. Оно может иметь различную форму: плоское цветоложе (пион), выпуклое полушаровидное (лютик, ветреница), удлиненное коническое (магнолия, горицвет, малина, земляника, гравилат) и вогнутое (Каликант западный), у некоторых цветков в результате срастания цветоложа, нижних частей околоцветника и тычинок (цветочной трубки) образуется особая структура, называемая *гипантием*. Форма гипантия бывает различной: блюдцевидная (смородина альпийская), шаровидная (роза морщинистая), кувшинчатая (роза коричная), бокаловидная (мушмула японская, Таволга дубровколистная), воронковидная (вишня мелкоплодная). Гипантий характерен для представителей семейств Розовые, Крыжовниковые, Камнеломковые.

У большинства растений части цветка образуют хорошо заметные круги (циклы). Наиболее распространены пяти- и четырехкруговые, т.е. пентациклические и тетрациклические цветки. В первых имеются два круга околоцветника,

два круга тычинок и один круг плодolistиков (лилейные, амариллисовые, гвоздичные, гераниевые). Во вторых не развивается чаще всего второй круг тычинок (ирисовые, орхидные, бурачниковые, пасленовые, норичниковые, яснотковые). Число частей цветка в каждом круге может быть различным. В зависимости от этого цветки бывают: пятичленные (пятимерные) — у большинства двудольных, реже двух- или четырехчленные (маковые, капустные), трехчленные (трехмерные) — у большинства однодольных. Иногда число кругов и членов в них увеличивается (у садовых форм). У большинства покрытосеменных все части цветка расположены на цветоложе в виде концентрических кругов (цветок круговой, циклический). В других случаях (магнолия, купальница, ветреница) они расположены по спирали с очень тесно сдвинутыми ее оборотами (цветок спиральный, ациклический). Иногда одни части цветка расположены в кругах, другие — по спирали (цветок полукруговой, гемициклический). В последних околоцветник имеет циклическое, а тычинки и пестики — спиральное расположение (лютик).

Одна из характерных черт строения цветка — его симметрия. Если цветок может быть разделен вертикальной плоскостью, проходящей через ось, на две равные половинки не менее чем в двух направлениях, его называют *правильным* или *актиноморфным* (капустные, гвоздичные, первоцветные). Цветок, через который можно провести лишь одну плоскость симметрии, — *неправильный*, или *зигоморфный* (бобовые, яснотковые). Если через цветок нельзя провести ни одной плоскости симметрии, его называют *несимметричным* или *асимметричным* (валериана лекарственная, канна).

#### 8.4. Околоцветник

Околоцветник — стерильная часть цветка, защищающая более нежные тычинки и пестики. Он бывает двойной и простой.

**8.4.1. Двойной околоцветник.** Дифференцирован на чашечку и венчик обычно разных размеров и окраски.

*Чашечка* состоит из чашелистиков и образует наружный круг околоцветника. Чашелистики возникли в процессе эволюции из верховых листьев. Очень наглядно, например, такой переход у цветка пиона. Чашелистики сходны с вегетативными листьями, но строение их проще: обычно они небольших размеров, простой формы и имеют зеленую окраску. Состоят из основной паренхимы, часто называемой мезофиллом, которую пронизывают проводящие пучки, покровная ткань — эпидерма. В паренхиме в сочетании с проводящими элементами могут встречаться млечники.

Мезофилл чашелистиков состоит из более или менее изодиаметрических клеток, образующих рыхлую ткань. Для эпидермы чашелистиков характерны развитие устьиц, трихом и отложение в стенке клеток кутана. Они могут быть совершенно свободными (несросшимися) у свободнолистной (раздельнолистной) чашечки (капуста, лютик) и сросшимися между собой на большем или

меньшем их протяжении у сростнолистной чашечки (табак, горох). В сростнолистной чашечке выделяют трубку чашечки и зубцы, или лопасти, и доли в зависимости от степени срастания чашелистиков, число которых соответствует числу чашелистиков. По форме трубки различают трубчатую (каланхоэ трубкоцветное), колокольчатую (некоторые яснотковые), воронковидную (Рафиолепис зонтичный) чашечку.

Чашечка называется двугубой, если она расчленена на две неравные части, каждая из которых именуется губой (бобовник, шлемник). Иногда чашечка имеет *подчашие* (мальва, малина, земляника). Листочки подчашия гомологичны прилистникам.

Главная функция чашечки — защита внутренних частей цветка до раскрытия бутона. Как правило, она сохраняется и во время цветения, но иногда опадает при распускании цветка (маковые). У многих она остается при плодах и после цветения. Например, у яснотковых служитместищем для дробного плода, у некоторых астровых она превращена в хохолок (паппус), способствующий переносу плодов ветром. У череды на чашечке имеются зазубренные щетинки, с помощью которых плоды цепляются за шерсть животных. Иногда чашечка ярко окрашена и выполняет роль венчика, который в этом случае нередко редуцирован до нектарников (живокость, аконит, морозник). В некоторых случаях чашечка слабо развита (сельдерейные, валериановые).

*Венчик* — это совокупность лепестков, образующих внутренний круг двойного околоцветника. В процессе эволюции лепестки произошли из стерилизовавшихся, т. е. потерявших пыльники, тычинок. Примером, иллюстрирующим превращение тычинок в лепестки, может служить цветок кувшинки белой, или водяной лилии. У нее чашечка состоит из четырех чашелистиков, а венчик — из большого числа лепестков, которые по направлению к центру становятся более узкими и уменьшаются в размерах. Самые внутренние лепестки представляют собой переходные формы к тычинкам. Далее следует большое число тычинок, у которых по направлению к центру цветка тычиночные нити и связник становятся все более узкими. Таким образом, между самыми наружными из лепестков и самыми внутренними тычинками существуют все переходные формы.

Венчик, как правило, самая заметная часть цветка, отличается от чашечки более крупными размерами, разнообразием окраски и формы. Обычно именно венчик создает облик цветка.

Лепестки венчика либо более или менее одинаковы (лютик, малина, яблоня), либо различаются по величине и форме (бобовые, фиалковые). Во многих семействах возникают зигоморфные двугубые спайнолепестные венчики (норичниковые, яснотковые). Такой венчик имеет трубку и две губы: верхнюю и нижнюю. Сюда же следует отнести образование, связанное со специализированным опылением, полых выростов у лепестков — так называемых шпорцев (живокость, аконит, льнянка, львиный зев). В полости шпорца накапливается нектар, который выделяется стенкой самого шпорца или специальными нектарниками.



**8.4.2. Простой околоцветник.** Он не дифференцирован на чашечку и венчик, состоит из совокупности однородных листков околоцветника. Если простой околоцветник состоит из зеленых листков, то он называется чашечковидным (крапива, конопля); если из иначе окрашенных — венчиковидным (гречиха, лук, тюльпан).

У нарциссов выросты простого венчиковидного околоцветника очень крупные, яркоокрашенные и образуют так называемый привенчик, или коронку, которая усиливает привлекательность цветка для опылителей.

У некоторых растений околоцветник бывает очень редуцирован и представлен в виде щетинок (камыш) или волосков (пушица) или он отсутствует (ива, тополь). Цветок, лишенный покрова, называется беспокровным или голым. Редукция околоцветника, как полагают, связана с приспособлением к ветроопылению.

К стерильным частям цветка относятся кроме чашелистиков и лепестков *нектарники*, характерные для насекомоопыляемых растений. В нектаре содержатся главным образом сахара. Нектарники имеют разнообразное происхождение и форму. Это могут быть участки железистой ткани на внутренней поверхности гипантия, на базальной части тычиночных нитей, отдельные желёзки в виде бугорков или кольцообразных валиков между тычинками и пестиком; иногда это диск в основании завязи или на ее верхушке под столбиком и т. д. Нектар экскретируется или через клеточную стенку и разорванную кутикулу, или через устьица у менее специализированных нектарников.

## 8.5. Андроцей

Андроцей — это совокупность тычинок (микроспорофиллов) одного цветка. Число тычинок в цветке различно: одна (орхидные, канновые), несколько сотен (мимозовые). Однако у большинства растений их сравнительно немного: у мотыльковых — десять, у пасленовых и астровых — пять, у лилейных — шесть, у ирисовых — три. Они обычно располагаются по спирали или образуют один-два круга. Как правило, число тычинок постоянно для вида. Тычинки могут быть свободными или сросшимися. По числу групп сросшихся тычинок различают разные типы андроеца: *однобратственный* — все тычинки в цветке срастаются в одну группу (люпин, камелия); *двубратственный* — тычинки срастаются в две группы (у многих бобовых девять тычинок срастаются, а одна остается свободной); *многобратственный* — многочисленные тычинки цветка срастаются в несколько групп (зверобой, огурец); *братственный* — остаются несросшимися. По длине относительно друг друга тычинки бывают равные, если все они подлине равны (тюльпан); *неравные*, если тычинки разной длины (водосбор олимпийский); *двусильные*, если из четырех тычинок две длинные, а две короткие (яснотковые); *трехсильные*, если из шести тычинок три более длинные (нарцисс гибридный); *четырёхсильные*, если из шести тычинок четыре более длинные (капустные).

**8.5.1. Строение тычинки.** Тычинка состоит из тычиночной нити, посредством которой она нижним концом прикреплена к цветоложу, и пыльника на ее верхнем конце. Тычиночная нить и пыльник имеют эпидерму с кутикулой и устьицами. Основная ткань тычиночной нити — паренхима; система межклетников развита слабо; в вакуолях клеток содержатся пигменты. В центре находится один проводящий пучок. Обычно тычиночные нити тонкие, длинные, в сечении округлые, но бывают и толстые, уплощенные, короткие (у многих луков). Они могут быть голыми или в разной степени опушенными (коровяк, многие гвоздичные). Пыльник имеет две половинки (теки), соединенные связником, который является продолжением тычиночной нити. Связник иногда продолжен в надсвязник, заметный в виде выступа над пыльником (барбарисовые). Каждая тека имеет два (реже одно) пыльцевых гнезда, или пыльцевых мешка (микроспорангия). Пыльник прикрепляется к нити основанием неподвижно, реже сочленяется в средней части и бывает качающимся (лилии, злаки, яснотка белая, толокнянка). В пыльнике происходят два важнейших процесса: микроспорогенез и микрогаметогенез. Микроспорогенез — образование микроспор в микроспорангиях (пыльцевых гнездах). Микрогаметогенез — развитие из микроспор мужского гаметофита, или пыльцевого зерна.

У некоторых растений (лен, аистник) часть тычинок становится стерильной. Такие бесплодные тычинки называют стаминодиями. Часто тычинки функционируют как нектарники (черника, голубика, гвоздичные).

**8.5.2. Пыльник.** На ранних стадиях онтогенеза пыльник состоит из однородных клеток, окруженных эпидермой. Затем под эпидермой дифференцируются тяжи археспориальной ткани. В результате деления клеток археспориальной ткани возникают наружный постенный (париетальный) слой клеток и внутренний слой спорогенных клеток микроспорангия.

Затем из париетального слоя в результате тангентального деления образуются следующие слои:

фиброзный, или эндотеций, лежащий непосредственно под эпидермой. Вероятно, именно он является самым наружным слоем стенки микроспорангия, а эпидерма — часть микроспорофилла. Таким образом, микроспорангий цветковых растений погружен под эпидерму микроспорофилла. Крупные клетки эндотеция не окаймляют внутреннюю часть гнезд. Содержимое их рано отмирает, а стенки клеток спирально утолщаются. При подсыхании клетки эндотеция сокращаются и таким образом способствуют вскрыванию пыльника. При этом у большинства растений у каждой теки возникает продольная трещина, проходящая вдоль перегородки между гнездами и вскрывающая сразу оба гнезда. У некоторых растений вскрывание пыльников происходит поперечной трещиной (манжетка, селезеночник), дырочками наверху (картофель, грушанка), клапанами (барбарис, лавр);

один—три слоя некрупных тонкостенных дегенерирующих клеток, содержимое их идет на питание микроспор, они расположены вокруг гнезда пыльника;

тапетум, или выстилающий слой, самый внутренний, образовавшийся из париетального слоя. Он также расположен кольцом вокруг гнезда пыльника. Характерная особенность его клеток — многоядерность (в каждой клетке два — четыре ядра) и некоторая растянутость в радиальном направлении. Клетки тапетума крупные, с большим количеством цитоплазмы. Когда начинают формироваться микроспоры, стенки клеток выстилающего слоя и дегенерирующих клеток разрушаются, содержимое их образует сплошную массу (периплазмодий), идущую на питание микроспор.

## 8.6. Микроспорогенез и микрогаметогенез

Процесс образования микроспор в микроспорангиях, которыми являются гнезда пыльника, называется *микроспорогенезом*. После ряда последовательных митотических делений клеток спорогенной ткани, заполняющей гнезда молодых пыльников, формируются диплоидные материнские клетки микроспор (микроспороциты). В результате редукционного деления (мейоза) каждого микроспороцита возникает четыре (тетрада) гаплоидных микроспор. Сформировавшаяся микроспора — это тонкостенная клетка с одним гаплоидным ядром. Чаще стадия тетрады кратковременна, и микроспоры быстро обособляются друг от друга. Реже сохраняются вместе, образуя тетрады пыльцевых зерен (рогоз, росянка, элодея, вересковые). У представителей орхидных и ластовневых в связи со специализированным насекомопопылением все пылинки остаются в единой компактной массе, называемой *полинием*.

Процесс образования из микроспоры мужского гаметофита (пылинка) называется *микрогаметогенезом*. Микроспора делится митотически, в результате чего из каждой микроспоры формируется пылинка, или пыльцевое зерно. Форма пыльцевых зерен весьма разнообразна: шаровидные, эллипсоидальные, нитевидные и т. д. Размеры варьируют от 2 мкм (незабудка) до 250 мкм (тыква). Совокупность пылинков, образующихся в гнездах пыльника, называют *пыльцой*. Пылинка представляет собой мужской гаметофит покрытосеменных растений. Она состоит из двух клеток и покрыта оболочкой (спородермой). Одна клетка маленькая — генеративная или спермагенная, вторая большая — клетка пыльцевой трубки, которую называют сифоногенной.

Иногда, еще до начала высевания пылинков из пыльника, генеративная клетка однократно делится, образуя два спермия (лишенные жгутиков гаплоидные гаметы). В таком состоянии пыльцевое зерно готово к оплодотворению. Сифоногенная клетка в дальнейшем преобразуется в пыльцевую трубку.

Стенка (спородерма) пыльцевого зерна устроена сложно. Она большей частью состоит из двух главных слоев: наружного (более толстого) — *экзины* и внутреннего (пектинового, тонкого) — *интины*.

Почти у всех растений, за исключением очень немногих, опыляемых под водой, пыльца, попав в воду, впитывает ее, набухает и от сильно возросшего тургорного давления лопаются. Поэтому в цветках имеется множество разнооб-

разных приспособлений для защиты пыльцы от дождя. У многих (смородина, ландыш, наперстянка, брусника, черника и др.) это достигается поникшим положением цветков. У некоторых растений цветки расположены под защитой листьев (липа, недотрога). Очень часто защиту пыльце обеспечивают лепестки венчика или листочки околоцветника, прикрывающие тычинки (бобовые, яснотковые, многие норичниковые, пузырчатковые, купальница и др.).

У касатиков (ирисов) тычинки спрятаны под лепестковидными лопастями рылец. В некоторых прямостоячих цветках тычинки находятся в трубочке венчика, имеющей такой узкий зев, что капли воды не могут туда проникнуть. У других растений в плохую погоду и на ночь (защита от росы) смыкаются лепестки венчика или листочки околоцветника (цветок закрывается) и защищают тычинки (шафран); у многих астровых (одуванчик, цикорий и др.) закрывается все соцветие- корзинка. У ряда растений при плохой погоде поникают отдельные цветки или все соцветие.

## 8.7 Гинецей

Гинецей — это совокупность плодолистиков или карпелл в цветке, образующих один или несколько пестиков. Пестик — наиболее существенная часть цветка, из которой формируется плод.

**8.7.1. Пестик** возник из плодолистика или плодолистиков вследствие смыкания и срастания их краев.

По форме пестик напоминает замкнутый сосуд, в котором развиваются надежно защищенные семязачатки. Обычно он состоит из трех частей: завязи, столбика и рыльца.

**8.7.1.1. Завязь** — это замкнутая нижняя расширенная полая, наиболее важная часть пестика, несущая семязачатки. Полость завязи или одногнездная, или разделена на несколько гнезд.

По характеру срастания с другими частями цветка различают верхнюю, полунижнюю и нижнюю завязи. Верхняя завязь располагается на цветоложе свободно, не срастаясь с другими частями цветка. В этом случае цветок называют *подпестичным*. У некоторых розовых, например, у шиповника, вишни, сливы и др., свободные завязи сидят глубоко в цветке, на дне кувшинчатого гипантия. Подобная завязь тоже верхняя, а цветок — *околопестичный*. Нижняя завязь срастается с другими частями цветка так, что ее нельзя выделить, не нарушая целостности цветка. В этом случае части цветка располагаются над завязью, поэтому цветок называют *надпестичным*.

Нижняя завязь чаще образуется в результате срастания гинецея с цветочной трубкой (смородина, крыжовник, яблоня, груша, рябина), которая, в свою очередь, формируется в результате срастания оснований околоцветника и тычинок. Реже (тыквенные, кактусовые, санталовые) нижняя завязь образована за счет срастания гинецея с цветоложем.

При полунижней завязи гинецей срастается с частями цветка до половины завязи (бузина, камнеломковые), и цветок называют *полу надпестичным*. Эволюционно верхняя завязь предшествовала нижней. Завязь выполняет функцию влажной камеры, предохраняющей семязачатки от высыхания, колебания температуры и поедания их насекомыми. В семязачатках происходят процессы мегаспорогенеза (образования мегаспор) и мегагаметогенеза (развития из мегаспор женского гаметофита).

Места в завязи, к которым прикрепляются семязачатки, называются *плацентами*, а расположение плацентов в завязи — *плацентацией*.

**8.7.1.2. Столбик** — тонкая цилиндрическая стерильная часть пестика, отходящая обычно от верхушки завязи. Он соединяет завязь и рыльце. Вытянутую часть пестика, образованного одним плодолистиком, точнее называть стилем, а столбик — это вытянутая часть пестика, который образован благодаря срастанию нескольких плодолистиков. Однако чаще в обоих случаях используют термин "столбик".

**8.7.1.3. Рыльце** — расширенная часть на верхушке столбика, предназначенная для восприятия пыльцы. Форма и величина рыльца разнообразны и обычно приспособлены к виду опыления. Столбик приподнимает рыльце вверх, что необходимо при некоторых механизмах опыления. У ряда растений столбик неразвит, а рыльце, находящееся на завязи, называют сидячим (мак).

Перед цветением и в течение его стенка завязи и столбик (или столбики) состоят преимущественно из паренхимы, которую пронизывают проводящие пучки; покровная ткань — эпидерма с кутикулой и устьицами.

Поверхность рыльца — эпидерма, клетки которой (с густой цитоплазмой и крупным ядром) часто имеют выросты в виде сосочков или коротких тесно переплетенных волосков для улавливания пыльцы. Клетки эпидермы выделяют стигматическую жидкость (углеводы, липиды, ферменты), в связи с чем эпидерму рыльца называют железистой. Клетки, расположенные под эпидермой, могут быть подобны ей по структуре протопласта и функциям, и в этом случае они вместе составляют железистую ткань, которая стимулирует прорастание пыльцы.

Характерная особенность строения пестика — развитие железистой ткани не только на рыльце, но и внутри пестика — по путям следования пыльцевых трубок. Эта ткань облегчает передвижение пыльцевых трубок через столбик и снабжает их питательными веществами, необходимыми для развития. Ее называют проводниковой, трансмиссионной или стигматоидной тканью (на основании цитологического и физиологического сходства с тканью рыльца); она состоит из нескольких слоев клеток.

Таким образом, структура пестика идеально приспособлена к опылению и оплодотворению.

В целом пестик по конструкции представляет собой новый орган, которого не было у менее прогрессивных форм высших растений. У голосеменных пыльца улавливается микропиле семязачатка, у покрытосеменных — специально приспособленной для этой цели частью пестика — рыльцем. Закрытая внут-

ренная полость (камера завязи) защищает семязачатки и происходящие в них процессы от неблагоприятных воздействий.

**8.7.2. Типы гинецея.** Гинецей, состоящий из одного плодолистика, называют *монокарпным*. При этом единственный плодолистик становится вогнутым, свертывается, края его сходятся и срастаются, образуя на месте сращения так называемый брюшной шов. В результате формируется одногнездная завязь с постенной плацентацией семязачатков. Гинецей, состоящий из нескольких свободных (несросшихся) плодолистиков, каждый из которых образует свой пестик, называют *апокарпным* (магнолия, лютик, земляника). В большинстве случаев в цветке находится один пестик, образованный при срастании нескольких плодолистиков, в результате чего возникает *ценокарпный* гинецей.

В зависимости от способа срастания плодолистиков различают несколько ценокарпных гинецеев: синкарпный, лизикарпный и паракарпный.

При формировании *синкарпного* гинецея края плодолистиков заворачиваются внутрь, срастаются там своими боковыми поверхностями и образуют одну завязь, разделенную на камеры, называемые гнездами. Срастающиеся боковые поверхности плодолистиков доходят до центра и образуют в завязи перегородки, делящие ее на число гнезд, равное числу плодолистиков (картофель, тюльпан). Плацентация в синкарпном гинецее центрально-угловая, так как плаценты в таких завязях находятся во внутренних углах гнезд завернувшихся сюда плодолистиков. У некоторых (пасленовые, вересковые) плаценты сильно разрастаются и далеко вдаются в полости гнезд завязи. Синкарпный гинецей происходит из апокарпного в результате бокового срастания сближенных апокарпных плодолистиков. Формирование *лизикарпного* гинецея начинается так же, как и синкарпного, т. е. плодолистики сначала срастаются между собой боковыми стенками, но затем они лизируются и не образуют перегородок. В результате этого образуется одногнездная завязь с колончатой плацентацией (первоцветные, гвоздичные).

*Паракарпный* гинецей формируется из синкарпного за счет срастания только краев соседних плодолистиков, вследствие чего образуется одногнездная завязь с постенной плацентацией. Паракарпный гинецей более экономичен, чем синкарпный, так как на плацентах больше семязачатков. Это усиливается у ряда растений, где плаценты сильно разрастаются и выпячиваются в полость завязи (маковые, тыквенные). У некоторых растений такие плаценты срастаются между собой, образуя в завязи ложные перегородки (капустные).

## 8.8 Семязачаток

Семязачатки — это небольшие образования, которые располагаются в завязи пестика. Число их в завязи у разных растений колеблется в широких пределах: от одного (пшеница, ячмень, слива, вишня, подсолнечник) до нескольких тысяч (мак) и миллионов (у орхидных). В семязачатке происходят следующие процессы: мегаспорогенез — формирование мегаспор; мегагаметогенез —

формирование женского гаметофита и процесс оплодотворения. После оплодотворения (реже без него) семязачаток развивается в семя.

Семязачаток формируется из меристематического бугорка, возникающего на плодолистике. В начале развития вокруг бугорка семязачатка в виде двух валиков закладываются зачаточные покровы. Сформированный семязачаток представляет собой многоклеточное образование с двумя, редко одним покровом. Место возникновения или прикрепления семязачатка к плодолистiku называется *плацентой*.

Развившийся семязачаток имеет: *фуникулюс*, или *семяножку*, посредством которого семязачаток прикрепляется к плаценте; *нуцеллус*, или *ядро семязачатка* (гомолог мегаспорангия); один или два интегумента (покрова) семязачатка, которые на верхушке нуцеллуса образуют канал, *микропиле*, или *пыльцевход*, *халазу* — противоположную микропиле базальную часть семязачатка, где нуцеллус и интегументы сливаются; рубчик. В зависимости от ориентации, взаимного расположения частей и степени изогнутости нуцеллуса различают пять основных типов семязачатка: ортотропный (прямой) — микропиле и фуникулюс расположены на противоположных концах оси семязачатка (гречишные, перечные, ореховые, ароидные);

анатропный (обратный или обращенный) — нуцеллус повернут по отношению к прямой оси семязачатка на  $180^\circ$ , вследствие чего микропиле и фуникулюс расположены рядом (у большинства Покрытосеменных);

гемитропный (полуповернутый) — семязачаток повернут на  $90^\circ$ , вследствие чего микропиле и нуцеллус расположены по отношению к фуникулюсу под углом  $90^\circ$  (некоторые первоцветные, норичниковые);

кампилотропный (односторонне изогнутый) — нуцеллус изогнут только односторонне микропилярным концом, поэтому микропиле и фуникулюс расположены рядом (мальвовые, бобовые);

амфитропный (двусторонне изогнутый) — нуцеллус двусторонне изогнут в виде подковы, при этом микропиле и фуникулюс расположены тоже рядом (тутовые, ладанниковые).

## 8.9. Мегаспорогенез и мегагаметогенез

Мегаспоры образуются в процессе мегаспорогенеза в нуцеллусе (мегаспорангий) семязачатка. Обычно в субэпидермальном слое нуцеллуса вблизи верхушки семязачатка (в области микропиле) появляется одна или несколько клеток археспория. Она (если археспорий одноклеточный) и становится непосредственно материнской клеткой мегаспор. Как и все растение, материнская клетка мегаспор имеет диплоидный набор хромосом. Затем в результате мейоза из нее возникает тетрада гаплоидных мегаспор. Таким образом, происходит мегаспорогенез. Чаще мегаспоры располагаются линейно от микропиле к халазе.

После этого начинается мегагаметогенез, т. е. формирование женского гаметофита — *зародышевого мешка*. Одна из мегаспор, обычно нижняя, нахо-

дящаяся ближе к халазе, делится быстрее, в результате чего развитие остальных трех мегаспор подавляется: они сплюсциваются, дегенерируют и рассасываются.

Проращивание мегаспоры и развитие женского гаметофита начинаются с разрастания ее клетки и трехкратного митотического деления ядра мегаспоры (первичного ядра зародышевого мешка). В конечном итоге в сильно растянутой клетке мегаспоры формируются восемь ядер, из которых четыре располагаются на ее микропилярном полюсе, четыре — на халазальном. Между ядрами происходит некоторая дифференцировка. С каждого полюса проросшей мегаспоры к ее центру отходит по одному ядру. Эти ядра называются полярными. Оставшиеся ядра обособляются в клетки. Одна из клеток на микропилярном полюсе отличается большим размером и преобразуется в яйцеклетку. Две рядом расположенные одинаковые клетки (синергиды) являются вспомогательными. Яйцеклетка вместе с синергидами образует яйцевой аппарат. Оставшиеся на халазальном (противоположном микропилярному) полюсе три клетки также обособляются. Эти клетки составляют группу антипод. В центре два полярных ядра сливаются, образуя вторичное (центральное) ядро зародышевого мешка.

В таком состоянии зародышевого мешка яйцеклетка и вторичное ядро готовы к оплодотворению.

## 8.10. Онтогенез цветка

**8.10.1. Цветение.** Сущность цветения состоит во вскрывании пыльников и функционировании рылец пестиков как органов, воспринимающих пыльцу. Цветение начинается с распускания цветков, т. е. с перехода от бутонизации к раскрытому околоцветнику. Распускание особенно заметно у цветков с ярким венчиком.

После опыления цветение завершается. Конец цветения может сопровождаться опадением частей цветков (чашелистиков, лепестков, тычинок), целых цветков или соцветий.

**8.10.2. Монокарпия и поликарпия.** Растения, которые цветут и плодоносят один раз в жизни, после чего погибают, называют монокарпическими или монокарпиками. К ним относятся все однолетние (лен, конопля, рожь, пшеница) и двулетние (редька, редис, капуста, свекла, морковь) растения.

У большинства многолетних растений цветение и плодоношение многократно повторяются в течение жизни. Их называют поликарпическими или поликарпиками. Лишь немногие многолетние растения являются монокарпиками, т. е. после первого цветения и плодоношения отмирают (некоторые агавы, бамбуки, пальмы, ферулы).

**8.10.3. Формула и диаграмма цветка.** Строение цветка можно выразить в виде формулы. При ее составлении пользуются следующими обозначениями: чашечка (*Calyx*) — *Ca*, венчик (*Corolla*) — *Co*, андроцей (*Androeceum*) — *A*, гинецей (*Gynoeceum*) — *G*, простой околоцветник (*Perigonium*) — *P*.



Типы цветков имеют также условные обозначения: обоеполюй - ♀ (этот значок в формуле обычно опускают), пестичный - ♀, тычиночный - ♂, актиноморфный - \*, зигоморфный -  $\uparrow$ , или  $\mid$ , асимметричный  $\uparrow$ ,  $\odot$  - цветок спиральный,  $\odot$  - цветок циклический.

Число членов каждой части цветка обозначают цифрами (пятилепестный венчик —  $Co_5$ , шестичленный андроцей —  $A_6$ , а в том случае, если их число в цветках одного и того же вида непостоянно (обычно больше 12), — значком  $\sim$  или  $>$ .

В случае срастания между собой одноименных членов число заключают в скобки (сросшийся пятичленный венчик —  $Co_{(5)}$ , двубратственный андроцей —  $A_{(5+4), 1}$ ). Если они расположены несколькими кругами, то цифры, указывающие на число членов в отдельных кругах, соединяют знаком "плюс" ( $P_{3+3}$ ).

При обозначении верхней завязи под цифрой числа плодолистиков ставят черточку, при обозначении нижней завязи ее ставят над цифрой. Например, формулы цветков: яблони —  $*Ca_5Co_5A_{\sim}G_{(5)}$ , гороха —  $\uparrow Ca_{(5)}Co_{1,2,2}A_{(5+4),1}G_{\perp}$ , лилии —  $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ , огурца —  $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(2),(2),1}; *Ca_{(5)}Co_{(5)}G_{(3)}$

Диаграммой называют схематическую проекцию цветка на плоскости, при этом цветок мысленно пересекается поперек перпендикулярно его оси. Принят единый способ ориентации диаграммы: ось соцветия вверху, а кроющий лист внизу. На диаграмме части цветка имеют условные обозначения.

Части околоцветника на диаграмме обозначаются дугами: чашелистики — с выступом на середине дуги, лепестки — без выступа. Тычинки обозначаются в форме поперечного разреза пыльника или тычиночной нити; гинецей — в виде поперечного разреза завязи. В случае срастания между собой отдельных членов фигуры, обозначающие их на диаграмме, соединяются дугами.

## 8.11. Соцветия

Соцветие — это система видоизмененных побегов покрытосеменного растения, несущих цветки. Биологическое преимущество соцветий перед одиночными цветками несомненно. Оно заключается в повышении гарантии перекрестного опыления как у энтомофильных, так и анемофильных растений. Любое соцветие имеет главную ось (ось соцветия) и боковые оси, которые или не разветвлены, или в разной степени ветвятся. Конечные их ответвления (цветоножки) несут цветки.

Оси соцветия делятся на узлы и междоузлия. На узлах соцветия располагаются прицветники, а на узлах цветоножки — прицветнички.

При классификации соцветий учитывают наличие и характер листьев, порядок ветвлений осей, способ нарастания осей, поведение апикальных меристем главной и боковых осей.

В зависимости от степени разветвления соцветия делят на простые и сложные. У простых соцветий на главной оси располагаются одиночные цветки

и, таким образом, ветвление не превышает двух порядков (гиацинт, черемуха, подорожник, первоцвет, подсолнечник). У сложных соцветий на главной оси расположены не одиночные цветки, а боковые оси частных (парциальных, или элементарных) соцветий, т. е. ветвление достигает трех, четырех и т. д. порядков (морковь, сирень, бирючина, калина, пшеница, мятлик). Нарастание осей может быть моноподиальным или симподиальным. При *моноподиальном* нарастании каждая ось формируется за счет деятельности апикальной меристемы, являясь побегом одного порядка. При этом боковые цветки расцветают снизу вверх (акропетально) или центростремительно, если "ось" сильно укорочена и блюдцевидно уплощена. Верхний боковой цветок раскрывается последним. Такие соцветия называют моноподиальными, рацемозными или ботрическими (лат. *racetus* — кисть, греч. ботрион — кисть). Моноподиальные соцветия имеются, например, у черемухи, пастушьей сумки.

При *симподиальном* нарастании оси являются составными, представляя собой совокупность побегов нескольких порядков. Первым раскрывается верхушечный цветок на оси первого порядка, вторым — на оси второго порядка и т. д. (базипетально). Иными словами, распускание цветков идет от верхушки к боковым ветвям, или центробежно, если оси расположены в одной плоскости. Такие соцветия — симподиальные, или цимозные (лат. цима — полужонтик), имеются, например, у картофеля, незабудки.

При описательной классификации соцветий, которую используют в справочниках, определителях и пособиях по систематике растений, учитывают два признака: характер (порядок) ветвления и способ нарастания осей.

Простые кистевидные соцветия (ботрические). Обычно это моноподиальные соцветия, классификация которых связана с длиной и формой главной оси, а также наличием или отсутствием и Длиной цветоножек.

**8.11.1. Простые соцветия с удлинённой осью.** *Кисть* (основной вариант простых соцветий) — ось тонкая с цветками на хорошо выраженных цветоножках более или менее одинаковой длины. Они бывают фреидозные (Фиалка трехцветная), брактеозные (люпин, черемуха), голые (капуста, сурепка), открытые (гиацинт), закрытые (Колокольчик персиколистный).

*Щиток* — соцветие, сходное с кистью, но у цветков которого Цветоножки разной длины (у нижних цветков они намного длиннее верхних), поэтому все цветки расположены в одной плоскости (груша).

*Колос* — производное кисти, отличающееся от нее сидячими цветками (подорожник, ятрышник).

*Сережка* — повислый колос, т. е. колос с мягкой осью, несущий однополые цветки; после цветения соцветие обычно целиком опадает (ива, тополь).

*Початок* — разновидность колоса, но с толстой мясистой осью (белокрыльник, аир, антуриум). Часто початок окружен листом разной формы и окраски, который называют покрывалом или крылом.

Простые соцветия с укороченной осью. *Зонтик* — производное кисти с сильно укороченной тонкой осью и цветками на цветоножках одинаковой длины (чистотел, примула, женьшень).

*Головка* — видоизмененный зонтик с сидячими или почти сидячими (с очень короткими цветоножками) цветками (клевер, люцерна хмелевая). Ось соцветия булавовидно расширена.

*Корзинка* — близка к головке. Характерна для представителей семейства Астровые. Укороченная ось корзинки разрастается в виде блюдца или конуса, на ней располагаются плотно сомкнутые мелкие сидячие цветки. Такая ось называется *ложем соцветия* (ее неудачно называют общим цветоложем, но цветоложе — ось цветка). Снизу и с боков ложе соцветия окружено оберткой, составленной сближенными прицветными листьями верховой формации. Строение листьев оберток очень разнообразно. Они защищают молодые, еще не раскрывшиеся корзинки, часто способствуют распространению плодов, цепляясь за шерсть животных благодаря крючковидной верхушке (лопух). Внешний вид корзинок имитирует облик одиночных цветков: обертка похожа на чашечку, яркие краевые цветки — на венчик. Поскольку корзинка — соцветие моноподиальное, распускание цветков в ней идет центростремительно — от периферии к центру.

### 8.11.2. Сложные соцветия.

**Ботрические.** Сложные ботрические соцветия могут быть как открытыми, так и закрытыми.

*Сложная кисть* — соцветие, у которого на удлинённой моноподиальной главной оси располагаются ботрические парциальные соцветия, являющиеся простыми кистями. В зависимости от степени ветвления, т. е. сложности парциальных соцветий, существуют разные типы сложных кистей. Двойная кисть — соцветие, у которого на главной оси располагаются простые кисти (донник, вероника простертая, чемерица зеленая). Тройная кисть — где простые кисти имеют оси не второго, а третьего порядка (вайда красильная, верблюжья колючка, хрен, алоэ крупноплодное).

*Сложный колос* — соцветие, морфологически близкое к двойной кисти. В нем на удлинённой главной оси располагаются простые колосья, которые называют колосками (пшеница, рожь, ячмень).

*Сложный зонтик* — другое производное двойной кисти. В нем главная ось укорочена, и на ней расположена розетка верховых листьев, называемая общей оберткой. Из пазух листьев выходят лучи сложного зонтика, завершающиеся парциальными соцветиями — простыми зонтиками, которые называют зонтичками. Цветки в зонтичках часто имеют выраженные прицветники, составляющие частную обертку (оберточку). Сложные зонтики свойственны многим растениям семейства Сельдереиные (морковь, петрушка, укроп, сельдерей). Это открытые соцветия, поэтому цветки в них распускаются центростремительно.

*Метелка* — отличается обильным ветвлением и тем, что нижние парциальные соцветия ветвятся гораздо сильнее верхних и сильнее развиты, вследствие чего имеет пирамидальную форму (мятлик, сирень, гортензия метельчатая).

Составные (агрегатные) соцветия. Характеризуются тем, что у них тип сложного соцветия отличается от типа частных соцветий. Например, метелка корзинок (полынь обыкновенная), кисть зонтиков (плющ обыкновенный), колос корзинок (сушеница лесная).

**Цимозные соцветия.** Цимоиды — закрытые соцветия, у которых главная ось не выражена, а парциальные соцветия развиваются только в непосредственной близости от верхушечного цветка, а остальные редуцированы. В цимоидах первыми раскрываются цветки, заканчивающие оси более низких порядков. Цимоиды разделяют в зависимости от числа боковых осей, сменяющих в ходе симподиального нарастания одну материнскую на три основных типа (монохазий, дихазий, плейохазий).

*Монохазий* (однолучевой верхоцветник) — такой цимоид, у которого каждая материнская ось несет одну дочернюю; в простейшем случае под цветком, завершающим ось предыдущего порядка, формируется один цветок следующего порядка. В зависимости от направления осей различают два типа монохазиев: завиток и извилина. *Завиток* (улитка) — все оси направлены в одну сторону (незабудка, красоднев); завиток с сильно укороченными осями называют клубком (грыжник голый).

*Извилина* — оси более высоких порядков возникают попеременно то в одну, то в другую сторону по отношению к осям более низких порядков (лапегрузия, норичник, петунья).

*Дихазий* (двухлучевой верхоцветник) — соцветие, у которого каждая ось предыдущего порядка несет две оси следующего порядка, т. е. под верхушечным цветком главной оси развиваются два парциальных соцветия (звездчатка, ясколка).

*Плейохазий* (многолучевой верхоцветник) — соцветие, у которого каждую ось предыдущего порядка сменяют более двух осей следующего порядка (родиола).

*Циатий* — особый тип цимозного соцветия с раздельнополыми цветками (молочайные). Циатий состоит из верхушечного пестичного цветка (редуцированного пестичного соцветия) и пяти тычинок (редуцированных пяти тычиночных парциальных соцветий). Он окружен оберткой, состоящей из кроющих листьев парциальных соцветий.

В сложных соцветиях нередко сочетаются разные способы нарастания осей.

*Тирсы* — сложные соцветия с моноподиально нарастающей главной осью и симподиально нарастающими боковыми соцветиями (цимоидами). Степень разветвления боковых соцветий уменьшается от основания к верхушке, придавая тирсу пирамидальную форму.

## 8.12. Опыление

Опыление — это перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Простейший и, вероятно, древнейший способ опыления у растений только с обоеполыми цветками — самоопыление, или автогамия (греч. авто — сам), при котором пыльца опыляет рыльце пестика того же цветка. При перекрестном опылении (аллогамия; греч. аллос — другой) пыльца опыляет рыльца других цветков. Различают две формы перекрестного опыления: гейтоногамия (греч. гейтон—сосед), когда оно происходит в пределах одного растения, но пыльца с одного цветка попадает на рыльце пестика другого; ксеногамия (греч. ксенос — чужой), или собственно перекрестное, когда пыльца с цветка одной особи переносится на рыльце пестика другой особи. С генетической точки зрения гейтоногамия равноценна автогамии, так как при этом варианте перекрестного опыления не происходит рекомбинации индивидуальных признаков.

**8.12.1. Самоопыление.** Играет важную роль в стабилизации признаков вида как средство размножения и расселения генетически однородных популяций, в селекции — при выведении чистых линий. Самоопылителями являются очень многие виды культурных растений: пшеница, ячмень, овес, просо, горох, фасоль, бобы, хлопчатник, лен, томат и др.

Самоопыление происходит как у раскрывшихся — хазмогамных (греч. хазма — трещина, зев) цветков (сельдерейные), так и у закрытых — клейстогамных (греч. клейстос — закрытый) цветков (арахис, фиалка, истод, кислица).

Однако биологические преимущества ксеногамии очевидны, так как при этом возрастают возможности рекомбинаций генетического материала и это способствует увеличению внутривидового разнообразия и дальнейшей приспособительной эволюции.

Для эволюционного процесса оптимально сочетание самоопыления и перекрестного опыления. Однако преобладает собственно перекрестное, собственное 90 % растений.

У ряда цветковых растений есть специальные приспособления морфологического и физиологического характера, предотвращающие или ограничивающие самоопыление. Рассмотрим некоторые из них.

Двудомность — наиболее надежное средство, препятствующее самоопылению. Однодомность устраняет автогамию, но не предохраняет от генетически равноценной ей гейтоногамии. Дихогамия (греч. дихе — на две части) — одновременное созревание пыльцы и рыльца в одном цветке. Дихогамия встречается в двух формах: протерандрия и протерогиния. Протерандрия — более раннее вскрывание пыльников, когда рыльце еще не созрело. Протерогиния — более раннее созревание рыльца, т. е. рыльце становится восприимчивым к пыльце, когда пыльники еще не вскрылись. Протерандрия встречается чаще (бобовые, астровые, гвоздичные, сельдерейные, мятликовые, осоковые); протерогиния цветки у норичниковых, гречихи, белены, гладиолуса, некоторых мятликовых и осок.

Гетеростилия (разностолбчатость) состоит в том, что у некоторых видов (первоцвет, дикорастущие виды гречихи, льна, некоторые бурачниковые, маревые) имеется два типа внешне похожих цветков, но различающихся по длине

столбиков и тычиночных нитей. У одних особей столбики пестиков длинные и пыльники располагаются низко в трубке венчика, у других — соотношение обратное.

Вероятно, при посещении особей с морфологически разными цветками пыльца высыпается на разные участки тела насекомого и соответственно может попасть затем только на соответствующее по высоте рыльце, т. е. из короткостолбчатого цветка в длинностолбчатый, и наоборот. Таким образом, гетеростилия служит защитой от гейтоногамии.

Самонесовместимость (самостерильность или физиологическая несовместимость) выражается в подавлении прорастания пыльцы на рыльце пестика той же особи при автогамии и гейтоногамии (некоторые сорта яблони и др.). В практике плодоводства для каждого такого сорта экспериментально определены сорта-опылители. Поэтому при закладке плодового сада рядом с самостерильными сортами сажают сорта-опылители. У насекомоопыляемых растений с обоеполыми цветками Морфологическим препятствием к самоопылению служит расположение пыльников и рылец, исключающее попадание пыльцы на рыльце. Так, например, в цветках норичниковых, яснотковых, астровых, колокольчиков, горечавок, лилий столбики далеко высовываются за пределы околоцветника, а тычинки находятся глубоко внутри него.

С другой стороны, часто осуществляется принцип "лучше самоопыление, чем никакого опыления", поэтому в цветках астровых, колокольчиков, горечавок и др. в случае отсутствия перекрестного опыления лопасти рылец, разрастаясь, загибаются вниз и соприкасаются с пыльцой.

**8.12.2. Перекрестное опыление.** Механизмы перекрестного опыления разнообразны. Их подразделяют на два основных типа: абиотическое — с помощью неживых факторов внешней среды и биотическое — с помощью животных. Абиотическое опыление связано, прежде всего, с переносом пыльцы ветром (анемофилия), а также водой (гидрофилия). Анемофилы — это главным образом растения открытых пространств. У них, как правило, цветки мелкие с невзрачным или редуцированным околоцветником; тычинки и рыльца пестиков выступают за его пределы; часто рыльца мохнатые, а их воспринимающая поверхность сильно увеличена. Пыльца очень легкая, благодаря чему слабыми токами воздуха она разносится на расстояние до 5 км и более. Пыльцы образуется очень много (например, одно растение кукурузы формирует 50 000 000 пылин). У некоторых ветроопыляемых растений, например у ржи, формируются качающиеся пыльники, которые в период цветения свисают на тонких длинных тычиночных нитях и рассеивают пыльцу. У анемофилов очень часто цветки собраны в многоцветковые соцветия.

Деревья и кустарники цветут до того, как развернутся листья.

*Гидрофилия* свойственна главным образом водным растениям с цветками, целиком погруженными в воду (роголистники, наяда, морская трава). У них пыльники часто нитевидные или червеобразные, что облегчает передвижение в воде и опыление; они лишены экзины, предохраняющей от высыхания.

В зависимости от агентов различают следующие виды биотического опыления: перенос насекомыми — энтомофилия, птицами — орнитофилия, летучими мышами — хироптерофилия и др.

*Энтомофилия.* Насекомыми опыляется около 70 % всех покрытосеменных растений. Они сыграли важнейшую роль в эволюции цветка, которая шла по пути тесного приспособления цветка и насекомого друг к другу. Иногда связь становится столь тесной, что растение оказывается в полной зависимости от опылителя и не в состоянии произрастать при отсутствии опылителя.

*Орнитофилия.* В тропиках цветки многих растений опыляют мелкие птицы (колибри, медососы), питающиеся нектаром. Цветки таких растений обычно крупные, ярко-красной окраски, которую лучше различают птицы; вырабатывают значительное количество водянистого нектара.

### 8.13. Оплодотворение

Между опылением и оплодотворением (слиянием гамет) у разных растений проходит определенное время: у большинства растений — до двух суток, у кок-сагыза — 15...45 мин, у орешника — три-четыре месяца. Оплодотворению предшествует прорастание пылинки, которое начинается с выхода из апертуры пыльцевой трубки. По мере ее роста по столбику пестика в ее растущий конец переходят ядро сифоногенной клетки и два спермия. Достигнув завязи, пыльцевая трубка направляется к семязачатку и проникает в него чаще всего через микропиле.

После проникновения в зародышевый мешок пыльцевой трубки оболочка на ее кончике разрывается и ее содержимое изливается внутрь. При этом один из спермиев сливается с яйцеклеткой, образуя диплоидную зиготу, а второй — с центральным (вторичным) ядром зародышевого мешка, образуя триплоидное ядро, из которого формируется запасаящая ткань — эндосперм. Так происходит *двойное оплодотворение*, характерное только для покрытосеменных. Прочие клетки зародышевого мешка (синергиды и антиподы) дегенерируют.

Двойное оплодотворение было открыто русским ботаником С. Г. Навашиным в 1898 г. при исследовании эмбриогенеза у лилии лесной и было оценено как одно из крупнейших открытий в области естественных наук XIX в. Биологическое значение двойного оплодотворения очень велико.

В отличие от голосеменных, у которых довольно мощный гаплоидный эндосперм развивается до оплодотворения, у покрытосеменных триплоидный эндосперм формируется только после оплодотворения. Этим достигается существенная экономия энергетических ресурсов организма. Семязачатки покрытосеменных, не обремененные запасаящей питательной тканью впрямь, развиваются гораздо быстрее, чем у голосеменных.

## Вопросы для самоконтроля

1. Что такое цветок? Из каких частей он состоит? Каковы их функции?
2. Что такое опыление? Какие типы опыления известны?
3. Какие приспособления препятствуют самоопылению?
4. Какие бывают группы соцветий? В чем их принципиальное отличие?
5. Что такое микроспорогенез и мегаспорогенез? Что является гомологом мегаспорангия?
6. Что такое микрогаметогенез и мегагаметогенез?
7. Что является гомологом мужского гаметофита?
8. Чему гомологичен зародышевый мешок?

### Резюме.

Существует два типа размножения: половое и бесполое. При половом размножении особи нового поколения появляются при участии двух физиологически различных организмов. Процесс слияния гамет называется оплодотворением. Растение, на котором образуются гаметы, — гаметофит. Процесс формирования гамет — гаметогенез — происходит в особых органах — гаметангиях. Гаметофиты равноспоровых растений обоеполые, несут мужские и женские гаметангии. У разноспоровых растений из микроспор развиваются гаметофиты с мужскими гаметангиями, а из мегаспор — с женскими. В жизненном цикле каждого растения, имеющего половое размножение, существует смена ядерных фаз — гаплоидной и диплоидной. Переход от гаплоидного состояния к диплоидному происходит в результате полового процесса при образовании зиготы; от диплоидного к гаплоидному — в результате мейоза обычно при спорообразовании. Оплодотворение и мейоз взаимосвязаны, это две стороны жизненного процесса, поддерживающие постоянство числа хромосом. У высших растений и ряда водорослей происходит чередование поколений — бесполого (спорофита) и полового (гаметофита). На диплоидном спорофите за счет мейотического деления образуются гаплоидные споры. Из споры развивается гаплоидный гаметофит, производящий гаплоидные гаметы. При их слиянии в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом. Из зиготы вновь развивается диплоидный спорофит.

Собственно бесполое размножение происходит при помощи специализированных клеток — *спор*, при прорастании которых развиваются новые особи. Вегетативное размножение - увеличение числа особей за счет отделения жизнеспособных частей вегетативного тела и их последующей регенерации (восстановления до целого организма).

Цветок — это сложный репродуктивный орган покрытосеменных (цветковых) растений. Цветок имеет ось, или цветоложе, несущее листочки околоцветника, тычинки и пестик или пестики. Пестик состоит из одного или нескольких плодолистиков. Главные части пестика — замкнутая завязь с семязачатками внутри и воспринимающее пыльцу рыльце. Принципиальное отличие цветка от шишки голосеменных состоит в том, что семязачатки находятся



внутри завязи и пыльца попадает при опылении на рыльце, а не непосредственно на семязачаток. Двойной околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик. Простой околоцветник не дифференцирован на чашечку и венчик, состоит из совокупности однородных листков околоцветника. Если простой околоцветник состоит из зеленых листков, то он называется чашечковидным (крапива, конопля); если из иначе окрашенных — венчиковидным (гречиха, лук, тюльпан).

Андроцей — это совокупность тычинок (микроспорофиллов) одного цветка. Тычинка состоит из тычиночной нити, посредством которой она нижним концом прикреплена к цветоложу, и пыльника на ее верхнем конце.

Процесс образования микроспор в микроспорангиях, которыми являются гнезда пыльника, называется *микроспорогенезом*. Процесс образования из микроспоры мужского гаметофита (пылинки) называется *микрогаметогенезом*.

Гинецей — это совокупность плодолистиков или карпелл в цветке, образующих один или несколько пестиков. Пестик — наиболее существенная часть цветка, из которой формируется плод, возникает из плодолистика или плодолистиков вследствие смыкания и срастания их краев. Завязь — это замкнутая нижняя расширенная полая, наиболее важная часть пестика, несущая семязачатки. Столбик — тонкая цилиндрическая стерильная часть пестика, отходящая обычно от верхушки завязи. Рыльце — расширенная часть на верхушке столбика, предназначенная для восприятия пыльцы.

Гинецей, состоящий из одного плодолистика, называют *монокарпным*, состоящий из нескольких свободных (несросшихся) плодолистиков, каждый из которых образует свой пестик, называют *апокарпным*, образованный при срастании нескольких плодолистиков, называют *ценокарпным*. В зависимости от способа срастания плодолистиков различают несколько ценокарпных гинецеев: синкарпный, лизикарпный и паракарпный.

Семязачатки — это небольшие образования, которые располагаются в завязи пестика. В семязачатке происходят: мегаспорогенез — формирование мегаспор; мегагаметогенез — формирование женского гаметофита и процесс оплодотворения. После оплодотворения (реже без него) семязачаток развивается в семя. В зависимости от ориентации, взаимного расположения частей и степени изогнутости нуцеллуса различают пять основных типов семязачатка: ортотропный (прямой) — микропиле и фуникулюс расположены на противоположных концах оси семязачатка; анатропный (обратный или обращенный) — нуцеллус повернут по отношению к прямой оси семязачатка на  $180^\circ$ , вследствие чего микропиле и фуникулюс расположены рядом; гемитропный (полуповернутый) — семязачаток повернут на  $90^\circ$ , вследствие чего микропиле и нуцеллус расположены по отношению к фуникулюсу под углом  $90^\circ$ ; кампитропный (односторонне изогнутый) — нуцеллус изогнут только односторонне микропилярным концом, поэтому микропиле и фуникулюс расположены рядом; амфитропный (двусторонне изогнутый) — нуцеллус двусторонне изогнут в виде подковы, при этом микропиле и фуникулюс расположены тоже рядом.

Мегаспоры образуются в процессе мегаспорогенеза в нуцеллусе (мега-спorangий) семязачатка. После этого начинается мегагаметогенез, т. е. формирование женского гаметофита — *зародышевого мешка*.

Сущность цветения состоит во вскрывании пыльников и функционировании рылец пестиков как органов, воспринимающих пыльцу.

Строение цветка можно выразить в виде формулы и диаграммы. Диаграммой называют схематическую проекцию цветка на плоскости, при этом цветок мысленно пересекается поперек перпендикулярно его оси. Принят единый способ ориентации диаграммы: ось соцветия вверху, а кроющий лист внизу.

Соцветие — это система видоизмененных побегов покрытосеменного растения, несущих цветки. При классификации соцветий учитывают наличие и характер листьев, порядок ветвлений осей, способ нарастания осей, поведение апикальных меристем главной и боковых осей. В зависимости от степени разветвления соцветия делят на простые и сложные.

Опыление — это перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Самоопыление играет важную роль в стабилизации признаков вида как средство размножения и расселения генетически однородных популяций, в селекции — при выведении чистых линий. Перекрестного опыления подразделяют на два основных типа: абиотическое — с помощью неживых факторов внешней среды и биотическое — с помощью животных.

Двойное оплодотворение было открыто русским ботаником С. Г. Навашиным в 1898 г. при исследовании эмбриогенеза у лилии лесной и было оценено как одно из крупнейших открытий в области естественных наук XIX в. После проникновения в зародышевый мешок пыльцевой трубки оболочка на ее кончике разрывается и ее содержимое изливается внутрь. При этом один из спермиев сливается с яйцеклеткой, образуя диплоидную зиготу, а второй — с центральным (вторичным) ядром зародышевого мешка, образуя триплоидное ядро, из которого формируется запасаящая ткань — эндосперм. Так происходит *двойное оплодотворение*, характерное только для покрытосеменных. Прочие клетки зародышевого мешка (синергиды и антиподы) дегенерируют. У покрытосеменных триплоидный эндосперм формируется только после оплодотворения.

**Учебный модуль 2 "Морфология семенных растений"**  
**Модульная единица 4 "Размножение и воспроизводство"**  
**Учебный элемент 9 "Семя и плод"**

**Аннотация.** Семя — высокоспециализированный орган размножения. Эндосперма. Зародыш, семенная кожура, специализированная запасающая ткань. Амфимиксис - развитие зародыша и семян после двойного оплодотворения. Апомиксис - развитие зародыша и семян без оплодотворения. Плод — репродуктивный орган покрытосеменных, обеспечивающий семенное размножение растений. Партенокарпия — образование на растении плодов без оплодотворения. Простой плод - монокарпный, ценокарпный и псевдомонокарпный гинецей. Сборный, или сложный. Соплодие.

**Ключевые слова.** Семя. Зародыш. Эндосперм. Плод. Простые плоды. Сборные плоды. Соплодия

**Вопросы лекции**

9.1. Семя .....	212
9.1.1. Развитие семени .....	212
9.1.2. Формирование зародыша .....	212
9.1.3. Формирование эндосперма .....	212
9.1.4. Семенная кожура .....	213
9.1.5. Морфологические типы семян .....	214
9.1.6. Прораствание семян .....	214
9.2. Плод .....	216
9.2.1. Развитие и строение .....	216
9.2.2. Классификация плодов .....	217
9.2.2.1. Простые плоды .....	218
9.2.2.2. Сборные плоды .....	222
9.2.2.3. Соплодия .....	223
Вопросы для самоконтроля .....	223
Резюме .....	224

## 9.1. Семя

**9.1.1. Развитие семени.** Семя — высокоспециализированный орган размножения и расселения растений, развивающийся обычно после оплодотворения из семязачатка. Первоначально семя находится внутри плода, который защищает его до прорастания. Семя со стенкой плода связано семяножкой, след от которой (рубчик) сохраняется на поверхности семени. Зрелое семя состоит из зародыша, семенной кожуры и специализированных запасющих тканей (если они есть).

**9.1.2. Формирование зародыша.** Зигота (оплодотворенная яйцеклетка) переходит в состояние покоя, длительность которого у разных растений неодинакова и колеблется от нескольких часов до нескольких месяцев. Первое деление приводит к формированию двух клеток: базальной (со стороны микропиле) и терминальной (со стороны середины зародышевого мешка). Базальная клетка делится в поперечном направлении и формирует подвесок (суспензор), который прикрепляет собственно зародыш к стенке зародышевого мешка и вдвигает его в полость зародышевого мешка, заполняемую эндоспермом. Самая верхняя крупная клетка- подвеска играет роль гаустория. Из терминальной клетки развивается собственно зародыш. Эта клетка делится двумя взаимно перпендикулярными перегородками и образует четыре клетки. Каждая из них делится еще раз, образуя восемь клеток. В результате последующего деления развивается шарообразное тело предзародыша, состоящее из мелких клеток. Далее зародыш на верхушке становится плоским, и по обе стороны закладываются два бугорка. У двудольных растений бугорки, симметрично развиваясь, образуют два зародышевых листа (две семядоли), у однодольных одна семядоля развивается энергичнее, а другая отстает в росте. Асимметрично развившаяся семядоля продолжает свой рост и занимает верхушечное положение, а другая остается рудиментарной. У двудольных конус нарастания побега располагается между двумя семядолями, у однодольных он смещен в бок. Конус нарастания побега вместе с зачаточными листьями формирует почечку зародыша семени. Под семядолями формируются подсемядольное колено (гипокотиль) и зародышевый корешок, обращенный к микропиле. У многих орхидей, а также паразитов и сапрофитов зародыш очень мал и состоит из однородных клеток.

**9.1.3. Формирование эндосперма** — оплодотворенное центральное ядро зародышевого мешка, не проходя периода покоя, делится и дает начало триплоидному эндосперму.

Деление центрального ядра без периода покоя и формирование эндосперма раньше зародыша биологически понятно, так как он служит основным источником питания для развивающегося зародыша. Вначале эндосперм активно передает зародышу вещества, поступающие в созревающее семя от материнского организма, но вскоре его активность затухает и в нем откладываются запасные питательные вещества.

Эндосперм зрелого семени — это обычно крупноклеточная запасаящая ткань. В зрелых семенах разных растений соотношение размеров зародыша и эндосперма, очертания и положение самого зародыша в семени сильно варьируют.

У одних (магнолиевые, лилейные) зародыш мал, а эндосперм занимает почти весь объем семени, у других (яблоня, миндаль) крупный зародыш частично поглощает эндосперм, от которого остается тонкий наружный слой под семенной кожурой. Следующий вариант, когда в процессе развития зародыш полностью поглощает эндосперм. В этом случае зрелое семя состоит только из зародыша и семенной кожуры (бобовые, тыквенные, астровые). В таких семенах запасы питательных веществ сосредоточены в семядолях зародышей, поэтому они крупные, мясистые и составляют их большую часть.

В процессе развития зародышевого мешка, а затем зародыша и эндосперма нуцеллус семязачатка обычно полностью исчезает, так как его запасные вещества потребляются развивающимися частями сначала семязачатка, а потом семени. Однако у некоторых растений нуцеллус сохраняется в зрелом семени, превращаясь в запасящую ткань — перисперм, лежащий под кожурой семени. В таком случае семя состоит из зародыша, эндосперма, перисперма и семенной кожуры (кувшинка, кубышка, черный перец).

У некоторых растений семейств Гвоздичные, Маревые эндосперм в зрелом семени поглощается целиком, а перисперм остается и разрастается.

Таким образом, запасные питательные вещества в семенах могут быть либо вне зародыша, в специальных запасящих тканях (эндосперм и перисперм), либо в самом зародыше (в его семядолях). У подавляющего большинства цветковых растений эндосперм в зрелом семени имеется.

**9.1.4. Семенная кожа** (спермодерма) развивается из интегументов семязачатка. Она многослойна и присутствует в семени всегда. Протопласты наружных клеток кожуры отмирают, и клетки заполняются смолистым веществом, а стенки опробковывают, одревесневают, кутинизируются. Внутренние слои клеток остаются тонкостенными. Главные функции спермодермы — защита зародыша от механических повреждений, чрезмерного высыхания и преждевременного насыщения влагой и прорастания. Кроме того, она может способствовать распространению семян. Ее толщина и плотность связаны с характером околоплодника. Если околоплодник прочен и плод невскрывающийся, то семенная кожа тонкая (слива, подсолнечник); в других случаях она толстая, кожистая (бобовые, бьюнковые, норичниковые, хлопчатник, виноград). На спермодерме семян, высыпающихся из многосеменных плодов, виден рубчик. На коже также можно заметить небольшое отверстие — семявход (микропиле семязачатка), через которое проникает вода при набухании семени. К нему обычно обращен кончик зародышевого корешка, через который он выходит при прорастании, разрывая семенную кожуру.

У ряда растений на спермодерме есть утолщение, называемое *семенным швом*. Он возникает в результате срастания семяножки с интегументами у семян, развившихся из амфитропных семязачатков.

Выросты семенной кожуры (ариллоиды) в виде волосков (ива, тополь), крыльев (левкой, гладиолус), ярко окрашенных мясистых придатков (бересклет) способствуют распространению семян ветром или животными. Мясистый вырост семяножки в виде валика, гребешка и т. д., обрастающий семя частично или полностью, плотно прилегающий к семенной кожуре, но не срастающийся с ней, получил название присемянника или ариллюса (чистотел, копытень, мускатный орех). Ариллюс способствует распространению семян муравьями и птицами.

**9.1.5. Морфологические типы семян.** Классификация семян связана с местом локализации запасных питательных веществ. Различают четыре типа семян: с эндоспермом, с эндоспермом и периспермом, с периспермом, без эндосперма и перисперма.

Развитие зародыша и семян после двойного оплодотворения получило название "амфимиксис" (греч. амфи — с обеих сторон). Апомиксис (бесполо-семянность, или агамоспермия) — развитие зародыша и семян без оплодотворения. Апомиксис установлен у представителей 43 семейств. Чаще всего он встречается у розовых, рутовых, пасленовых, астровых, мятликовых.

В случае апомиксиса при мегаспорогенезе, как правило, мейоз не происходит, поэтому все клетки зародышевого мешка диплоидны. При апомиксисе зародыш может образоваться из яйцеклетки (партеногенез), из любой другой клетки зародышевого мешка (апогамия), из клеток нуцеллуса, интегументов, халазы (апоспория, или адвентивная эмбриония). Иногда в одном семени развивается несколько зародышей (многозародышевость, или полиэмбриония).

При истинной полиэмбрионии несколько зародышей развиваются из одной зиготы в результате аномального ее деления и вследствие расщепления предзародыша (кувшинка, некоторые тюльпаны). При ложной — зародыши образуются либо в результате развития не одной из четырех мегаспор, как обычно, а нескольких (манжетка, лилия); либо в результате развития в семязачатке нескольких зародышевых мешков (земляника, пиретрум); либо в результате апоспории (цитрусовые).

Партенокарпия — образование на растении плодов без оплодотворения. Партенокарпические плоды бессемянные или содержат семена без зародышей. Растения, у которых развиваются только бессемянные плоды, размножают вегетативно. Партенокарпия известна у многих культурных растений (яблоня, груша, виноград, томат, мандарин, банан). Она имеет большое хозяйственное значение, так как партенокарпические плоды отличаются кроме бессемянности сочностью, мясистостью и хорошими вкусовыми качествами.

**9.1.6. Прораствание семян.** Партенокарпия — образование на растении плодов без оплодотворения. Партенокарпические плоды бессемянные или содержат семена без зародышей.

У немногих растений семена прораствают до опадения в плодах, находящихся на материнской особи (естественное живорождение — вивипария). Это характерно для растений мангровых зарослей на побережьях океанов, периоди-

чески заливаемых водой. Например, у ризофоры и авиценнии прямо на материнском растении в плоде образуется проросток длиной до 50...70 см.

Прорастанию семени предшествует его набухание — процесс, связанный с поглощением большого количества воды и обводнением тканей семени. Одновременно с поглощением воды активизируются ферменты, которые переводят запасные вещества семени в легкоусвояемую, доступную для зародыша форму. В результате усиленного питания начинают расти все органы зародыша. Первым обычно прорывает кожуру и выступает наружу из микропилярного отверстия зародышевый корешок, дающий начало главному корню. Вслед за ним трогаются в рост верхушечная почечка, формируя главный побег растения. Так зародыш превращается в проросток, развитие которого длится до появления первого срединного листа.

Тип прораствания семян определяет характер роста зародыша, строение семядолей и рост гипокотилия. Различают надземное и подземное прораствание. При надземном прораствании семядоли выносятся в воздушную среду и зеленеют. Вынос семядолей над почвой у двудольных чаще происходит за счет удлинения гипокотилия (фасоль, тыква, клеццевина, подсолнечник, редис, липа, ясень, клен) либо в результате разраствания черешков семядолей (аконит, ломонос). Удлиняющийся гипокотиль растет неравномерно, образуя петлеобразный изгиб, который пробивает слой почвы, а верхушка побега скрыта между семядолями. Гипокотиль, выйдя на поверхность, выпрямляется и вытаскивает семядоли. В случае разраствания черешков почечка может оставаться в почве под защитой их сближенных, а иногда и сросшихся оснований. При надземном прораствании однодольных (лук, вороний глаз) выход семядоли на поверхность иной: за счет вставочного роста основания самой семядоли, которая петлеобразно изгибается, и при отсутствии роста гипокотилия.

При подземном прораствании семядоли не выносятся наружу, а остаются в почве и служат либо вместилищем запасных питательных веществ, либо гаусторием, передающим их из запасающих тканей проростку (горох, дуб, настурция, пшеница, кукуруза). При подземном прораствании рост гипокотилия ограничен. Побег сразу начинает расти вверх, а у однодольных — еще и частью семядоли. При этом почечка у двудольных защищена плотно сомкнутыми низовыми листьями. Эти низовые листья не только защищают конус нараствания побега, но и пробивают почву.

На первых этапах развития проросток питается органическими веществами, запасенными в семени, т. е. гетеротрофно. С появлением первого срединного листа проросток превращается в растение<sup>^</sup>, которое начинает самостоятельно синтезировать органические вещества. Однако некоторое время оно еще продолжает пользоваться запасами семени, т. е. питание его на этом этапе смешанное. И только позже оно полностью переходит к автотрофному питанию, свойственному зеленым растениям.

## 9.2. Плод

*Плод* — репродуктивный орган покрытосеменных, обеспечивающий семенное размножение растений. Он предназначен для формирования, защиты и распространения семян. Плод развивается из цветка, как правило, после оплодотворения, но может образовываться и в результате апомиксиса.

После цветения чашелистики, лепестки и тычинки опадают, затем подсыхает и опадает столбик, а завязь интенсивно развивается и преобразуется в плод. У ряда растений при плоде могут сохраняться чашелистики (яблоня, гравилат, горох, шалфей), лепестки (огурец), листочки простого околоцветника (морозник), столбик пестика (гравилат, герань). В образовании плода также могут участвовать цветочная трубка и цветоложе. Поэтому иногда говорят, что плод — это зрелый цветок. В других систематических группах растений нет органов, гомологичных плоду.

**9.2.1. Развитие и строение.** В образовании плода главную роль играет гинецей, и прежде всего завязь. В процессе развития плода из стенки завязи формируется стенка плода — *околоплодник* (перикарп, или перикарпий; греч. пери — около, карпос — плод).

У растений с нижней завязью перикарп в той или иной степени сливается с некарпеллярными частями плода (цветочной трубкой, цветоложем, трубкой чашечковидного околоцветника). Особого термина для обозначения этой сложной структуры нет, и термин "стенка плода" применяется к плодам как из верхней, так и из нижней и полунижней завязей.

Стенка завязи состоит из слабодифференцированных паренхимных клеток, проводящих тканей, а также наружной и внутренней эпидерм. В процессе созревания часто наблюдается увеличение числа клеток перикарпия. Его основная ткань остается сравнительно гомогенной (однородной) или дифференцируется на механические ткани и паренхиму, в клетках которой накапливаются крахмал, сахара, белки, жирные масла, витамины и т. д. Перикарп обычно составляет основную массу плода. В нем выделяют три сравнительно четкие зоны: наружную, среднюю и внутреннюю. Наружная зона называется внеплодником или экзокарпием; средняя — межплодником или мезокарпием; внутренняя — внутриплодником или эндокарпием. Наиболее четко все три зоны можно различить, например, в плоде сливы или вишни: тонкий наружный слой — экзокарпий, съедобная сочная мякоть плода — мезокарпий, твердая косточка из каменистой ткани, окружающая единственное семя, — эндокарпий.

Нередко эти зоны околоплодника различаются слабо.

Размеры плода увеличиваются благодаря двум процессам: делению клеток и их растяжению, которые чаще идут последовательно один за другим. Такая закономерность характерна для плодов цитрусовых, яблоневых. Однако у авокадо деление клеток продолжается в течение всего периода развития плода.

Многие плоды увеличиваются в объеме в значительной степени вследствие того, что в сочной паренхиме развиваются межклетники. В яблоках, например, воздушные полости занимают около 25 % объема, поэтому в конце



развития плода его объем увеличивается быстрее, чем масса; у винограда, напротив, масса плода возрастает быстрее, чем объем.

Строение стенки плода (околоплодника) — стенка плода может быть сухой и сочной (мясистой), часто суккулентной. Плоды в зависимости от структуры стенки делят на две группы: сухие и сочные. Сухие плоды бывают вскрывающимися или невскрывающимися, смотря по тому, вскрывается (растрескивается) стенка плода после созревания или нет.

*Стенка сухого плода* — если завязь, дифференцирующаяся в сухой плод, содержит несколько семязачатков, плод, как правило, при созревании вскрывается. По мере созревания плода перикарп подсыхает. Разная степень высыхания паренхимной и склеренхимной тканей перикарпа создает напряжение, вызывающее его вскрывание, которое в зависимости от типа плода (листовка, боб, стручок, коробочка и др.) происходит неодинаково.

*Стенка сочного плода* — в эволюции сочные плоды появились как производные сухих. Стенка сочного плода может развиваться либо из стенки завязи (перикарпа), либо из стенки завязи, сросшейся с цветочной трубкой или с вогнутым цветоложем.

У сочного плода вся стенка завязи или ее наружная часть (исключая эпидерму) дифференцируется в паренхимную ткань, клетки которой сохраняют свои протопласты и в зрелом плоде. Стенка незрелого сочного плода имеет плотную текстуру, однако по мере созревания плода она становится мягче. Это размягчение обусловлено химическими изменениями, происходящими в протопластах клеток, а также в структуре их стенок. Иногда клетки отделяются друг от друга вследствие расслизнения межклеточного вещества, т. е. происходит естественная мацерация.

Созревание сочных плодов, как правило, сопровождается изменением окраски. В клетках молодых зеленых плодов, особенно в периферийных слоях, имеются многочисленные хлоропласты. У одних видов переход к желтой, оранжевой или красной окраске плодов происходит в связи с разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов, у других — в клетках созревающих плодов накапливаются антоцианы, придающие тканям разнообразные оттенки красного, пурпурного, фиолетового или синего цвета. Пигменты распределяются равномерно в тканях плода или сосредоточены в периферийных слоях клеток.

**9.2.2. Классификация плодов.** Морфогенетическая классификация плодов основана на типе гинецея. По этому признаку их делят на четыре главных типа:

апокарпии образуются из цветков с архаичным апокарпным гинецеем. Из каждого свободного простого пестика одного цветка формируется отдельный плод;

монокарпии возникают из цветков, имеющих монокарпный гинецей. Они генетически родственны апокарпиям и образовались в результате редукции плодолистиков до одного;

ценокарпии (синкарпий, лизикарпий и паракарпий) формируются из цветков с ценокарпным гинецеем;

пиренарии — это ценокарпии с твердым эндокарпом (косточкой), который окружает семя, а число косточек и их расположение в перикарпе свидетельствуют об исходном типе гинецея.

Каждый из названных типов подразделяют на подчиненные группы в соответствии с их эволюционными тенденциями. В целом морфогенетическая классификация достаточно сложна и трудно применима при определении растений. Поэтому рассмотрим искусственную классификацию плодов, основанную главным образом на признаках внешней морфологии.

Простой плод развивается из завязи только одного пестика (монокарпный, ценокарпный и псевдомонокарпный гинецей). Это самая многочисленная группа плодов.

Сборный, или сложный, плод формируется из завязей нескольких свободных пестиков одного цветка (апокарпный гинецей).

Соплодие — это сросшиеся в единое целое несколько или много плодов, образовавшихся из цветков одного соцветия.

В основу дальнейшей классификации простых и сборных плодов положены следующие признаки: консистенция околоплодника (сухие и сочные плоды), число семян (многосемянные и односемянные плоды), вскрывание околоплодника (невскрывающиеся и вскрывающиеся плоды), способ вскрывания, число плодолистиков, образующих плод. Вскрывание плода — это освобождение семян до их прорастания из сухих многосемянных плодов.

Вскрывание происходит продольными щелями по брюшному, спинному швам или по поверхности плодолистика. Иногда простые плоды распадаются на части. Дробные плоды распадаются продольно в плоскости срастания плодолистиков. При этом образуются односемянные мерикарпии (греч. мерос — часть), как у многих сельдерейных. Членистые плоды распадаются поперечно в плоскости, перпендикулярной продольной оси плодолистика, в месте формирования ложных перегородок (некоторые бобовые и капустные).

#### **9.2.2.1. Простые плоды**

**Коробочковидные плоды** — эти плоды с сухим околоплодником, многосемянные, вскрывающиеся.

*Листовка* — одногнездный плод, образованный одним плодолистиком, вскрывается одной щелью по брюшному шву, семена прикрепляются вдоль брюшного шва (сокирки).

*Боб* — одногнездный плод, образованный одним плодолистиком, вскрывается двумя щелями по брюшному и спинному швам от верхушки к основанию. Семена прикрепляются вдоль брюшного шва (чина, люпин, горошки, карагана). При созревании две створки боба часто скручиваются, разбрасывая созревшие семена. Бобы могут быть спирально закрученные (люцерна посевная), сочные невскрывающиеся (софора японская), членистые (софора, вязель, сера-

делла, копеечник), односемянные невскрывающиеся (донник, эспарцет, люцерна хмелевая, ряд видов клеверов). Генетически листовка и боб — монокарпии.

*Стручок, стручочек* — двугнездный плод, образованный двумя плодолистиками, сросшимися краями. Ложная перегородка формируется из выростов плаценты, по краю которой прикрепляются семена. Вскрываются они двумя швами по месту срастания краев плодолистиков от основания к верхушке (капустные). Стручочек отличается от стручка соотношением длины и ширины: у стручка длина превышает ширину в четыре раза и более (горчица, капуста, рапс), у стручочка — в два-три раза или равна ей (ярутка полевая, пастушья сумка). Стручки могут быть членистыми (редька дикая). Генетически стручок и стручочек — ценокарпии (паракарпий).

*Коробочка* — плод, образованный двумя и большим числом плодолистиков. По способам вскрывания, числу гнезд, расположению семян коробочки могут быть разнообразными. Они могут вскрываться зубчиками на верхушке (куколь обыкновенный, примулы), дырочками (мак), крышечкой (подорожник, белена) и створками. В последнем случае створки могут расходиться по месту срастания плодолистиков (фиалка, хлопчатник, чай), по средней жилке плодолистиков (тюльпан, ирис, лилия). У чистотела большого коробочка линейная, стручковидная, вскрывается двумя створками.

В зависимости от положения завязи в цветке и от типа гинецея коробочки бывают: верхняя синкарпная (лилия, лук, табак, дурман, белена, льнянки, львиный зев), нижняя синкарпная (ирис, гладиолус), верхняя паракарпная (ива, тополь), нижняя паракарпная (ятрышник, любка двулистная), верхняя лизикарпная (куколь, звездчатка, вербейник, примула). Очень специфичен плод граната, который называют *гранатина*. Плод гранатина развивается из нижней многogneздной завязи, имеет сухой кожистый околоплодник, раскрывающийся при созревании неправильными трещинами. Гнезда заполнены крупными семенами с очень сочной съедобной кожурой гранатового цвета.

Коробочка может быть дробной (схизокарпий; греч. схизо — раскалываю). Схизокарпий распадается продольно на отдельные замкнутые или вскрывающиеся доли (мерикарпии), содержащие одно, два или несколько семян. Плоды мальвовых (канатник, хатьма) распадаются на незамкнутые с брюшной стороны мерикарпии, называемые калачиками. Схизокарпий (вислоплодник) сельдерейных и некоторых аралиевых состоит из двух мерикарпиев, висящих на карпофоре, который представляет собой сросшиеся брюшные участки обоих плодолистиков. Схизокарпий кленовых состоит, как правило, из двух (реже трех и более) мерикарпиев, каждый из которых имеет вырост (крыло). Такой схизокарпий называется двукрылаткой.

Схизокарпий многих бурачниковых и яснотковых называется ценобием. Он возникает из двугнездной завязи, у которой на ранних стадиях развития появляются перегородки, разделяющие ее на четыре гнезда. В каждом гнезде располагается по одному семязачатку. Зрелый плод состоит из четырех долей.

**Ореховидные плоды** — это плоды с сухим околоплодником, односемянные, невскрывающиеся. Возникают они из синкарпного двух- или трехгнездно-

го гинецея, у которого развивается только одно гнездо, остальные редуцируются, а также из паракарпного и лизикарпного гинецея. Таким образом, генетически ореховидные плоды представляют собой псевдомонокарпии.

*Орех* — околоплодник деревянистый (склерифицированный), не сросшийся с кожурой семени. У лещины, или орешника шаровидные или несколько удлинённые орехи заключены в листовидную обертку — плюску. Они формируются из нижней синкарпной завязи женского цветка, состоящей из двух плодолистиков, а плюска развивается из трех сросшихся прицветников.

*Крылатка*, крылатый орех, — это орех без плюски, снабженный крылом. У крылатки крыло образуется из сросшихся с околоплодником чешуевидных прицветников и прицветничков (береза, ольха, граб); у крылатого ореха крыло формируется из прирастающих к околоплоднику сегментов околоцветника (вяз, ревень, щавель).

*Желудь* — околоплодник менее жесткий, чем у ореха; он тонкокожистый или тонкодеревянистый, не срастающийся с семенем (дуб, бук). У желудя дуба плюска блюдцевидная. Она образована видоизмененными стерильными веточками соцветия.

*Семянка* — околоплодник кожистый, не срастающийся с семенем. Развивается семянка из разных типов гинецея: из синкарпного (валериановые) или паракарпного (астровые). Завязь при этом может быть верхней (коноплевые, крапивные) или нижней (астровые, ворсянковые). Семянке часто свойственны придатки, представляющие собой видоизмененные части околоцветника (тутовье, астровые). Семянка осок заключена в ретортовидный прицветник, называемый мешочком. Семянки многих астровых (одуванчик, козлобородник) снабжены летучками, развившимися из видоизмененной чашечки.

*Зерновка* — околоплодник тонкий пленчатый, реже мясистый (у некоторых бамбуков), срастающийся с кожурой семени (мятликовые). Зерновка формируется из верхней паракарпной завязи, состоящей из трех (бамбуки), а чаще из двух плодолистиков.

**Ягодовидные плоды** — это плоды с мясистым или сочным околоплодником, экзокарпий которого кожистый или деревянистый, большей частью многосемянные, обычно не вскрывающиеся. Возникают они из ценокарпного гинецея, как с верхней, так и с нижней завязью. Таким образом, генетически ягодовидные плоды представляют собой ценокарпии.

*Ягода* — наиболее широко представленный тип ягодовидных плодов. Это, как правило, многосемянный плод с сочными мясистыми эндо- и мезокарпом и тонким пленчатым или кожистым экзокарпом околоплодника, в мякоть которого погружены семена. Мясистая часть ягоды не всегда образована только околоплодником. Иногда она включает в себя сильно разросшуюся ослизневшую сочную кожуру семян (смородина, крыжовник) или разросшиеся сочные плаценты (томат гибридный).

Верхняя синкарпная ягода — у винограда, актинидии, хурмы, томата; нижняя синкарпная ягода — у фейхоа; нижняя паракарпная ягода — у крыжовника и смородины.

Изредка у ягод имеется лишь одно относительно крупное семя (барбарис, авокадо, финиковая пальма).

*Тыква* — плод многих тыквенных, экзокарп жесткий, древеснеющий или кожистый; образуется из паракарпного гинецея, состоящего из трех плодолистиков с нижней завязью. Мякоть плода образована мезо- и эндокарпом (тыква, дыня) или разросшимися плацентами (арбуз).

*Гесперидий*, или померанец, — плод цитрусовых из семейства Рутовые (мандарин, апельсин, грейпфрут, лимон, кинкан, понцирус). Он формируется из синкарпного гинецея, образованного 8... 12 плодолистиками с верхней завязью. Экзокарп, или флаведо, — желтая ткань, состоящая из наружной эпидермы, покрытой кутикулой и слоем воска и плотной субэпидермальной хлорофиллозной паренхимы с масляными желёзками. По мере созревания плода хлоропласты превращаются в хромопласты, благодаря чему незрелые зеленые плоды меняют окраску на желтую и оранжевую. Аромат плодов зависит от состава эфирных масел. Мезокарп, или альbedo, — рыхлая белая безвкусная ткань. Эндокарп пленчатый. Он состоит из нескольких слоев плотной паренхимы и внутренней эпидермы. Субэпидермальные клетки эндокарпа формируют соковые мешочки на длинных ножках, заполненные клеточным соком. Благодаря различной длине ножек соковые мешочки заполняют гнезда очень плотно и слипаются между собой, образуя съедобную мякоть плода.

*Яблоко* формируется из пестика с нижней завязью. Мякоть плода яблока развивается главным образом из тканей цветочной и в меньшей степени из тканей экзо- и мезокарпа; эндокарп — кожистый, хрящеватый, образующий стенки гнезд с семенами (представители подсемейства Яблоневые семейства Розовые — яблоня, груша, айва, рябина, арония, ирга). *Яблоко костянкovidное* — мякоть плода образуется только из тканей гипантия, экзо- и мезокарп — пленчатые, эндокарп — деревянистый, окружающий каждое семя (боярышник, мушмула германская).

***Костянкovidные плоды.*** Характерная особенность плодов данной группы — наличие деревянистого эндокарпа (косточки) и одного семени.

*Сочная костянка* — невскрывающийся монокарпий с мясистым сочным съедобным мезокарпом и склерифицированным эндокарпом (косточка). Сочная костянка характерна для плодовых косточковых растений подсемейства Сливовые семейства Розовые (слива, вишня, черешня, абрикос, персик, алыча).

*Сухая костянка* — мезокарп в начале созревания плода мясистый, но при полном созревании — полусухой или сухой, несъедобный (миндаль, облепиха). Съедобна часть плода миндаля — семя. Запасные вещества находятся в двух крупных семядолях зародыша семени; эндосперм очень тонкий — в виде пленки.

Плод облепихи сочный, но, по существу, это сухая костянка, экзо- и мезокарп — пленчатые, сросшиеся; эндокарп — кожистый, толстый, темно-коричневый с продольной бороздкой. Мякоть плода — это сочные ткани разросшейся трубки чашечковидного околоцветника, которая полностью закрывает сухую костянку. К костянкам иногда относят и пиренарии (кокосовая пальма,

грецкий орех, фисташка, кизил, унаби). Так, плод кокосовой пальмы, неправильно называемый кокосовым орехом, образован из трех плодолистиков с верхней завязью. Он достигает в диаметре 30 см, массы 8 кг и содержит одно семя. Зародыш семени небольшой, жидкий эндосперм в незрелых плодах называют кокосовым молоком. В зрелых плодах эндосперм называют копррой. Эндокарп — деревянистый, мезокарп (коир) — толстый, волокнистый, сухой, экзокарп — тонкий, кожистый.

Плод грецкого ореха образован из двух плодолистиков. Завязь (нижняя одногнездная с ложными перегородками и одним семязачатком) обрастает двумя прицветниками. Плод с зеленой несъедобной плюской (экзо- и мезокарп), подсыхающей и растрескивающейся при созревании, в результате чего выпадает так называемый орех — деревянистая косточка с бугристой поверхностью (эндокарп), включающая семя без эндосперма. Зародыш семени с двумя крупными морщинистыми семядолями.

Плод фисташки образован из синкарпного гинецея; завязь верхняя трехгнездная; в каждом гнезде по одному семязачатку, из которых в семя развивается лишь один. Экзокарп — тонкий, желто-кремовый или фиолетовый, мезокарп в начале созревания плодов сочный, при полном созревании подсыхает и становится тонким; эндокарп (косточка) — гладкий тонкий, вскрывающийся створками. Семя крупное, без эндосперма, с тонкой коричневой кожурой, в которой заключен зародыш с двумя мясистыми зелеными семядолями. В пищу используют семена.

Плод кизила образован из двух плодолистиков; завязь нижняя двугнездная (в каждом гнезде по одному семязачатку). Плод — темно- или ярко-красная сочная костянка. Мякоть сладковато-кислая, вяжущая. Семя с мясистым эндоспермом.

Плод унаби — сочная полунижняя синкарпная костянка, обычно односемянная, реже двух-трехсемянная. Экзокарп (кожица) — тонкий красно-коричневый, мезокарп (мякоть) — съедобный, мучнистый, сладкий, эндокарп — каменистая косточка.

#### **9.2.2.2. Сборные плоды**

Сборные (сложные) плоды (апокарпии) получают конкретное название по типу плода, образующегося из отдельного пестика апокарпного гинецея. Эволюционно апокарпии — наиболее архаичные плоды.

*Сборная листовка* (многолистовка) — представляет собой совокупность нескольких листовок, каждая из которых возникает из отдельного пестика (магнолиевые, лютиковые, толстянковые). Довольно редкий тип плода — сочная многолистовка у дальневосточной лианы лимонника китайского. Ко времени созревания плодов цветоложе женских цветков достигает длины 8 см (диаметр 0,1...0,2 см), а из многочисленных пестиков на нем развиваются сидячие шаровидные ярко-красные двусемянные сочные листовки. В результате сборная сочная листовка становится похожей на повислую кисть.

*Сборный орешек* (многоорешек) — совокупность множества орешков, возникающих из апокарпного гинецея (лютик, горицвет, шиповник, лапчатка).

Многоорешек шиповника, плодики которого сидят внутри сильновогнутого кувшинчатого сочного гипантия, называют цинародием. Плод лотоса орехоносного называют погруженным многоорешком, так как каждый из отдельных орешков сидит в углублении дисковидного разросшегося цветоложа.

*Многоорешек* земляники и клубники известен под названием "ягода". У этих растений мелкие орешки сидят на выпуклой поверхности сильно разросшегося мясистого сочного цветоложа. Такое видоизменение многоорешка получило название "земляничина" или "фрага".

*Сборная костянка* (многокостянка) — совокупность множества костянок, возникающих из отдельных пестиков апокарпного гинецея (малина, ежевика, морошка, костяника).

### 9.2.2.3. Соплодия

Это сросшиеся плоды, возникшие из цветков одного соцветия. Например, у ананаса ось соцветия срастается с многочисленными завязями и основаниями прицветников в мясистую сочную ткань. Сходные соплодия образуются у хлебного дерева.

В широком смысле соплодием называют совокупность зрелых плодов одного соцветия независимо от срастания. Например, так называемая тутовая ягода у шелковицы образована сближенными, плотно сидящими, но не срастающимися друг с другом семянками, которые заключены в сочные съедобные окрашенные околоцветники. У инжира (винной ягоды) плоды семянки в соплодии также не срастаются, находясь в полномместилище, мясистая стенка которого образована осями соцветия. У свеклы соплодие называется клубочком и представляет собой несколько плодов, сросшихся с листками околоцветника и друг с другом.

У каштана настоящего, например, соплодие из двух- трех желудей луковичеобразной формы. Они формируются из нижней синкарпной завязи женского цветка, состоящей из 6...9 плодолистиков. Семя съедобное, оно без эндосперма; зародыш с крупными мясистыми семядолями, содержащими много крахмала. Плюска крупная, шаровидная, бурая, склерифицированная, покрытая длинными (1,5...2 см) ветвистыми, игольчатыми, очень колючими выростами. Она вскрывается четырьмя створками, и желуди выпадают. В каждой плюске обычно два- три плода.

## Вопросы для самоконтроля

1. Из чего образуются семя, плод?
2. Что развивается из нуцеллуса после двойного оплодотворения?
3. С чем связана классификация семян?

4. Из каких частей состоит семя фасоли?
5. Каковы принципы классификации плодов?
6. Какой плод называется сборным, соплодием?

### Резюме.

Семя — высокоспециализированный орган размножения и расселения растений, развивающийся обычно после оплодотворения из семязачатка. Зрелое семя состоит из зародыша, семенной кожуры и специализированных запасных тканей (если они есть). Запасные питательные вещества в семенах могут быть либо вне зародыша, в специальных запасных тканях (эндосперм и перисперм), либо в самом зародыше (в его семядолях). У подавляющего большинства цветковых растений эндосперм в зрелом семени имеется. Семенная кожура (спермодерма) развивается из интегументов семязачатка. Классификация семян связана с местом локализации запасных питательных веществ. Различают четыре типа семян: с эндоспермом, с эндоспермом и периспермом, с периспермом, без эндосперма и перисперма.

Развитие зародыша и семян после двойного оплодотворения получило название "амфимиксис". Апомиксис (бесполосемянность, или агамоспермия) — развитие зародыша и семян без оплодотворения.

Партенокарпия — образование на растении плодов без оплодотворения. Партенокарпические плоды бессемянные или содержат семена без зародышей.

Партенокарпия — образование на растении плодов без оплодотворения. Партенокарпические плоды бессемянные или содержат семена без зародышей.

Тип прорастания семян определяет характер роста зародыша, строение семядолей и рост гипокотыля. Различают надземное и подземное прорастание.

*Плод* — репродуктивный орган покрытосеменных, обеспечивающий семенное размножение растений. Он предназначен для формирования, защиты и распространения семян. Плод развивается из цветка, как правило, после оплодотворения, но может образовываться и в результате апомиксиса

В образовании плода главную роль играет гинецей, и прежде всего завязь. В процессе развития плода из стенки завязи формируется стенка плода — *околоплодник* (перикарп, или перикарпий; греч. пери — около, карпос — плод). Стенка плода может быть сухой и сочной (мясистой), часто суккулентной.

Морфогенетическая классификация плодов основана на типе гинецея. По этому признаку их делят на четыре главных типа: апокарпии образуются из цветков с архаичным апокарпным гинецеем. Из каждого свободного простого пестика одного цветка формируется отдельный плод; монокарпии возникают из цветков, имеющих монокарпный гинецей. Они генетически родственны апокарпиям и образовались в результате редукции плодолистиков до одного; ценокарпии (синкарпий, лизикарпий и паракарпий) формируются из цветков с ценокарпным гинецеем; пиренарии — это ценокарпии с твердым эндокарпом (косточкой), который окружает семя, а число косточек и их расположение в перикарпе свидетельствуют об исходном типе гинецея.



Простой плод развивается из завязи только одного пестика (монокарпный, ценокарпный и псевдомонокарпный гинецей).

Сборный, или сложный, плод формируется из завязей нескольких свободных пестиков одного цветка (апокарпный гинецей).

Соплодие — это сросшиеся в единое целое несколько или много плодов, образовавшихся из цветков одного соцветия.

**Учебный модуль 3 "Систематика растений"**  
**Модульная единица 5 "Низшие растения"**  
**Учебный элемент 10 "Введение в систематику. Лишайники. Низшие растения"**

**Аннотация.** Задачи и методы систематики. История развития систематики. Классификации (искусственные, естественные, филогенетические), номенклатура (основные таксономические категории), филогенетика.

Надцарство Предуядерные (прокариоты). Царство — Дробянки. Отдел Цианобактерии. Общая характеристика, строение, размножение.

Надцарство Ядерные. Царство растения. Общая характеристика и классификация водорослей. Отделы: диатомовые, зелёные, красные и бурые водоросли. Распространение и значение водорослей. Эволюция тела, фотосинтетического аппарата, полового процесса. Чередование ядерных фаз.

**Ключевые слова.** Систематика. Номенклатура. Таксономические категории. Вид. Род. Семейство. Порядок. Подкласс. Предуядерные. Прокариоты. Цианобактерии. Класс. Отдел. Царство. Низшие растения. Водоросли. Зеленые водоросли. Спорофит. Гаметофит. Лишайники.

**Вопросы лекции**

10.1. Введение в систематику .....	228
10.2. Надцарство Предуядерные — <i>Procariota</i> .....	229
10.2.1 Общая характеристика.....	229
10.3. Царство Дробянки .....	230
10.4. Отдел Цианобактерии — <i>Cyanobacteria</i> .....	231
10.4.1.Строение.....	231
10.4.2. Размножение. ....	232
10.5. Надцарство Ядерные – <i>Eucariota</i> .....	233
10.5.1. Общая характеристика.....	233
10.6. Царство Растения - <i>Plantae</i> .....	233
10.7. Низшие растения — <i>Thallobionta</i> .....	234
10.7.1. Общая характеристика.....	234
10.7.2. Цитологические особенности. ....	236
10.7.3. Размножение. ....	237
10.7.4. Значение водорослей в природе и их использование человеком	238
10.7.4.1. Роль в биосфере.....	238
10.7.4.2. Источник пищи.....	239
10.7.4.3. Химическое сырье.....	239
10.7.4.4. Удобрения. ....	240

10.7.4.5. Очистка сточных и загрязненных вод.....	240
10.8. Отдел Лишайники — <i>Lichenomycota</i> .....	240
10.8.1. Общие сведения.....	240
10.8.2. Состав и строение.....	240
10.8.3. Размножение. ....	241
10.8.4. Биология лишайников.....	242
10.8.5. Значение и использование лишайников. ....	243
Вопросы для самоконтроля.....	243
Резюме .....	244

## 10.1. Введение в систематику

Живой мир, окружающий нас, чрезвычайно разнообразен. На Земле существует предположительно свыше 2 млн. видов и не менее 500 млн. вымерло в предшествующие эпохи.

Систематика изучает и описывает все имеющиеся виды и распределяет их по группам на основе сходства строения и родственных связей между ними.

Задача систематики растений — расположить их в такую систему, которая отражала бы историю развития мира растений от форм древнейших и примитивных до современных и самых сложных. Определяя место вида в системе органического мира, систематика имеет важное теоретическое и практическое значение, позволяя ориентироваться в огромном разнообразии живых существ.

Современная систематика опирается на принципы эволюционного учения, используя многообразные методы исследования.

Перечень названий организмов и категорий, употребляемых в систематике, составляет ботаническую номенклатуру. Ни классификация, ни узнавание растений фактически невозможны без закрепления за ними определенных названий.

Согласно правилам ботанической номенклатуры устанавливаются таксономические категории. Под ними подразумевают определенные ранги или уровни классификации, т. е. ступени определенной иерархии. Основными таксономическими категориями считаются: вид (*species*), род (*genus*), семейство (*familia*), порядок (*ordo*), подкласс (*subclassis*), класс (*classis*), отдел (*divisio*) и царство (*regnum*). Таксономические категории абстрактны. Совокупность реально существующих или существовавших организмов, отнесенных к определенной таксономической категории, называется таксоном. Таксон — понятие конкретное. Например, ранги род или вид являются таксономическими категориями, а род пшеница и вид пшеница мягкая — два конкретных таксона.

Внутри вида по морфологическим признакам могут быть выделены более мелкие систематические единицы: подвид (*subspecies*), разновидность (*varietas*), форма (*forma*). Для культурных растений употребляется еще один таксон — сорт.

Научные названия всех таксонов, относящихся к таксономическим категориям выше вида, состоят из одного латинского слова, название вида — из двух. Правило давать видам двойные названия — бинарная номенклатура, введено К. Линнеем в 1753 г. Линней каждому виду дал название из двух латинских слов: родового названия и видового эпитета, например Пшеница твердая — *Triticum durum*, Пшеница мягкая — *Triticum aestivum*.

Названиям таксонов (кроме вида и рода) присвоены определенные окончания, что позволяет установить их таксономическую категорию. Для семейств растений принято окончание *aceae*, для порядков — *ales*, для подклассов —

*idae*, для классов — *psida*, для отделов — *phyta*. В основу наименования кладется название какого рода, относящегося к этому семейству, порядку, классу и т. д. Например, род *Faba* (бобы), семейство *Fabaceae* (Бобовые), порядок *Fabales* (Бобовоцветные). Для некоторых семейств допускается использование и старых традиционных названий. Так, для семейства Капустные — *Brassicaceae* (от *Brassica*) можно использовать название Крестоцветные — *Cruciferae*, для семейства Сельдерейные — *Apiaceae* (от *Apium*) — название Зонтичные — *Umbelliferae* и др. Понятие "вид" закрепилось в биологии еще в середине XVIII в. после работ К. Линнея, однако его строгого общепринятого определения не существует. Вид объединяет множество реальных особей, тождественных и имеющих общее географическое распространение. Вид — совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодового потомства, населяющих определенную территорию, обладающих рядом общих морфологических признаков и типов взаимоотношений с абиотической и биотической средой и отделенных от других таких же совокупностей особей полным отсутствием гибридных форм. Виды возникают и существуют в процессе эволюции. По В. Л. Комарову, "...вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; Вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции".

Вид — основная структурная единица в системе живых организмов и особый качественный этап их эволюции. Вследствие этого вид представляет собой основную таксономическую категорию в систематике.

## 10.2. Надцарство Предъядерные — *Procariota*

**10.2.1 Общая характеристика.** Предъядерные, прокариоты, — организмы, клетки которых не имеют ограниченного мембраной ядра. Прокариоты — самые примитивные клеточные организмы. Они были единственной формой жизни на Земле в течение 2 млрд лет. Насчитывается около 3000 видов прокариот. Это одноклеточные, колониальные и нитчатые организмы. В отличие от эукариот среди прокариот нет истинно многоклеточных организмов. Нитчатые структуры, как и колонии, образуются в результате неполного деления клеточных стенок после деления. Плазмодесмы между ними встречаются очень редко (только у нескольких видов цианобактерий). Нити и колонии часто окружены общей слизистой капсулой.

Прокариотические клетки мельче эукариотических на порядок (0,5...5 мкм). В цитоплазме прокариот еще не прошел процесс компартментации — здесь нет внутриклеточных мембранных систем, а, следовательно, и оформленных органелл. Нет хлоропластов, митохондрий, аппарата Гольджи, эндоплазматической сети и центриолей, имеющих у эукариот. Рибосомы располагаются в цитоплазме свободно, они мельче, чем у эукариот, и отличаются по числу белков. Цитоплазма ограничена наружной цитоплазматической мембраной,

складчатое впячивание которой (мезосома) выполняет функции митохондрии. Наружная мембрана образует ряд складок внутри цитоплазмы, они увеличивают поверхность прикрепления ферментов и пространственно разделяют ферментативные реакции. С мембраной связаны также биосинтез клеточной: стенки и слизистой капсулы, выделение экзоферментов, деление и спорообразование. Прокариоты не имеют пластид и митохондрий. У фототрофных прокариот фотосинтетический аппарат образован I мембранными структурами — тилакоидами, трубочками, пузырьками, которые находятся непосредственно в цитоплазме. На них сосредоточены фотосинтетические пигменты: бактериохлорофиллы и каротиноиды, по своему составу отличные от пигментов растений.

Аналог ядра — *генофор*, или *нуклеоид*, — структура, состоящая из одной гигантской кольцевой молекулы ДНК, белков и ДНК. Молекула ДНК закреплена на цитоплазматической мембране с помощью специфических белков и соответствует примитивной хромосоме (бактериальная хромосома). У прокариот не обнаружены белки-гистоны, входящие в состав нуклеопротеидов. Содержание ДНК намного меньше, чем в эукариотической клетке, а, следовательно, меньше и объем закодированной информации. Повторяемость, от которой зависит скорость синтеза, на три-четыре порядка меньше, чем у эукариот.

Митоз и мейоз отсутствуют. Половой процесс у прокариот неизвестен. Размножаются они делением клеток надвое в результате образования поперечной перегородки. Этому предшествует удвоение (репликация) ДНК.

Клеточная стенка жесткая, но вместе с тем эластичная и может изгибаться. В составе клеточных стенок нет целлюлозы и хитина. Опорный каркас стенок образован гликопептидом муреином, образующим сложную трехмерную структуру. На муреиновом каркасе располагаются молекулы фосфолипидов, липополисахаридов, липопротеидов. Жесткая (ригидная) клеточная стенка позволяет клеткам сохранять постоянную форму. Клетки многих прокариот имеют жгутики, с помощью которых они передвигаются (скользят).

Прокариоты отличаются от эукариот и физиологически. Окислительные процессы ограничены у многих брожением. Некоторые обладают способностью фиксировать атмосферный азот.

Прокариоты, по-видимому, первые организмы, появившиеся на Земле. Их древнейшие остатки обнаружены в докембрийских отложениях (протерозой), возраст которых более 3 млрд лет. Прокариоты играли огромную роль в создании биосфер древнейших геологических эпох. С их активностью связано накопление карбонатов, железных руд, сульфидов, фосфоритов, бокситов, возможно, горючих ископаемых. Изменение состава атмосферы и появление в ней значительных количеств свободного кислорода зависят и от фотосинтетической активности цианобактерий.

### 10.3. Царство Дробянки

В составе прокариот одно царство — Дробянки (*Mychota*), они названы так по способу размножения простым делением. Характеристика дробянок сов-

падает с таковой прокариот. Царство Дробянки включает три отдела: Археобактерии, Настоящие бактерии (эубактерии) и Цианобактерий.

#### 10.4. Отдел Цианобактерии — *Cyanobacteria*

**Общие сведения.** Цианобактерии (цианеи) — фототрофные прокариоты, традиционно называемые сине-зелеными водорослями. Название "Цианобактерии" широко употребляется в микробиологической литературе, в то время как в ботанической чаще сохраняется название "сине-зеленые водоросли". Благодаря большой изменчивости признаков в зависимости от условий среды число видов, указываемых разными авторами для этого отдела, резко отличается (200...2000).

Цианобактерии — водные (в основном пресноводные), реже почвенные организмы. Организация клеток, наличие муреина в клеточной стенке, близость генетических свойств, способность фиксировать азот — все это сближает их с бактериями. Однако между ними существуют различия: более высокий уровень дифференциации тела; пигментная система (аналогичная таковой у эукариотических красных водорослей и существенно отличающаяся от системы фототрофных бактерий); фотосинтез с выделением кислорода. Эти признаки, а также водный образ жизни сближают цианобактерии с эукариотическими водорослями.

Цианобактерии — древнейшие из известных нам организмов, появившиеся около 3 млрд лет тому назад. Остатки их находят в строматолитах протерозоя. С появлением цианобактерии в атмосфере начал накапливаться молекулярный кислород, создавая условия, необходимые для эволюции организмов, получающих энергию за счет аэробного дыхания.

**10.4.1. Строение.** К цианобактериям относят одноклеточные, колониальные и нитчатые фототрофные организмы. Для них характерно полное отсутствие подвижных жгутиковых стадий и полового процесса. Хлоропластов нет; фотосинтетические пигменты находятся в мембранах, расположенных в цитоплазме.

Клетки имеют довольно толстые многослойные клеточные стенки, основной компонент которых — муреин. В клеточных стенках есть поры, через которые соединяются протопласты соседних клеток. Клеточные стенки обычно одеты слизистым чехлом, предохраняющим их от высыхания и облегчающим скользящее движение клеток и нитей.

Цитоплазма лишена вакуолей с клеточным соком, окрашена в периферических частях (хроматоплазма) и бесцветна в центре (центроплазма). В хроматоплазме расположены фотосинтезирующие одиночные тилакоиды. Их мембраны содержат хлорофилл *a* и каротиноиды. На поверхности тилакоидов локализованы в виде гранул — фикобилисом — дополнительные пигменты фикобилина: синие — фикоцианин и аллофикоцианин и красный — фикоэритрин. В отличие от растений тилакоиды не отграничены от цитоплазмы мембранами, отсутствует и хлорофилл *b*. Преобладание тех или иных пигментов и определя-

ет окраску цианобактерии — от сине-зеленой до фиолетовой и красноватой или почти черной. Фотосинтез аэробный с выделением кислорода.

В центральной части клеток находится нуклеоид обычного для прокариот строения. В цитоплазме имеются включения запасных веществ: гликогена, волютина, белка цианофизина. Имеются газовые вакуоли, или псевдовакуоли. У ряда нитчатых форм наблюдается образование гетероцист — крупных клеток, в которых происходит фиксация азота

Цианобактерии способны образовывать споры — акинеты — крупные клетки с толстыми оболочками и запасом питательных веществ. Они могут выдерживать высыхание и затем прорастают, каждая в новую особь.

**10.4.2. Размножение.** Вегетативное размножение у одноклеточных и колониальных происходит в результате деления клеток пополам после удвоения ДНК и расхождения реплик; у нитчатых — распадением нити.

Распространение и значение. Распространены цианобактерии повсеместно, среди них преобладают водные, главным образом пресноводные, но есть морские и почвенные организмы. Благодаря миксотрофности (способности сочетать одновременно различные типы питания — авто- и гетеротрофность) и возможности азотфиксации диапазон условий, в которых они способны обитать, чрезвычайно широк. Цианобактерии первыми заселяют обнаженные после вулканических извержений или ядерных взрывов скалы, создавая органическое вещество, формируя почвы; вступают в симбиоз с грибами (образуя самые выносливые лишайники), мхами, папоротниками. Цианобактерии развиваются в воде горячих источников и на ледниках. Пустынные почвы — такыры — обязаны им своим образованием.

Морские виды цианей фиксируют около 1/4 всего поглощаемого морем азота.

Значение цианобактерии велико как в природе, так и в жизни людей. Их массовое развитие в планктоне медленно текущих рек, озер, прудов вызывает "цветение" воды. Особенно резко увеличивается их численность в загрязненных водоемах, куда поступают органические вещества и удобрения с полей, в почти стоячей, хорошо прогреваемой воде мелководных водохранилищ. При отмирании и гниении клеток цианей выделяются токсичные вещества, вода приобретает неприятный запах и становится непригодной для питья, происходит массовая гибель рыбы — так называемый замор - настоящее бедствие в прудовом рыбном хозяйстве.

Цианобактерии используются в качестве зеленого удобрения. Анабена (*Anabena oryza*, *A. cylindrica* и другие виды) в симбиозе с папоротником азолла обладает способностью фиксировать азот атмосферы. Внесенные в почву перед посевом, они повышают урожайность риса на 50 %. Действие продолжается в течение двух лет и эквивалентно использованию 60 кг/га азотного удобрения.

Современная медицина рекомендует спирулину (*Spirulina maxima* и др.) и препараты из нее в качестве биодобавок.



Цианобактерии имеют в жизни человека как положительное азотфиксация, съедобность), так и отрицательное значение (порча воды, гибель рыбы, засорение фильтров водозаборных сооружений).

## 10.5. Надцарство Ядерные – *Eucariota*

**10.5.1. Общая характеристика.** Все эукариоты имеют ряд общих особенностей, отличающих их от прокариот. Клетки эукариот имеют объем, как правило, в 1000...10 000 раз больше, чем у прокариот. Диаметр клеток обычно до 40 мкм. Для них характерна компартментация. Ядро отграничено двумембранной оболочкой от цитоплазмы. Линейные молекулы ДНК связаны с белками и образуют внутри ядра хромосомы. В цитоплазме много одномембранных органелл (эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли и др.). Митохондрии и хлоропласта окружены двойной мембраной. Аэробное дыхание происходит в митохондриях. Ни один из ядерных организмов не способен к фиксации азота. Фотосинтезирующие эукариоты, имеющие хлоропласта, стали растениями (автотрофные эукариоты). Все остальные эукариоты — гетеротрофы.

Первыми эукариотами были различные одноклеточные жгутиковые, от которых произошли водоросли (низшие растения), грибы, слизевики и простейшие (примитивные животные).

## 10.6. Царство Растения - *Plantae*

Растения — царство эукариотических автотрофных организмов. Для растений характерны способность к фотосинтезу; наличие жестких клеточных стенок, состоящих, как правило, из целлюлозы; накопление крахмала как запасного вещества; крупные вакуоли в клетках. Гетеротрофное питание, например у растений- паразитов, всегда вторичного происхождения.

Древнейшие растения появились в протерозое. В это время жизнь была сосредоточена в море, где и возникли основные группы водорослей. Первые микроскопические наземные растения появились, вероятно, в конце протерозоя — начале палеозоя. В палеозое (конец силура) на суше существовали уже высшие наземные растения, ставшие господствующими во все последующие геологические эпохи.

Примитивные, особенно одноклеточные, растения могут слабо отличаться от представителей других царств. Их основное отличие — наличие хлоропластов. С повышением уровня организации различия резко возрастают и растения легко отличить от остальных форм жизни. У растений неподвижное, сильно расчлененное тело. Они способны усваивать минеральные элементы питания, в частности азот, в виде неорганических соединений, а не с органической

пищей, как животные. С малой концентрацией необходимых веществ в почвенном растворе и в атмосфере ( $\text{CO}_2$ , для фотосинтеза) связаны отсутствие активного движения, требующего больших затрат энергии, и питание путем поглощения, а не заглатывания. Типичные растения неподвижны. Увеличение поверхности соприкосновения с источниками пищи достигается ветвлением.

Прикрепленность к субстрату при необходимости постоянной перемены зон контакта со средой компенсируется ростом в течение всей индивидуальной жизни. Рост ограничен определенными участками, в которых располагаются меристемы (у высших растений).

Растения — первичный источник всего органического вещества на Земле: без них была бы невозможна жизнь животных и человека. Аккумулируя энергию Солнца, зеленые растения в процессе фотосинтеза поглощают  $\text{CO}_2$  и выделяют  $\text{O}_2$ , поддерживая постоянный состав атмосферы.

До середины XX в. растения традиционно делились на низшие (бактерии, водоросли, слизевики, грибы и лишайники) и высшие. При современном выделении бактерий и грибов в самостоятельные царства понятие "низшие растения" изменилось.

В современном понимании царство Растения включает 3 подцарства: Багрянки (*Rhodobionta*), Настоящие водоросли (*Phycobionta*) и Высшие растения (*Cormobionta*). Багрянки, они же Красные водоросли, и Настоящие водоросли могут рассматриваться как Низшие растения, или Водоросли.

## 10.7. Низшие растения — *Thallobionta*

**10.7.1. Общая характеристика.** Водоросли (*Algae*) — морская трава — сборная группа фотоавтотрофных растений, живущих преимущественно в воде. Тело их не расчленено на органы и ткани, органы размножения одноклеточные. Такое строение отличает их от высших растений. Различают следующие отделы водорослей: Красные, или багрянки, Зеленые, Золотистые, Желто-зеленые, Диатомовые, Бурые, Пиррофитовые, Эвгленовые и др.

подавляющее большинство водорослей живет в морях, океанах, реках, озерах и других водоемах. Планктонные водоросли свободно живут в толще воды, бентосные — придонные формы, прикреплены к дну водоема или просто лежат на дне. Планктонные формы не способны к активному движению и имеют приспособления, позволяющие им парить в воде. Плавучести способствуют капли жира, уменьшающие плотность, и своеобразная форма клеток с тонкими игловидными выростами и длинными шипами, которые увеличивают трение о воду. В течение суток происходит вертикальная миграция планктонных водорослей: днем пузырьки кислорода, выделяющиеся при фотосинтезе, поднимают их вверх, а ночью, когда фотосинтез прекращается, они опускаются.

Одно из основных условий существования водорослей — наличие света. В загрязненных малопрозрачных водах водоросли развиваются только в поверхностных слоях. В прозрачной морской воде они встречаются на больших

глубинах. Массовое их развитие наблюдается на глубине до 30 м. Водоросли, обитающие глубже, или имеют специальные приспособления к измененному освещению (набор дополнительных пигментов), или отличаются высокой общей теневыносливостью. Бурые и Красные водоросли заходят на глубину 100...200 м.

Температурные границы распространения водорослей очень широки. Насчитывается около 70 видов "снежных" водорослей, живущих на полярных льдах, высокогорных ледниках и нередко окрашивающих их в красный, зеленый, бурый и другие цвета. Некоторые водоросли живут в горячих источниках при температурах 50...70° С. Фитобентос теплых морей богаче по видовому составу, но в холодных размеры и количество водорослей больше.

Содержание минеральных солей определяет различия морской и пресноводной флоры водорослей, которые почти не имеют общих видов. Уменьшение засоления сопровождается уменьшением числа видов водорослей (Каспий беднее, чем Черное море). Виды водорослей различаются чувствительностью к содержанию азота и других соединений.

По составу водорослей можно установить степень загрязнения водоема. При загрязнении тяжелыми металлами и повышении кислотности снижаются численность и число видов водорослей. Фукусы (*Fucus* — Бурые водоросли) и некоторые другие бентосные способны поглощать тяжелые металлы и концентрировать их более чем в 60 000 раз.

Особую экологическую группу составляют наземные водоросли, живущие на почве и в ней. Многие из них участвуют в почвообразовательном процессе. Общее число видов почвенных водорослей более 1000.

В подзолистых и заболоченных почвах широко распространены Зеленые водоросли (Протококковые, Вольвоксовые). В дерновом процессе участвуют диатомеи. Количество водорослей в окультуренных почвах выше (в пахотном слое — до 1 млн клеток в 1 г, в целинных — 300 тыс.). Весной поля часто "зацветают", становятся зеленоватыми от массового развития водорослей. По народным приметам, это предвещает хороший урожай. Примета возникла не случайно, так как развитие водорослей свидетельствует о хорошем водном режиме и достаточном содержании минеральных веществ в почве, да и сами водоросли обогащают почву углеводами и азотом. Месячная продукция органического вещества, образованного почвенными водорослями, может достигать 270 кг/га.

Водоросли — одни из древнейших представителей растительного мира. Они возникли сотни миллионов лет назад и прошли сложный и длинный путь развития. Среди водорослей есть и микроскопически малые, и многометровые растения (60... 100 м). Водоросли бывают одноклеточные (хламидомонада, хлорелла) и колониальные. Среди одноклеточных и колониальных водорослей есть подвижные, имеющие жгутики, и неподвижные. Тело многоклеточных водорослей может быть устроено очень примитивно (нитчатые улотрикс, спирогира) или сложно расчленено (хара, ламинария), но никогда оно не дифференцировано на корень, стебель и лист и является слоевищем, или талломом.

Все отделы настоящих водорослей произошли от различно окрашенных, активнодвигающихся в воде с помощью жгутиков одноклеточных форм. Одно из самых важных доказательств такого происхождения — наличие подвижных (жгутиковых) стадий в процессе размножения у неподвижных в вегетативном состоянии водорослей. В эволюции водорослей наблюдается параллелизм, который выражается в том, что в разных отделах водорослей встречаются аналогичные ступени морфологической дифференциации таллома. Это объясняется сходством начальных ступеней эволюции — одноклеточные жгутиконосцы — и большим по сравнению с сушей однообразием внешней среды. Переход от одноклеточности к многоклеточности происходил, по-видимому, минуя стадию колонии, независимо от нее и неоднократно, параллельно в разных отделах. Предпосылками к формированию талломов были: возникновение целлюлозных клеточных стенок, переход к прикрепленному образу жизни и развитие полярности. У нитчатых водорослей рост нити происходит за счет деления всех клеток только поперечными перегородками. В результате деления клеток нити не только в поперечном, но и в продольном направлении формируются пластинчатые талломы. Сифональная (неклеточная) организация характеризуется отсутствием клеточных перегородок в многоклеточном нитчатом или сложнодифференцированном талломе. Естественно, что перечисленные ступени организации в разных отделах представлены с разной полнотой. Наиболее полно — у зеленых, желто-зеленых, золотистых и пиррофитовых водорослей.

**10.7.2. Цитологические особенности.** Клетки примитивных монадных (подвижных одноклеточных и колониальных), а также зооспоры и гаметы большинства водорослей голые, т. е. ограничены только плазмалеммой. У большинства же водорослей, как и у высших растений, имеется клеточная стенка. Она состоит из двух компонентов: аморфного матрикса (пектин, гемицеллюлоза) и фибриллярного скелета. У водорослей известны три главных типа скелетных полисахаридов: целлюлоза (наиболее часто), маннан и ксилан (главным образом у сифоновых из зеленых). Недостаток или отсутствие целлюлозы компенсируется минерализацией стенок: ожелезнением у вольвоксовых, обызвествлением у харовых, окремнением у диатомовых. На поверхности могут откладываться слизи, поступающие через поры.

Цитоплазма обычно расположена тонким постенным слоем, окружая вакуоли с клеточным соком. Эндоплазматическая сеть у большинства водорослей представлена обычно каналом, огибающим хроматофор, иногда отдельные канальцы обнаруживаются также вокруг ядра. Лишь у зеленых водорослей есть более или менее разветвленная сеть. Рибосомы, аппарат Гольджи и митохондрии обычного строения. Митохондрии, обычно немногочисленные, располагаются у активных центров клетки: у монадных зеленых — около основания жгутиков, у бурых — вокруг ядра и т. п.

Характерная особенность клеток водорослей — наличие хроматофоров. Хроматофор — носитель окраски. Хроматофоры (хлоропласты)<sup>1</sup> — органеллы,

---

<sup>1</sup> Во всей классической литературе по водорослям обычно используется термин "хроматофор".

в которых происходит фотосинтез. Они занимают в клетке в большинстве случаев постенное положение. Форма их очень разнообразна: лентовидная, чашевидная, в форме кольца или полого цилиндра, зернистая. Эволюция хроматофоров шла от примитивных зеленых пластинок в наружном слое цитоплазмы через отдельные спирально изогнутые ленты к мелким пластинкам, а затем к зернам, сходным по форме с хлоропластами высших растений. Таков путь прогрессивного развития хроматофоров — увеличение суммарной поверхности без возрастания объема. Хроматофор — структурно оформленная органелла, ограниченная двух-, трех- или четырехмембранной оболочкой.

Тилакоиды всех водорослей содержат хлорофиллы и каротиноиды. У багрянок имеются дополнительные пигменты — фикобилины (красный фикоэритрин и синие фикоцианин и аллофикоцианин). У бурых и диатомовых водорослей есть дополнительные бурые пигменты — ксантины.

Окраска хроматофоров варьирует в зависимости от набора пигментов. Спектр дополнительных пигментов коррелирует с глубиной обитания водорослей. Слой воды поглощает оранжево-красные лучи, пропуская синие, которые могут быть использованы лишь с помощью красно-бурых пигментов. Поэтому обычно ближе к поверхности обитают водоросли, имеющие чисто-зеленую окраску, а на глубине они сменяются бурыми и красными.

В хроматофорах всех водорослей имеются особые образования — пиреноиды. Они могут находиться внутри или снаружи, но всегда под оболочкой хроматофора. Их матрикс не разграничен с матриксом хроматофора, однако он более гомогенен, плотен и с большим содержанием белка. Тилакоиды хроматофора, внедряющиеся или окружающие пиреноид, обычно не содержат пигментов. Пиреноид — активный центр синтеза крахмала, который затем вытесняется из него, образуя оболочку из крахмальных зерен (у зеленых водорослей). Появление пиреноидов — специализированных участков хроматофора — начало функциональной специализации, которая у высших растений завершилась возникновением специализированных пластид: хлоро-, хромо- и лейкопластов. Хроматофоры отличаются от хлоропластов формой, набором пигментов, менее дифференцированной системой тилакоидов.

Запасные вещества в клетках водорослей — это полисахариды (крахмал, багрянкoвый крахмал, ламинарин) или масла. Они специфичны для каждого из отделов водорослей.

Ядро имеет типичное строение. В процессе деления (митоз, мейоз) у большинства водорослей обнаруживаются центриоли.

**10.7.3. Размножение.** При вегетативном размножении новые особи возникают из обрывков нитей, кусков слоевищ, при распадении колоний или делении клеток одноклеточных водорослей. При бесполом размножении содержимое одной клетки (зооспорангия) делится на две, четыре, восемь и более частей, образуя соответствующее число голых подвижных клеток — зооспор. Каждая из них дает начало новой особи. У неподвижных багрянок и некоторых других водорослей (например, хлореллы) вместо зооспор образуются неподвижные, лишенные жгутиков апланоспоры. У колониальных зеленых водорослей при

бесполом размножении образуются дочерние колонии (например, у вольвокса). У ряда групп водорослей бесполое размножение отсутствует: у диатомовых; фукусовых из бурых; сцелянок, харовых и многих сифоновых из зеленых.

Половое размножение широко распространено у всех водорослей. Формы полового процесса у водорослей разнообразны: *изогамия*, *гетерогамия*, *оогамия*. Половой процесс, при котором сливается содержимое двух вегетативных клеток, физиологически исполняющих функцию гамет, называется *конъюгацией*.

Образовавшаяся при половом процессе диплоидная зигота покрывается толстой клеточной стенкой, накапливает запасные питательные вещества и в состоянии покоя способна легко переносить неблагоприятные условия. Зигота или прорастает в новую особь непосредственно, или в ней образуются зооспоры, которые, освобождаясь, дают начало новым особям.

В цикле развития водорослей соотношение диплоидной и гаплоидной фаз различно. Если мейоз происходит при прорастании зиготы, то водоросль гаплоидна в течение всей жизни (гапобионт). Так, у многих зеленых водорослей зигота — единственная диплоидная стадия. У других водорослей, например диатомовых, фукусовых из бурых, сифоновых из зеленых, наоборот, вся вегетативная фаза диплоидна, мейоз происходит непосредственно перед половым процессом, зигота прорастает в диплоидный таллом (дипlobионт). У большинства багрянок, бурых и некоторых зеленых зигота прорастает в диплоидный *спорофит*, несущий органы бесполого размножения — спорангии. После мейотического деления образуются гаплоидные зоо- или апланоспоры, из которых вырастают гаплоидные *гаметофиты*. На них в гаметангиях формируются гаметы. Это половое поколение. Таким образом, у этих водорослей происходит чередование диплоидного бесполого и гаплоидного полового поколений, спорофита и гаметофита.

#### 10.7.4. Значение водорослей в природе и их использование человеком

**10.7.4.1. Роль в биосфере.** Водная поверхность занимает 2/3 земного шара, и на этом огромном пространстве водоросли главные производители органического вещества и кислорода, начальное звено всех пищевых цепей водных организмов. Следовательно, основу хозяйственной ценности водоема составляют водоросли, снабжающие животных пищей и кислородом. Биомасса водорослей велика. Бентосные водоросли наших северных морей образуют в пересчете на сухое вещество в среднем 10 т на 1 га. В тропических и субтропических морях растут бурые саргассовые водоросли. Громадные плавающие скопления видов саргассума (*Sargassum*), оторвавшиеся от дна и размножающиеся вегетативно, известны в западной части Атлантики, в Саргассовом море (отсюда и название моря). Средняя продуктивность планктона составляет 1...2 т сырого вещества на 1 га. В 1 л морской воды может содержаться более 100 000 клеток диатомовых водорослей. Многие одноклеточные водоросли (Зеленые, Золотистые) в симбиозе с грибами образуют лишайники. Диатомовые, Зеленые,

Золотистые водоросли формируют илы, сапропели и некоторые осадочные горные породы. Геохимическая роль водорослей связана с круговоротом кальция и кремния (отложения диатомита, известняков). Огромная биомасса водорослей может служить практически неиссякаемым источником органического вещества.

**10.7.4.2. Источник пищи.** Водоросли во всем мире привлекают все большее внимание в связи с проблемой рационального использования морских макрофитов и возделывания их в марикультурах. Промышленное культивирование съедобных водорослей особенно развито на Востоке (Япония, Китай, Корея). Разводятся Зеленые (*Ulva* и др.), Бурые (*Laminaria*, *Undaria* и др.) и Багрянки (особенно виды порфиры).

Известно 160 видов съедобных морских макрофитов: 81 — Красные (порфира, родимения и др.), 54 — Бурые (ламинария, ундария и др.), 25 — Зеленые (каулерпа, ульва и др.). Их используют как овощи, едят сырыми, сушеными, засахаренными; готовят салаты, супы, острые приправы. Структурные углеводы морских водорослей в основном не усваиваются человеком, поэтому пищевая ценность их невелика, но они — прекрасные источники витаминов (С — на уровне плодов цитрусовых, А, D, B<sub>1</sub>, B<sub>12</sub>, E, рибофлавина, пантотеновой и фолиевой кислот), содержат все необходимые для человека микроэлементы.

Дикие животные (лисы, олени, кролики и медведи) едят морские водоросли; крупный рогатый скот, овцы и лошади часто пасутся в зоне прилива. Морские макрофиты можно давать животным как корм непосредственно или в виде муки, как добавку к кормам. В приморских районах большинства европейских государств крупные талломы бурых водорослей используют для кормления домашних животных. Как добавку к кормам сельскохозяйственных животных, пушных зверей и птиц успешно применяют хлореллу, промышленное получение которой освоено в ряде стран, в том числе и у нас. Содержание полноценных белков у хлореллы достигает 50 % сухого вещества, в клетках накапливаются масла, витамины B, C и K. По питательности она превосходит пшеницу, и единственная из зеленых одноклеточных водорослей используется в пищу.

**10.7.4.3. Химическое сырье.** Красные и Бурые водоросли используют для получения фикоколлоидов — альгинатов, агаров и каррагинанов.

Альгинаты и каррагинаны легко образуют гели, обладают высокой клеящей способностью. Используют их в пищевой (отвердители, эмульгаторы мороженого, стабилизаторы молочных продуктов, желеобразующие в кондитерском производстве), парфюмерной (косметика), текстильной и бумажной (для придания глянца и получения прочных и ярких красок), фармацевтической (связующее вещество для таблеток, растворимые хирургические нити) промышленности.

Агар состоит из смеси различных полисахаридов, получается при вываривании талломов красных водорослей. При комнатной температуре агар легко застывает в студенистое плотное вещество. Широко применяется в микробиологии для культивирования бактерий, в пищевой промышленности (изготовление мармелада и пр.) и в парфюмерии (для губной помады). У нас хорошим сы-

рьем для получения агара являются багрянки фурцеллярия и анфельция, широко распространенные в Балтийском море. Бурые и Красные водоросли используются для получения йода (3 % от массы золы).

**10.7.4.4. Удобрения.** Бурые и красные макрофиты используют как удобрения. Они богаты калием, но азота и фосфора в них меньше, чем в навозе.

**10.7.4.5. Очистка сточных и загрязненных вод.** Для этого используют водоросли (Зеленые, Диатомовые и др.) совместно с гетеротрофами (бактериями, грибами). Водоросли выделяют кислород, обеспечивая жизнедеятельность аэробных микроорганизмов и участвуя таким образом в процессе самоочищения воды. Некоторые водоросли используют как биоиндикаторы загрязнения водоемов.

## **10.8. Отдел Лишайники — *Lichenomycota***

**10.8.1. Общие сведения.** Лишайники обычно рассматривают при изучении грибов. С учетом того, что одним из симбионтов может быть водоросль, мы приводим их краткую характеристику в курсе ботаники.

Лишайники (*Lichenomycota*) - симбиотические организмы, образованные грибом (гетеротрофный микобионт) и водорослями или цианобактериями (автотрофный фикобионт). Двойственная природа лишайников открыта в 60-х годах XIX в. С. Шведенером. Насчитывают около 25 000 видов лишайников.

Морфологическая основа лишайника образована грибом, обеспечивающим защиту автотрофных компонентов от высыхания, действия крайних температур и снабжение их водой и минеральными солями. Гриб использует углеводы, синтезируемые фикобионтами. Это многоатомные спирты в симбиозе с водорослями и глюкоза в симбиозе с цианобактериями. Выделение больших количеств спиртов происходит только под влиянием гриба в составе лишайника. Цианобактерии способны к азотфиксации, связанный азот передается грибу.

Лишайники могут существовать в самых неблагоприятных условиях, где отдельно ни тот ни другой их компонент не смог бы развиваться. Лишайники первыми поселяются на голых скалах и бесплодных почвах. Виды лишайников, в состав которых входят азотфиксирующие цианобактерии, особенно важны, так как обогащают почву соединениями азота.

Наиболее широко распространены лишайники в арктической и высокогорной тундре, где занимают огромные площади. В тайге также много лишайников; в сосновых борах они часто серым ковром устилают почву, растут на стволах деревьев, свисают с ветвей. Есть лишайники на лугах и в степях, встречаются и в пустынях, и в Антарктике, где семь видов лишайников обнаружены на 86° ю. ш., т. е. около Южного полюса.

**10.8.2. Состав и строение.** В составе лишайников встречается около 20 000 грибов. Гриб, по-видимому, определяет форму всего организма, однако, как недавно установлено, один и тот же вид гриба с разными водорослями может давать морфологически различные структуры, которые ранее относили к



разным родам. Выращенный в чистой культуре гриб образует компактные тела, совершенно непохожие на симбиотический организм.

Гифы лишайниковых грибов членистые. Некоторые имеют толстую оболочку, способную разбухать, впитывая воду. Имеются особые жировые клетки, или жировые гифы, содержащие небольшие капли жира. Гифы гриба, переплетаясь, образуют плектенхиму, составляющую основу разнообразно дифференцированных талломов лишайников.

Фотосинтезирующие организмы представляют собой одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли (у большинства) и цианобактерии. До 90 % лишайников содержат зеленые водоросли родов *Trebouxia* (одноклеточные), *Trentepohlia* (нитчатые) и нитчатые цианобактерии носток, распадающиеся на цепочки клеток. Всего в лишайниках встречается 26...28 родов водорослей. Выделенные в чистые культуры, они способны восстанавливать морфологию свободноживущих форм.

Тело лишайника представляет собой таллом, или слоевище. Различают три основные формы таллома лишайников: накипные, или корковые, — тело в виде корочек или накали, тесно связанное с субстратом всей поверхностью и практически неотделимое от него; к накипным лишайникам принадлежит около 80 % видов; листоватые — тело в виде листовидных пластинок, прикрепленных к субстрату пучками гиф; кустистые — таллом в виде более или менее разветвленного кустика длиной до 15 см, поднимающегося с земли или свисающего с ветвей.

Внутреннее строение лишайников примитивно. У листоватых и кустистых лишайников с верхней и нижней сторон имеются плотные сплетения гиф, образующие коровые слои. У некоторых лишайников коровый слой наблюдается только с верхней стороны. Между коровыми слоями гифы переплетены более рыхло, образуя сердцевинный слой. У структурно более примитивных лишайников фикобионты равномерно распределены по всему сердцевинному слою и в этом случае относятся, как правило, к цианобактериям. Это *гомеомерные* талломы. У большинства же лишайников водоросли располагаются сразу под верхней корой, образуя так называемый гонидиальный слой, и относятся обычно к зеленым. Это *гетеромерные* талломы.

Характерная особенность лишайников — образование специфических органических соединений, называемых лишайниковыми кислотами. Они откладываются на поверхности гиф в виде кристаллов, палочек, зернышек и т. д. Лишайниковых кислот около 300. Большинство их бесцветно, но некоторые ярко окрашены и придают талломам лишайников серый, бурый, ярко-желтый, оранжевый или черный цвет. В прошлом их широко использовали для окраски тканей и пряжи, некоторые из них обладают антибиотическим действием.

В качестве запасных питательных веществ в лишайниках накапливаются полисахариды лихенин и изолихенин; белков и жиров мало. Некоторые лишайники синтезируют ценное эфирное масло.

**10.8.3. Размножение.** Размножаются лишайники только вегетативно, чаще всего просто обломками таллома (фрагментация), но могут формироваться и

специальные образования — изидии и соредии и, состоящие из гиф гриба, оплетающих несколько клеток водорослей. Соредии формируются внутри слоевища, изидии — на его поверхности. Массовое образование соредий приводит к разрыву корового слоя, и соредии освобождаются. Изидии обламываются под действием ветра и дождя. Попадая в благоприятные условия, изидии и соредии развиваются в новые особи лишайника.

Грибы и водоросли, входящие в состав лишайника, способны размножаться самостоятельно: водоросли — делением клеток и образованием неподвижных спор, грибы — спорами, возникающими вегетативным, бесполом и половым путем. Водоросли, развившиеся из спор, могут жить самостоятельно. Споры грибов, прорастая, дают начало мицелию, который, не встретив соответствующей водоросли, развивается плохо.

**10.8.4. Биология лишайников.** Воду лишайники способны поглощать как из субстрата, так и всем талломом из воздуха. Поэтому наиболее успешно лишайники развиваются в туманных высокогорных и приполярных областях. Вода проводится капиллярно между гифами. Лишайники способны сохранять жизнь при полном высыхании, набухая и оживая после первого дождя. Их влажность может составлять лишь 2... 10 % сухой массы, и тогда фотосинтез прекращается. В таком анабиозе некоторые виды могут выдерживать яркий солнечный свет, сильное нагревание и холод. Прекращение фотосинтеза связано с тем, что верхняя кора лишайника становится непрозрачной, высыхая, и не пропускает к водорослям солнечный свет. Влажный лишайник не способен переносить таких экстремальных условий. Во время дождя лишайники очень быстро поглощают воду (в три—пять раз больше своей массы). Фотосинтез идет наиболее интенсивно при влажности 65...90 %. Во многих местообитаниях влажность лишайников колеблется в течение суток и фотосинтез возможен лишь в течение нескольких часов после смачивания росой.

Лишайники светолюбивы. К субстрату нетребовательны, так как способны поглощать минеральные вещества из осадков и атмосферной пыли. Лишайники очень чувствительны к загрязнению воздуха и могут служить индикатором его чистоты. В местах, где воздух загрязнен дымом, копотью, сернистым газом, лишайники не растут. Их особая чувствительность к токсичным веществам связана с неспособностью выделять впитанные элементы. Видовой состав лишайников и скорость их роста используются как показатели степени загрязненности среды. Лишайники способны связывать тяжелые металлы на клеточных стенках, предотвращая разрушение цитоплазмы. Изучение их химического состава позволяет следить за присутствием тяжелых металлов и других загрязнителей вокруг промышленных центров. Лишайники используют и для контроля за выпадением радиоактивных осадков.

Слабый фотосинтез и скудное минеральное питание определяют медленный рост лишайников. Накипные лишайники за год увеличиваются в диаметре на 1 ...8 мм, а листоватые и кустистые вырастают на 1 ...35 мм. Живут лишайники очень долго. Если, исходя из размеров, рассчитать возраст некоторых экземпляров, то он составит более 4500 лет.

**10.8.5. Значение и использование лишайников.** Биологические особенности лишайников определяют их возможность поселяться на бесплодных горных породах и способствовать выветриванию. Как автогетеротрофные организмы лишайники одновременно аккумулируют солнечную энергию, создавая органическое вещество, и разлагают органические и минеральные вещества. Выделения лишайников растворяют не только известковые, но и кремнеземистые соединения. В трещинах и углублениях разрыхленной породы задерживаются пылеватые частицы, накапливается гумус. Первыми обычно поселяются накипные лишайники, вытесняемые позднее более крупными листоватыми и кустистыми, затем мхи, травы и, наконец, мелкие кустарники. Эта работа лишайников определяет их значение в природе.

Наибольшее экономическое значение имеют виды лишайников, объединенные под названием "ягель". Это олений лишайник, неправильно называемый оленьим мхом (*Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*, *C. sylvatica*, *C. mitis*), а также исландский мох (*Cetraria islandica*) и другие виды цетрарий и алекторий. Эти кустистые лишайники широко распространены в тундре, где служат главным зимним кормом для северного оленя. Олени чувствуют запах лишайника под снегом и могут доставать его даже со значительной глубины. Вследствие очень медленного отрастания лишайников на восстановление пастбищ требуется 10...30 лет. Наиболее ценные тундровые олени пастбища — кладониевые.

Используют лишайники также в медицине для получения слизистых отваров и в парфюмерии для изготовления духов (*Evernia prunastri*).

Лишайники, поселяющиеся на деревьях, не являются паразитами, но, безусловно, вредны, так как на них поселяются вредные насекомые. На ветвях и стволах деревьев в виде сероватых или черно-бурых длинных косм растут различные виды уснеи (*Usnaea barbata* и др.) и алектории. Стволы плодовых деревьев необходимо очищать от лишайников.

### Вопросы для самоконтроля

1. В чем отличия между искусственными, естественными и генеалогическими системами?
2. Что такое бинарная номенклатура?
3. Каковы объекты ботаники в современной системе органического мира?
4. Каковы цитологические особенности прокариотных организмов?
5. В чем отличия между автотрофными и гетеротрофными организмами?
6. Какие организмы являются сапротрофными, паразитными?
7. Каково значение бактерий в природе и жизни человека?
8. Почему цианобактерии раньше называли водорослями?
9. Какие растения называются водорослями?
10. Каково строение водорослей? Каково строение одноклеточных, колониальных, многоклеточных и неклеточных водорослей?

11. Какие пигменты встречаются в хроматофорах водорослей разных отделов?
12. Как размножаются водоросли?
13. Какие типы полового размножения и чередования поколений встречаются у водорослей?
14. Какие особенности строения характерны для планктонных водорослей?
15. Какую роль играют водоросли в природе и хозяйстве человека?
16. В чем двойственность природы лишайников?
17. Какую роль играют грибы, водоросли и цианобактерии в теле лишайника?
18. Как размножаются лишайники?
13. Какова роль лишайников в природе?

### Резюме.

Систематика изучает и описывает все имеющиеся виды и распределяет их по группам на основе сходства строения и родственных связей между ними. Систематика изучает и описывает все имеющиеся виды и распределяет их по группам на основе сходства строения и родственных связей между ними. Современная систематика опирается на принципы эволюционного учения. Согласно правилам ботанической номенклатуры устанавливаются таксономические категории. Под ними подразумевают определенные ранги или уровни классификации, т. е. ступени определенной иерархии. Основными таксономическими категориями считаются: вид (*species*), род (*genus*), семейство (*familia*), порядок (*ordo*), подкласс (*subclassis*), класс (*classis*), отдел (*divisio*) и царство (*regnum*). Совокупность реально существующих или существовавших организмов, отнесенных к определенной таксономической категории, называется таксоном. Таксон — понятие конкретное. Совокупность реально существующих или существовавших организмов, отнесенных к определенной таксономической категории, называется таксоном. Таксон — понятие конкретное. Научные названия всех таксонов, относящихся к таксономическим категориям выше вида, состоят из одного латинского слова, название вида — из двух. Правило давать видам двойные названия — бинарная номенклатура, введено К. Линнеем в 1753 г. Названиям таксонов (кроме вида и рода) присвоены определенные окончания, что позволяет установить их таксономическую категорию. Для семейств растений принято окончание *aceae*, для порядков — *ales*, для подклассов — *idae*, для классов — *psida*, для отделов — *phyta*.

Вид — основная структурная единица в системе живых организмов и особый качественный этап их эволюции. Вследствие этого вид представляет собой основную таксономическую категорию в систематике

Растения — царство эукариотических автотрофных организмов.

В современном понимании царство Растения включает 3 подцарства: Багрянки (*Rhodobionta*), Настоящие водоросли (*Phycobionta*) и Высшие растения (*Cormobionta*). Багрянки, они же Красные водоросли, и Настоящие водоросли

могут рассматриваться как Низшие растения, или Водоросли. Тело их не расчленено на органы и ткани, органы размножения одноклеточные. Такое строение отличает их от высших растений. Различают следующие отделы водорослей: Красные, или багрянки, Зеленые, Золотистые, Желто-зеленые, Диатомовые, Бурые, Пирофитовые, Эвгленовые и др.

Характерная особенность клеток водорослей — наличие хроматофоров. Хроматофор — носитель окраски. Хроматофоры — органеллы, в которых происходит фотосинтез. Форма их очень разнообразна: лентовидная, чашевидная, в форме кольца или полого цилиндра, зернистая. Эволюция хроматофоров шла от примитивных зеленых пластинок в наружном слое цитоплазмы через отдельные спирально изогнутые ленты к мелким пластинкам, а затем к зернам, сходным по форме с хлоропластами высших растений. Окраска хроматофоров варьирует в зависимости от набора пигментов. В хроматофорах всех водорослей имеются особые образования — пиреноиды. Появление пиреноидов — начало функциональной специализации, которая у высших растений завершилась возникновением специализированных пластид: хлоро-, хромо- и лейкопластов.

Запасные вещества в клетках водорослей — это полисахариды (крахмал, багрянковый крахмал, ламинарин) или масла. Они специфичны для каждого из отделов водорослей.

Ядро имеет типичное строение. В процессе деления (митоз, мейоз) у большинства водорослей обнаруживаются центриоли.

Формы полового процесса у водорослей разнообразны: *изогамия*, *гетерогамия*, *оогамия*. Половой процесс, при котором сливается содержимое двух вегетативных клеток, физиологически исполняющих функцию гамет, называется *конъюгацией*.

Водная поверхность занимает 2/3 земного шара, и на этом огромном пространстве водоросли главные производители органического вещества и кислорода, начальное звено всех пищевых цепей водных организмов.

Известно 160 видов съедобных морских макрофитов: 81 — Красные (порфира, родимения и др.), 54 — Бурые (ламинария, ундария и др.), 25 — Зеленые (каулерпа, ульва и др.). Их используют как овощи, едят сырыми, сушеными, засахаренными; готовят салаты, супы, острые приправы.

Красные и Бурые водоросли используют для получения фикоколлоидов — альгинатов, агаров и каррагинанов.

Бурые и красные макрофиты используют как удобрения. Они богаты калием.

Лишайники (*Lichenomycota*) — симбиотические организмы, образованные грибом (гетеротрофный микобионт) и водорослями или цианобактериями (автотрофный фикобионт). Двойственная природа лишайников открыта в 60-х годах XIX в. С. Шведенером. Насчитывают около 25 000 видов лишайников.

В составе лишайников встречается около 20 000 грибов.

Фотосинтезирующие организмы представляют собой одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли (у большинства) и цианобактерии. До 90 % лишайников содержат зеленые водоросли родов *Trebouxia* (одноклеточные), *Tren-*

*terophlia* (нитчатые) и нитчатые цианобактерии носток, распадающиеся на цепочки клеток. Всего в лишайниках встречается 26...28 родов водорослей.

Тело лишайника представляет собой таллом, или слоевище.

Различают три основные формы таллома лишайников: накипные, или корковые; листоватые и кустистые.

У листоватых и кустистых лишайников *гомеомерные* талломы - с верхней и нижней сторон имеются плотные сплетения гиф, образующие коровые слои. Между коровыми слоями гифы переплетены более рыхло, образуя сердцевинный слой. У большинства же лишайников водоросли располагаются сразу под верхней корой, образуя так называемый гонидиальный слой, и относятся обычно к зеленым. Это *гетеромерные* талломы.

Характерная особенность лишайников — образование специфических органических соединений, называемых лишайниковыми кислотами. Они откладываются на поверхности гиф в виде кристаллов, палочек, зернышек и т. д. Лишайниковых кислот около 300. В качестве запасных питательных веществ в лишайниках накапливаются полисахариды лихенин и изолихенин; белков и жиров мало. Некоторые лишайники синтезируют ценное эфирное масло.

Размножаются лишайники только вегетативно.

Видовой состав лишайников и скорость их роста используются как показатели степени загрязненности среды.

Биологические особенности лишайников определяют их возможность поселяться на бесплодных горных породах и способствовать выветриванию.

Наибольшее экономическое значение имеют виды лишайников, объединенные под названием "ягель". Это олений лишайник, неправильно называемый оленьим мхом (*Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*, *C. sylvatica*, *C. mitis*), а также исландский мох (*Cetraria islandica*) и другие виды цетрарий и алекторий.

**Учебный модуль 3 "Систематика растений"**  
**Модульная единица 6 "Высшие споровые растения"**  
**Учебный элемент 11 "Проптеридофиты, Моховидные, Псилотовидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные"**

**Аннотация.** Происхождение и классификация споровых растений. Место в эволюции высших растений. Отделы: Проптеридофиты, Моховидные, Псилотовидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные. Общая характеристика. Размножение. Чередование ядерных фаз. Гаметофит и спорофит. Значение споровых растений.

**Ключевые слова.** Высшие споровые растения. Проптеридофиты. Моховидные. Псилотовидные. Плауновидные. Хвощевидные. Папоротниковидные

**Вопросы лекции**

11.1. Высшие растения - <i>Cormobionta</i> .....	248
11.2. Высшие споровые растения .....	249
11.3. Отдел Проптеридофиты — <i>Propteridophyta</i> .....	250
11.4. Отдел Моховидные — <i>Bryophyta</i> .....	252
11.4.1. Общая характеристика. ....	252
11.4.2. Класс Печеночные мхи ( <i>Hepaticopsida</i> ). ....	252
11.4.3. Класс Листостебельные мхи ( <i>Bryopsida</i> , или <i>Musci</i> ). ....	253
11.4.3.1. Подкласс Бриевые, или Зеленые мхи ( <i>Bryidae</i> ). ....	253
11.4.3.2. Подкласс Сфагновые, или Белые мхи ( <i>Sphagnidae</i> ). ....	254
11.4.4. Распространение мхов, их роль в заболачивании и торфообразовании. ....	254
11.5. Отдел Псилотовидные — <i>Psilotophyta</i> .....	255
11.6. Отдел Плауновидные — <i>Lycopodiophyta</i> .....	255
11.6.1. Класс Плауновые ( <i>Lycopodiopsida</i> ). ....	256
11.6.2. Класс Полушниковые ( <i>Isoetopsida</i> ). ....	256
11.7. Отдел Хвощевидные — <i>Equisetophyta</i> .....	257
11.8. Отдел Папоротниковидные — <i>Polypodiophyta</i> .....	258
11.8.1. Класс Полиподиопсиды ( <i>Polypodiopsida</i> ). ....	259
11.8.1.1. Порядок Марсилиевые ( <i>Marsiliales</i> ). ....	260
11.8.1.2. Порядок Сальвиниевые ( <i>Salviniales</i> ). ....	260
11.9. Происхождение высших споровых растений.....	261
Вопросы для самоконтроля.....	262
Резюме. ....	262

### 11.1. Высшие растения - *Cormobionta*

Высшие растения — одно из подцарств царства растений, объединяющее не менее 300 000 видов — от мхов до покрытосеменных. Их происхождение связано с выходом на сушу морских многоклеточных зеленых водорослей. Появление первых наземных многоклеточных растений датируется силуром. В процессе приспособления к наземным условиям существования возникли новые типы растений с новыми признаками, способные жить в условиях суши.

В воде все тело растения находится в одинаковых условиях освещения и увлажнения; на суше элементы водно-минерального питания содержатся в почве, и для их поглощения формируются вначале ризоиды, а затем корни; фотосинтез обеспечивают листья, приподнятые над землей стеблями. В процессе эволюционной специализации возникают морфологические и физиологические различия между частями растения. На смену таллому низших у высших растений формируется тело, расчлененное на органы: корень и побег (листья и стебель). Поэтому высшие растения называют побеговыми, листостебельными — *Cormobionta*. Усложняется и внутреннее строение, появляются специализированные ткани: покровные (защищающие растение от чрезмерной потери воды, колебаний температуры, повреждений), проводящие (для быстрого передвижения растворов минеральных и органических веществ между разделенными в пространстве органами — корнями и листьями), механические (обеспечивающие поддержание тела растения в неплотной воздушной среде). С наличием у высших растений сосудов или трахеид связано еще одно их название — *сосудистые*.

Идет эволюция органов размножения, их приспособление к наземной среде. Формируются многоклеточные органы размножения вместо одноклеточных, характерных для подавляющего большинства низших растений. Многоклеточные стенки надежнее защищают гаметы (в архегониях и антеридиях) или споры (в спорангиях). Зигота развивается в типичный многоклеточный зародыш, поэтому высшие растения получили название зародышевые — *Embryobionta*. Задержка зиготы внутри архегония — еще одно приспособление к выживанию в условиях суши. Зародыш (спорофит) на ранних критических стадиях развивается под защитой женского гаметофита. Зигота начинает делиться внутри гаметофита, и ее питание полностью зависит от него.

У более примитивных высших растений (мхов, плаунов, хвощей и папоротников) половой процесс неразрывно связан с водой, без нее невозможно активное передвижение сперматозоидов; значительная влажность субстрата и атмосферы необходима и для существования их гаметофитов.

У семенных, как у наиболее высокоорганизованных растений, приспособление к наземному образу жизни выразилось в полной независимости полового размножения от капельно-жидкой воды. Зависимость гаметофита от воды в условиях наземного существования и была, видимо, основной причиной его прогрессирующей редукции. Для распространения спор капельно-жидкая вода



не нужна, и морфологическая эволюция высших растений шла в основном по пути совершенствования спорофита.

К высшим относят растения, имеющие органы, ткани, многоклеточные органы размножения и зародыш. Одинаковые органы полового размножения, сходство морфологии, проводящей системы и покровов позволяют считать высшие растения единой по своему происхождению группой.

Высшие растения разделяются на восемь отделов: Проптеридофиты (*Propteridophyta*); Моховидные (*Bryophyta*); Псилотовидные (*Psilotophyta*); Плауновидные (*Lycopodiophyta*); Хвощевидные (*Equisetophyta*); Папоротниковидные (*Polypodiophyta*); Голосеменные (*Gymnospermae*), или Сосновые (*Pinophyta*); Покрытосеменные (*Angiospermae*), или Магнолиевые (*Magnoliophyta*).

Голосеменные и Покрытосеменные распространяются (расселяются) при помощи семян — их называют семенными; остальные — при помощи спор — их называют высшими споровыми.

## 11.2. Высшие споровые растения

Высшие споровые растения появились на суше в конце силурийского периода, более 400 млн лет тому назад. Первые представители были небольших размеров и имели простое строение. В процессе эволюции из них сформировались разнообразные формы высших растений.

Существует две основные версии происхождения высших растений от водорослевого предка. Согласно первой из них от водорослей (скорее всего, зеленых) произошли проптеридофиты, которые и дали начало всем остальным высшим растениям. Согласно второй проптеридофиты и моховидные сформировались из водорослей независимо.

Элементарные органы появились у первых примитивных высших растений. Их тело представляло собой дихотомически (вильчато) ветвящиеся оси, на нижнем конце которых возникли корневищеподобные органы — ризоиды, от которых отходили волосковидные ризоиды. Ризоид был прототипом корня, а ризоиды — корневых волосков. Формирование специальных фотосинтезирующих органов (листьев) произошло позднее двумя различными путями. У плауновидных листья сформировались как выросты (энации) на осевых органах. Это микрофилльная линия эволюции. Настоящие листья других высших растений возникли в результате уплощения и бокового срастания разветвленных осей, на которых располагались спорангии. Таким образом, эти листья выполняли функции фотосинтеза и бесполого размножения. Впоследствии же произошло разделение функций, сформировались спорофиллы, или спороносные листья со спорангиями и трофофиллы, или питающие зеленые листья. Это макрофилльная линия эволюции.

Усовершенствованию органов соответствовало усложнение внутреннего строения и онтогенеза. В жизненном цикле происходит чередование полового и бесполого способов размножения и связанное с этим чередование поколений.

Бесполое поколение представлено диплоидным спорофитом, половое — гаплоидным гаметофитом.

*Спорофит* — растение, образующее споры. В многоклеточных спорангиях в результате мейотического деления формируются гаплоидные споры. Они лишены жгутиков и распространяются пассивно (ветром, водой, животными). Растения, у которых все споры одинаковые, называются равноспоровыми. У более высокоорганизованных групп споры разной величины: в микроспорангиях образуются многочисленные мелкие споры — микроспоры, а в мегаспорангиях — крупные мегаспоры. Это разноспоровые растения. При прорастании споры образуется гаметофит.

*Гаметофит* — растение, образующее гаметы. Гаметы развиваются в многоклеточных органах полового размножения: яйцеклетки — в архегониях, похожих на колбу, сперматозоиды — в мешковидных антеридиях. Гаметофит вырастает из споры. У равноспоровых растений гаметофиты обоеполые, у разноспоровых — однополые. Из микроспор развиваются мужские гаметофиты с антеридиями, из мегаспор — женские с архегониями. Оплодотворение происходит лишь при наличии воды, необходимой для движения сперматозоидов. В результате слияния гамет в зиготе восстанавливается диплоидность. Из зиготы формируется многоклеточный зародыш, развивающийся в новый спорофит.

Все высшие растения делятся на две группы по доминированию в жизненном цикле гаметофита или спорофита. Растения с доминирующим гаметофитом составляют один отдел — Моховидные (*Bryophyta*), а с доминирующим спорофитом — остальные несколько отделов. Сложно устроенный диплоидный спорофит с корнями и развитой проводящей системой из ксилемы и флоэмы оказался более приспособленным к жизни на суше. Он может быть травянистым или древесным растением, у некоторых видов имеется камбий, и они способны к вторичному утолщению. По сравнению со спорофитом гаплоидный гаметофит просто устроен, мал и недолговечен. Его часто называют заростком. Строение заростка проще, чем спорофита. Заросток имеет вид небольшой пластинки или клубенька без дифференциации на органы. Почвенное питание происходит с помощью ризоидов. Размер заростка не превышает нескольких сантиметров, так как оплодотворение сперматозоидами возможно только при наличии воды на поверхности заростка.

В целом для эволюции высших растений характерна тенденция к усложнению и усовершенствованию спорофита при одновременной редукции гаметофита.

### 11.3. Отдел Проптеридофиты — *Propteridophyta*

Проптеридофиты (псилофиты, риниофиты) — отдел вымерших древнейших растений. Известны с силура до верхнего девона, когда они были распространены очень широко. Их ископаемые остатки обнаружены в Европе, Север-

ной Америке, Азии, Австралии, Африке. Впервые были описаны Д. Доусоном (1859).

Проптеридофиты — это предпобеговые растения. Их тело представляло собой дихотомически ветвящиеся оси с ризоидами. Корни отсутствовали. Предпобеги — оси, не имевшие листьев или листоподобных придатков, снабженных проводящей системой.

Проводящая система предпобегов — протостель, вторичных тканей не было. Спорангии верхушечные. Гаметофиты свободноживущие, изучены слабо.

Описаны гаметофиты, сходные по строению со спорофитами, но несущие на верхушках осей чашевидные расширения с лопастным краем (похожие на подставки мха маршанции). Архегонии прикреплялись к выступу в центре чаши и имели длинную шейку. Булавовидные или округлые антеридии сидели на внутренних стенках чаши. В чаше задерживалась вода, в которой могли двигаться сперматозоиды. Разные проптеридофиты имели, видимо, однотипно устроенные гаметофиты. Это дополнительное свидетельство единства всей группы и близости проптеридофитов к ранним моховидным.

Проптеридофиты заселяли заболоченные низины по берегам водоемов.

Куксония (*Cooksonia*) — древнейшее известное сосудистое растение, жившее в середине силура (более 450 млн лет тому назад) и вымершее к раннему девону. Это небольшое (высотой 5...6 см) растение с шаровидными спорангиями на концах дихотомически ветвящихся осей. Куксония и близкая к ней *Steganotheca* размещаются в основании филогенетического древа высших растений, указывая на их монофилетическое происхождение.

В верхах силура — низах девона обнаружены уже довольно разнообразные высшие растения.

Риния (*Rhynia*) — наиболее известный род. Болотные растения образовывали густые заросли. Надземные дихотомически ветвящиеся их оси длиной 20...50 см и диаметром 2...3 мм и служили фотосинтезирующим органом. В центре оси проходил сплошной тяж ксилемы с кольчатыми трахеидами, окруженный удлинненными клетками флоэмы (протостель). Воду и раствор минеральных веществ поглощали ризоиды, расположенные на горизонтальных корневищеподобных ризомоидах. На верхушках располагались спорангии, которые раскрывались продольной щелью.

Зостерофиллум (*Zosterophyllum*) — более крупные, чем ринии, растения. Зостерофилловые включают формы, переходные к плауновидным. Их оси были покрыты шипиками, выростами (энациями), лишенными проводящих пучков. У рода астероксилон (*Asteroxylon*) ответвления осевого проводящего пучка подходят к основаниям многочисленных выростов, покрывающих оси. У некоторых родов проводящие пучки входят в выросты, которые рассматриваются как примитивные листья.

Тримерофиты — еще более крупные и сложноустроенные растения. Наиболее известные роды: псилофитон (*Psyllophyton*) и тримерофитон (*Trimerophyton*). Можно предположить, что тримерофиты произошли от риниевых и дали начало папоротниковидным.

Проптеридофиты — древнейшие и наиболее примитивные наземные высшие растения, дали начало плаунам (микрофилльная линия эволюции), папоротникам (макрофилльная линия эволюции) и хвощам с их особым строением. Вопрос о связи со мхами остается спорным.

#### 11.4. Отдел Моховидные — *Bryophyta*

**11.4.1. Общая характеристика.** В этот отдел входит более 25 000 видов сравнительно просто организованных травянистых растений. От остальных высших растений они резко отличаются преобладанием в цикле развития гаметофита. У более примитивных форм гаметофит представлен слоевищем, талломом, а у остальных расчленен на стебель и листья. Корней нет, их заменяют ризоиды. Обычно они служат лишь для закоривания растения, так как вода и минеральные вещества достаточно быстро поглощаются стеблем. Элементы проводящих тканей появляются лишь у наиболее высокоразвитых мхов. Частично обособлены ассимиляционная и механическая ткани.

Спорофит самостоятельно не существует, развивается и всегда находится на гаметофите. Он состоит из коробочки, где образуется спорангий, и ножки. Основание ножки (стопа) погружено в ткань гаметофита и выполняет роль гаустории, поглощая питательные вещества и воду из гаметофита. Преобладание гаплоидного многолетнего самостоятельно живущего гаметофита над диплоидным паразитирующим на нем спорофитом очевидно.

Моховидные — древняя группа, связанная в своем происхождении с проптеридофитами. Ископаемые остатки их известны с девона, т. е. порядка 400 млн лет тому назад. Отдел делится на три класса: Антоцеротовые (100 видов, шесть родов талломных растений), Печеночные и Листостебельные мхи.

**11.4.2. Класс Печеночные мхи (*Hepaticopsida*).** Класс объединяет около 8500 видов, гаметофит которых представлен слоевищем, талломом или стеблем с листьями простого строения. Ризоиды одноклеточные. Большая часть видов встречается в умеренном климате Южного полушария. Развиваются на влажных почвах. Практическое значение печеночников невелико. Широко распространена Маршанция обыкновенная (*Marchantia polymorpha*), растущая на влажной лесной почве, где в результате пожара или вырубki деревьев нарушен травянистый покров. Гаметофит маршанции — напочвенное талломное растение. Оно имеет вид дихотомически ветвящейся стелющейся темнозеленой пластинки размером до 10 см. Таллом имеет дорсовентральное строение, на нижней стороне — ризоиды. Талломы раздельнополые, органы полового размножения развиваются на особых вертикальных ветвях-подставках. После оплодотворения из зиготы развивается зародыш, из которого вырастает овальная коробочка на очень короткой ножке — спорофит. Внутри коробочки в спорангии образуются после мейоза многочисленные гаплоидные физиологически различные споры. К моменту их созревания подставки вытягиваются, коробочки лопаются и споры высыпаются. Попадая на почву, спора прорастает в водоросле-

подобную пластинчатую протонему, из которой потом развивается взрослый гаметофит. Вегетативное размножение осуществляется выводковыми почками, образующимися в выводковых корзиночках на слоевищах.

**11.4.3. Класс Листостебельные мхи (*Bryopsida*, или *Musci*).** В этот класс входит 2/3 видов моховидных, распространенных преимущественно в умеренной и холодной зонах земного шара. Мхи играют заметную роль в растительном покрове тундр, лесов и болот. Для них характерно радиальное строение гаметофита, имеющего стебель и листья. Ризоиды многоклеточные. Класс состоит из трех подклассов: Бриевые, или Зеленые мхи (*Bryidae*); Сфагновые, или Белые мхи (*Sphagnidae*); Андреевые, или Черные мхи (*Andreaeidae*). Андреевые мхи (три рода, 90 видов) распространены в холодных областях, внешне сходны с зелеными, по строению листьев и коробочки — с белыми.

**11.4.3.1. Подкласс Бриевые, или Зеленые мхи (*Bryidae*).** Сюда относится большая часть мхов (около 700 родов, объединяющих 14 000 видов), широко распространенных повсюду, особенно в тундровой и лесной зонах Северного полушария.

В нашей флоре наиболее известный вид — кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*). Густые дерновины кукушкина льна встречаются на сырой почве в лесах, на лугах и болотах. Прямостоячие неветвистые (высотой 15...20 см) стебли густо покрыты мелкими листьями. От подземной части стебля отходят многолетние ветвящиеся ризоиды. Внутреннее строение сложное. В центральной части находится тяж, состоящий из водопроводящих мертвых клеток с тонкими скошенными поперечными стенками, отличающихся от трахеид отсутствием пор. Тяж окружен живыми клетками, по которым передвигаются органические вещества. Выделяются первичная кора и эпидерма. Под эпидермой имеется механическая ткань. Листья многослойные, на верхней стороне с многочисленными ассимиляторами — вертикальными цепочками хлорофиллоносных клеток. У остальных мхов обычно однослойная листовая пластинка.

Гаметофиты кукушкина льна раздельнополые. На верхушке женских особей развиваются архегонии, на верхушках мужских — антеридии, окруженные краснобурыми листьями, образующими чашу, в которую и выходят двужгутиковые сперматозоиды. При попадании туда дождевых капель они рассеиваются с брызгами воды. Капельки воды с большим количеством сперматозоидов могут переносить насекомые. Сильная роса также создает условия для оплодотворения.

Из зиготы здесь же, в брюшке архегония, развивается зародыш, из которого вырастает спорофит, имеющий вид коробочки на длинной ножке. Коробочка снаружи прикрыта колпачком — остатком архегония. Внутри коробочки — спорангий, где после мейоза образуются споры. После созревания спор колпачок, а затем и крышечка отделяются и споры высыпаются через отверстия на верхушке коробочки. Во влажную погоду эти отверстия прикрываются рядом зубцов — перистомом. Споры разносятся ветром и, попадая в благоприятные условия, прорастают. Сначала образуется протонема, сходная с нитчатой водорослью, на которой из особых почек формируются листостебельные побеги.

Эти побеги вместе с протонемой представляют гаплоидное поколение — гаметофит, коробочка на ножке — диплоидное — спорофит.

**11.4.3.2. Подкласс Сфагновые, или Белые мхи (*Sphagnidae*).** К сфагновым мхам относится свыше 300 видов единственного рода Сфагнум (*Sphagnum*). Сфагновые мхи распространены преимущественно на севере Евразии и Америки, где занимают обширные площади и являются основными образователями торфяных болот. Строение сфагновых мхов отличается рядом особенностей. Ветвистые стебельки сфагнума усажены мелкими листьями. Короткие веточки скручены на верхушке стебля, длинные свешиваются вдоль него, образуя как бы фитиль, по которому поднимается вода. Ризоидов нет. Во взрослом состоянии нижние части растения отмирают, верхние же продолжают расти. Проводящих тканей нет. Сердцевина паренхимная, отделена от коры кольцом паренхимных клеток с утолщенными стенками. В коре несколько слоев крупных мертвых гиалиновых клеток с перфорациями ("порами") и спиральными или кольчатыми утолщениями клеточных стенок ("клетки-бочки"). Листья однослойные, состоят из хлорофиллоносных и гиалиновых клеток. Гиалиновые клетки легко заполняются водой и долго ее сохраняют. Благодаря такому строению сфагновые мхи могут накапливать воды в 37 раз больше своей сухой массы. Поэтому их развитие вызывает переувлажнение и заболачивание территории. При высыхании мертвые клетки заполняются воздухом и мох становится бесцветным, отсюда и название — белые мхи. Сфагнум в четыре раза гигроскопичнее ваты. Содержит фенолоподобное вещество — сфагнум, обладающее антисептическим действием, может использоваться как перевязочный материал.

Архегонии и антеридии сфагновых мхов располагаются на боковых веточках. Спорофит состоит из шарообразной коробочки и короткой ножки. Внутри коробочки формируется спорангий. Когда споры созревают, верхушка стебля сильно вытягивается, крышечка с коробочки отделяется и споры высыпаются. Из споры вырастает пластинчатая протонема, на которой образуются олиственные побеги сфагнума.

**11.4.4. Распространение мхов, их роль в заболачивании и торфообразовании.** Значение зеленых и особенно белых мхов очень велико. Развитие их в напочвенном покрове лугов препятствует семенному возобновлению трав, вызывает изреживание травостоя и падение урожайности трав на лугах. Накопление мхами воды приводит к заболачиванию лугов.

В лесу, где зеленые мхи часто образуют сплошные ковры под пологом ели и сосны, они препятствуют прорастанию семян деревьев. Естественного возобновления леса не происходит, приходится специально сдирать моховую подстилку. Но, безусловно, наиболее заметную роль мхи играют в заболачивании территории. Ковер зеленых мхов задерживает испарение, приводит к переувлажнению, при котором зеленые мхи не могут существовать и уступают место белым мхам. Сфагновые мхи благодаря особенностям своего строения энергично накапливают воду. Отмирающие части сфагнума уплотняются и, пропитанные водой, превращаются в анаэробных условиях в торф. Торфяная

масса легко впитывает воду и препятствует поступлению воздуха в почву. Создаются условия, при которых рост деревьев затрудняется, они гибнут — и на месте леса образуется болото. Рост торфяника идет очень медленно — 1 м в 1000 лет. В торфе благодаря высокому содержанию кислот и анаэробным условиям гниение сильно затруднено. Поэтому попавшие в торф остатки организмов и различные предметы почти не разлагаются, чему способствует и низкая температура торфяника.

Торф используют в качестве удобрения, топлива и, что наиболее перспективно, в качестве ценного химического сырья. При сухой перегонке торфа получают воск, парафин, фенолы, уксусную кислоту и другие вещества. Хотя торф и служит ценным сырьем, но заболачивание обширных территорий, вызываемое мхами (особенно сфагновыми), — явление отрицательное, так как препятствует росту и возобновлению лесов и делает невозможным сельскохозяйственное освоение угодий.

Однако осушение сфагновых болот на водоразделах должно проводиться достаточно осторожно, так как болота играют большую водоохранную роль. Медленно оттаивая, они задерживают сход талых вод, питают ручейки, ручьи и реки в течение лета, не давая им обмелеть.

### 11.5. Отдел Псилотовидные — *Psilotophyta*

Отдел включает два рода прямых потомков проптеридофитов: псилот и тмезиптер. Это небольшие травянистые растения, ныне обитающие как эпифиты или на перегнойных почвах во влажных тропиках и субтропиках.

### 11.6. Отдел Плауновидные — *Lycopodiophyta*

Плауновидные — очень древняя группа, к которой относятся как ископаемые, так и ныне живущие растения. Возникнув в силуре, в каменноугольном периоде они достигли своего наиболее полного расцвета. Это были огромные (высотой до 40 м и диаметром до 2 м) деревья (лепидодендроны, сигиллярии) с колонновидными стволами и слабо развитыми корнями. Крона формировалась за счет многочисленных дихотомических ветвлений. Они играли важную роль в растительности земного шара, образуя целые леса. Остатки их участвовали в образовании каменного угля и нефти. К концу каменноугольного периода плауновидные в основном вымерли. В современной флоре они представлены вечнозелеными многолетними травами, реже полукустарниками. Сохранилось около 1000 видов (четыре рода).

Плауновидные имеют мелкие листья с одной жилкой. Такие листья возникли как поверхностные боковые выросты оси еще у проптеридофитов. Вначале они были лишены проводящей ткани, но постепенно листовые следы проникли внутрь выроста и образовались примитивные микрофиллы. Микрофиллы ("маленькие листья") у некоторых ископаемых плауновидных достигали в дли-

ну 1 м и более. Микрофилльный тип листьев — характернейший признак растений этого отдела.

Выделяют два современных класса: равноспоровые Плауновые (*Lycopodiopsida*) и разноспоровые Полушниковые (*Isoetopsida*).

**11.6.1. Класс Плауновые (*Lycopodiopsida*).** Из всего класса до настоящего времени сохранилось два рода, из них наиболее значимы плауны.

Плаун (*Lycopodium*), к этому роду относят многочисленные (около 200 видов) многолетние вечнозеленые травы, которые распространены от арктических областей до тропиков. Тропические виды в основном эпифиты, в умеренных областях — в напочвенном покрове лесов. У нас в сырых хвойных лесах широко распространен *Плаун булавовидный* (*L. clavatum*). Его длинные (до 3 м) стелющиеся ветвящиеся побеги густо усажены жесткими мелкими листьями. От стебля отходят тонкие придаточные корни.

Побеги и корни ветвятся дихотомически. Стебель плауна имеет довольно сложное анатомическое строение. В центре — своеобразный концентрический, проводящий пучок, где ксилема окружена флоэмой. В коровой части развита механическая ткань, снаружи одет эпидермой.

В середине лета на верхушках приподнимающихся веточек появляются булавовидные спороносные колоски (стробилы). Они располагаются обычно по два. Колосок состоит из оси и сидящих на ней листочков (спорофиллов). На верхней стороне спорофилла находится крупный почкообразный спорангий на короткой ножке. После мейоза в нем образуются гаплоидные споры. Все они одинаковой величины и одеты толстой желтой оболочкой. Описанное растение представляет собой диплоидный спорофит. Из спор же развивается гаплоидный заросток — гаметофит. Заросток плауна ведет подземный образ жизни. Это очень маленький (в диаметре 2...5 мм, реже до 1 см) похожий на юлу бесцветный таллом. От нижней его поверхности отходят ризоиды. Через них в заросток врастают гифы гриба, образуя своеобразную микоризу. В симбиозе с грибом, который обеспечивает питание, и живет заросток, лишенный хлорофилла и неспособный к фотосинтезу. Растет гаметофит очень долго: от шести до 15...20 лет. Лишь тогда на его верхней стороне образуются антеридии и архегонии. И те и другие погружены в ткань заростка, только длинные шейки архегониев выдаются наружу. После оплодотворения яйцеклетки двужгутиковым сперматозоидом из зиготы развивается зародыш спорофита, растущий в брюшке архегония, а затем и взрослое растение.

**11.6.2. Класс Полушниковые (*Isoetopsida*).** Полушниковые — разноспоровые плауны. К ним принадлежат два рода: полушник (*Isoetes*) (70 видов) с подземным стеблем, несущим листья, похожие на иглы дикобраза и селлагинелла (плаунок).

Селлагинелла (*Selaginella*) среди современных родов плауновидных насчитывает самое большое (около 700) число видов, преимущественно тропических. Это нежные многолетние травянистые растения, требующие высокой влажности. Селлагинеллы в отличие от плаунов характеризуются разноспоровостью. В спороносных колосках образуется два вида спор — четыре мегаспоры в мега-



спорангиях и многочисленные микроспоры в микроспорангиях. При прорастании из микроспоры образуется мужской гаметофит, состоящий из одной ризоидальной клетки и антеридия со сперматозоидами. Мегаспора развивается в женский гаметофит, не покидающий ее оболочки и состоящий из мелкоклеточной ткани, в которую погружены архегонии. После оплодотворения из яйцеклетки развивается зародыш и затем новый спорофит.

В отличие от равноспоровых плаунов здесь наблюдается резкая морфологическая дифференцировка от спор до однополых гаметофитов. Размеры гаметофитов уменьшаются, их развитие сильно ускоряется. Редукция гаметофита, связанная с разноспоровостью, представляет собой основное направление эволюции высших растений.

### 11.7. Отдел Хвощевидные — *Equisetophyta*

Хвощи произошли от проптеридофитов, хотя пути их развития не совсем ясны. Появились хвощи в верхнем девоне, наибольшего разнообразия достигли в карбоне, когда древесный ярус заболоченных тропических лесов в значительной мере состоял из хвощевидных. Древовидные ископаемые Каламиты (*Catamites*) достигали высоты 20 м, в их стволах находят вторичную ксилему. Крупные спороносные колоски располагались на концах ветвей. Среди них были равно- и равноспоровые формы. Каламиты вымерли к началу мезозоя. Предки и потомки их неизвестны.

До настоящего времени сохранился лишь один род — Хвощ (*Equisetum*), представленный 25 космополитными видами.

Хвощи — многолетние травы лугов, болот, лесов и полей. От корневищ отходят придаточные корни и надземные побеги, обычно однолетние. Побеги имеют типичное членистое строение. От узлов отходят мутовки бурых чешуевидных листьев, сросшихся в трубчатое влагалище, и мутовки боковых побегов. Функцию фотосинтеза выполняют ребристые стебли, в коре которых содержатся клетки с хлоропластами. Клетки эпидермы пропитаны кремнеземом. Под эпидермой расположена механическая ткань. Коллатеральные проводящие пучки образуют кольцо. В ксилеме — различного типа трахеиды, иногда сосуды; флоэма состоит из ситовидных элементов и паренхимы. Место сердцевины в междоузлиях занято широкой полостью, узлы выполнены.

Споры образуются в спороносных колосках, развивающихся в зависимости от вида хвоща на ассимилирующих или на специализированных спороносных бесхлорофилльных побегах. На оси колоска находятся спорангиофоры (видоизмененные спороносные боковые побеги), имеющие вид щитка на ножке, к которому прикреплены 8...10 спорангиев. После созревания спор щитки подсыхают и раздвигаются, стенки спорангия разрушаются и споры освобождаются. Образовавшиеся в результате мейоза гаплоидные споры одеты толстой оболочкой. Из ее внешнего слоя формируются две лентовидные элатеры, спирально обернутые вокруг споры. Они как пружинки отгибаются и сгибаются при изменении влажности. Благодаря этим движениям споры сцепляются в довольно

крупные, но рыхлые комочки. Вследствие этого они лучше разносятся ветром, а при их прорастании образуются группы заростков, что обеспечивает оплодотворение.

Хотя споры внешне одинаковы, но при их прорастании образуются в зависимости от условий мужские и обоеполые заростки. Заростки — очень маленькие, размером с булавочную головку растения. Они имеют вид небольших зеленых рассеченных пластинок, от нижней поверхности которых отходят ризоиды. Гаметофиты достигают зрелости через три—пять недель. На концах лопастей мужских заростков развиваются антеридии. В средней части более крупных обоеполых заростков архегонии развиваются раньше антеридиев, что увеличивает вероятность оплодотворения чужими сперматозоидами. Сперматозоиды спирально скрученные, многожгутиковые. Из зиготы, минуя период покоя, развивается зародыш, а из него — взрослый спорофит.

Разные виды хвощей различаются по строению побегов спорофита. Например, у Хвоща полевого (*E. arvense*) весенние бесхлорофилльные неветвящиеся спороносные побеги, на верхушках которых находятся спороносные колоски, после созревания спор отмирают, а на смену им от тех же корневищ образуются летние вегетативные ассимилирующие побеги с мутовками зеленых веточек. У других видов (хвоща болотного и речного) спороносные колоски образуются на ассимилирующих побегах. Хвощ полевой — злостный сорняк. Большинство хвощей несъедобны. Некоторые виды хвощей, попадая в сено в большом количестве, могут вызвать отравление животных.

### 11.8. Отдел Папоротниковидные — *Polypodiophyta*

Папоротники представляют собой наиболее жизнеспособную эволюционную ветвь, происхождение которой связано с проптеридофитами. Возникли они в верхнем девоне, а расцвет их относится к карбону, когда древовидные папоротники вместе с ныне ископаемыми плаунами и хвощами господствовали в растительном покрове земли. Большинство их вымерло, оставшиеся дали начало мезозойским формам, которые представлены очень широко. Папоротники намного превосходят по числу видов остальные отделы высших споровых, исключая мхи.

Современные папоротники насчитывают около 300 родов (12 000 видов). Папоротники распространены по всему земному шару, преимущественно в условиях высокой влажности. В тропической Азии, Австралии, Южной Америке, где растет около 2/3 видов, кроме разнообразных трав, лиан и эпифитов встречаются древовидные папоротники с высокими стволами и розеткой перистых листьев на вершине. Они образуют светлые горные леса. В странах умеренного климата папоротники — это многолетние корневищные травы сырых тенистых лесов, реже болот.

Характерные особенности папоротников: преобладание долговечного листостебельного спорофита над эфемерным примитивным гаметофитом; наличие у спорофита крупных, обычно перисторассеченных, сложно устроенных

листьев — вай (макрофиллия); расположение спорангиев группами (сорусами) на нижней стороне листьев.

У таких папоротников нашей флоры, как папоротник орляк, щитовник мужской, надземный стебель отсутствует, развито лишь подземное корневище. Но у древовидных тропических форм стебли могут достигать высоты 25 м. Есть папоротники величиной в несколько миллиметров. Анатомическое строение стебля довольно сложное: в коре имеется механическая ткань, в центре несколько концентрических проводящих пучков, где ксилема, состоящая из трахеид, окружена флоэмой из ситовидных клеток с ситечками на продольных стенках. Вторичного утолщения у большинства нет, пучки закрытые.

Листья папоротников разнообразны по величине (от 2...4 мм у некоторых эпифитов до 6 м у древовидных форм), форме и расчлененности. Наиболее часто листовая пластинка перистая или дважды-, триждыперистая. В молодом возрасте листья свернуты улиткообразно, рост их длится несколько лет, нарастают они верхушкой. У тропических вечнозеленых форм листья живут несколько лет, у наших видов развившиеся листья однолетние.

На нижней стороне зеленых листьев (иногда это специализированные спороносные листья) образуются спорангии, сидящие кучками — сорусами на выросте листа — плаценте и прикрытые общим покрывальцем — индузием. Гаплоидные споры, образовавшиеся в спорангиях в результате мейоза, высыпаятся и, попав в благоприятные условия, прорастают, давая обоеполюй заросток (гаметофит). Заростки большинства папоротников однообразны. Это сердцевидная зеленая пластинка около 1 см<sup>2</sup>, однослойная по краям и многослойная в середине. Точка роста находится в выемке. От нижней стороны отходят ризоиды. Здесь же образуются вначале антеридии, а позднее (на более молодой многослойной части, ближе к выемке) — архегонии. Раскрываются антеридии во время дождя или обильной росы, сперматозоиды (штопорообразно извитые с пучком жгутиков, с пузырьком цитоплазмы сзади) проникают в архегонии, направляемые веществами (типа яблочной кислоты), которые те выделяют, и оплодотворяют яйцеклетку. Из зиготы развивается зародыш, а затем взрослый спорофит.

За исключением нескольких родов, все папоротники равноспоровые. У них наблюдается правильная смена поколений с преобладанием диплоидного многолетнего сложно организованного спорофита над гаплоидным эфемерным, примитивно устроенным гаметофитом. У разноспоровых водных папоротников эта неравнозначность поколений выражена еще резче.

Существующие папоротники относят к трем из семи классов: Ужовниковые (*Ophioglossopsida*), Мараттиопсиды (*Marrattiopsida*) и Полиподиопсиды (*Polypodiopsida*).

**11.8.1. Класс Полиподиопсиды (*Polypodiopsida*).** Содержит наибольшее число видов, среди них равноспоровые (четыре порядка) и разноспоровые (два порядка) папоротники. Большинство наших видов принадлежит к равноспоровым полиподиодам (порядок *Polypodiales*): крупные лесные щитовники (*Dryop-*

*teris*) (25 видов), кочедыжники (*Athyrium*) (12 видов), папоротник орляк (*Pteridium aquilinum*), страусник и др.

Разноспоровые папоротники объединяют в два специализированных порядка водных папоротников: Марсилиевые и Сальвиниевые.

**11.8.1.1. Порядок Марсилиевые (*Marsiliales*).** Из трех родов марсилиевых лишь марсилия богата (около 90) видами и встречается на всех материках. У нас Марсилия четырехлистная (*Marsilia quadrifolia*) растет в низовьях Волги и на Северном Кавказе. Это водно-болотное растение с ползучим корневищем и длинночерешковыми листьями с четырьмя листочками.

**11.8.1.2. Порядок Сальвиниевые (*Salviniales*)** насчитывают два рода: сальвиния (восемь видов) и азолла (шесть видов).

Сальвиния плавающая (*Salvinia natans*) — единственный вид рода в нашей флоре, распространена в озерах и заводях рек юга европейской части России, Кавказа, Средней Азии, Западной Сибири и Дальнего Востока. Культивируют ее и в аквариумах. Это небольшие (до 15 см) плавающие травянистые растения с мутовками из трех листьев на каждом узле тонкого стебля. Два листа — цельные, округлые, плавающие, с несмачиваемой поверхностью, один — рассеченный на нитевидные доли, подводный, выполняющий функции корней. У основания подводных листьев прикрепляются грозди шаровидных замкнутых сорусов: в одних — немногочисленные мегаспорангии, в других — многочисленные микроспорангии. В мегаспорангии образуются четыре мегаспоры, из которых развивается лишь одна. В микроспорангии обычно 64 микроспоры.

Сорусы со спорангиями зимуют на дне водоема. К весне индузий соруса разрушается, освобожденные спорангии всплывают и споры прорастают в крайне редуцированные заростки. Мужской заросток состоит из двух вегетативных клеток и двух антеридиев с четырьмя сперматозоидами каждый. Микроспоры прорастают внутри микроспорангия, заростки пробивают при этом его стенку и освобождаются. Женский заросток развивается из мегаспоры, не покидая мегаспорангия, лишь разрывая его оболочку. Он имеет вид маленькой зеленой треугольной пластинки с тремя—пятью архегониями. После оплодотворения развивается зародыш, а затем взрослый спорофит.

Биологическое преимущество разноспоровости — в обеспечении развивающегося гаметофита питательными веществами, накопленными в споре, особенно в мегаспоре.

Азолла (*Azolla*) — шесть видов мелких плавающих на поверхности воды папоротников из водоемов тропиков, субтропиков и умеренных областей (два из них натурализовались в Западной и Центральной Европе). Строение и развитие сходно с сальвинией. Замечательная особенность азоллы — ее симбиоз с азотфиксирующей цианобактерией — Анабеной азоллы (*Anabaena azollae*). На этом основано использование азоллы в Японии, Китае и Индокитае в качестве зеленого удобрения для рисовых полей, благодаря чему рис может довольно долго расти на одном и том же участке. Симбиоз происходит на всех стадиях развития папоротника. Нити анабены инфицируют женский гаметофит и затем

попадают в спорофит, где и живут в полостях листьев. Рис, развиваясь, затеняет папоротник, азолла отмирает, азот высвобождается и используется рисом.

### **11.9. Происхождение высших споровых растений.**

Высшие споровые растения сформировались на суше от общего водорослевого предка (зеленых водорослей). Для них характерно правильное чередование гетероморфных поколений — бесполого (диплоидного спорофита) и полового (гаплоидного гаметофита). Половой процесс оогамный, для него необходима вода, что лимитирует размеры гаметофита, который никогда не образует корней.

Чередование поколений, наличие сложного жизненного цикла — свидетельство примитивности организации растений, у которых ни гаплоидная, ни диплоидная фазы развития не достигли еще совершенства и самостоятельности в воспроизведении потомства. Поэтому закономерно, что дальнейшая эволюция привела к упрощению процесса размножения путем редукции гаметофита.

Моховидные — изолированная эволюционная ветвь, отличающаяся преобладанием в цикле развития гаметофита. Спорофит (коробочка со спорангием на ножке) не индивидуализирован и развивается на листостебельном гаметофите с ризоидами.

У всех остальных высших споровых доминирует спорофит. В процессе его эволюционной специализации возникли морфологические и физиологические различия между частями тела, что привело к формированию корня, стебля и листа. Листья возникают как поверхностные выросты — микрофиллы псилоотов, плаунов или как система уплощенных сросшихся ветвей — макрофиллы папоротников.

Предки псилоотов, плаунов, хвощей и папоротников — проптеридофиты. Основной путь эволюции этих отделов — совершенствование спорофита, редукция размера и упрощение строения гаметофита. Наиболее резко она выражена у разноспоровых форм.

В каменноугольном периоде (карбоне), 360...286 млн лет тому назад, на Земле преобладали мелководья и болотистые низменности, климат сегодняшних умеренных областей Евразии и Северной Америки был тропическим и субтропическим. В обширных заболоченных лесах господствовали древовидные (высотой 30...40 м) разноспоровые слабоветвящиеся плауны — лепидодендроны, сигиллярии и др., гигантские (более 18 м) древовидные равно- и разноспоровые хвощи — каламиты, древовидные папоротники. Папоротники лианы обвивали стволы деревьев, среди которых били и первые семенные растения — семенные папоротники и кордаиты. Под пологом деревьев росли травянистые папоротники. С появлением богатейшей растительности каменноугольного периода связано образование перегноя, давшего вместе с песком и глиной начало плодородным почвам, которых до тех пор не было. В каменноугольный период пышная растительность, насытив воздух кислородом, сильно изменила состав атмосферы, что было очень важно для развития наземных животных. Эти леса

оставили нам огромные запасы каменного угля. Практическое значение вымерших представителей высших споровых несравнимо с той незначительной ролью, которую ныне играет их потомство.

### Вопросы для самоконтроля

1. Каковы отличия высших растений от низших?
2. В чем отличие моховидных от всех других высших растений?
3. Какие особенности строения и физиологии ограничивают рост мхов до 15 см?
4. Какие особенности строения сфагновых мхов обусловили их роль в заболачивании территории?
5. Каковы общие черты чередования поколений у плаунов, хвощей, папоротников?
6. В чем эволюционное значение разнospоровости?
7. В какой момент жизненного цикла высшего спорового растения осуществляется мейотическое деление?
8. Что представляют собой гаметофиты плаунов, хвощей, папоротников и какой хромосомный набор для них характерен?

### Резюме.

Высшие растения — одно из подцарств царства растений, объединяющее не менее 300 000 видов — от мхов до покрытосеменных.

В процессе эволюционной специализации возникают морфологические и физиологические различия между частями растения.

На смену таллomu низших у высших растений формируется тело, расчлененное на органы: корень и побег (листья и стебель). Поэтому высшие растения называют *побеговыми*, *листочтебельными* — *Cormobionta*. Усложняется и внутреннее строение, появляются специализированные ткани: покровные (защищающие растение от чрезмерной потери воды, колебаний температуры, повреждений), проводящие (для быстрого передвижения растворов минеральных и органических веществ между разделенными в пространстве органами — корнями и листьями), механические (обеспечивающие поддержание тела растения в неплотной воздушной среде). С наличием у высших растений сосудов или трахеид связано еще одно их название — *сосудистые*.

Идет эволюция органов размножения, их приспособление к наземной среде. Формируются многоклеточные органы размножения вместо одноклеточных, характерных для подавляющего большинства низших растений. Многоклеточные стенки надежнее защищают гаметы (в архегониях и антеридиях) или споры (в спорангиях). Зигота развивается в типичный многоклеточный зародыш, поэтому высшие растения получили название *зародышевые* — *Embryobionta*. Задержка зиготы внутри архегония — еще одно приспособление к выжи-

ванию в условиях суши. Зародыш (спорофит) на ранних критических стадиях развивается под защитой женского гаметофита. Зигота начинает делиться внутри гаметофита, и ее питание полностью зависит от него.

У семенных, как у наиболее высокоорганизованных растений, приспособление к наземному образу жизни выразилось в полной независимости полового размножения от капельно- жидкой воды.

У семенных, как у наиболее высокоорганизованных растений, приспособление к наземному образу жизни выразилось в полной независимости полового размножения от капельно- жидкой воды.

Высшие споровые растения появились на суше в конце силурийского периода, более 400 млн лет тому назад. В жизненном цикле происходит чередование полового и бесполого способов размножения и связанное с этим чередование поколений. Бесполое поколение представлено диплоидным спорофитом, половое — гаплоидным гаметофитом.

В жизненном цикле происходит чередование полового и бесполого способов размножения и связанное с этим чередование поколений. Бесполое поколение представлено диплоидным спорофитом, половое — гаплоидным гаметофитом.

Проптеридофиты (псилофиты, риниофиты) — отдел вымерших древнейших растений. Известны с силура до верхнего девона.

Моховидные — древняя группа, связанная в своем происхождении с проптеридофитами. Ископаемые остатки их известны с девона, т. е. порядка 400 млн лет тому назад. Отдел делится на три класса: Антоцеротовые (100 видов, шесть родов талломных растений), Печеночные и Листостебельные мхи.

Моховидные от остальных высших растений резко отличаются преобладанием в цикле развития гаметофита. У более примитивных форм гаметофит представлен слоевищем, талломом, а у остальных расчленен на стебель и листья. Корней нет, их заменяют ризоиды. Спорофит самостоятельно не существует, развивается и всегда находится на гаметофите. Он состоит из коробочки, где образуется спорангий, и ножки.

Подкласс Бриевые, или Зеленые мхи (*Bryidae*). Сюда относится большая часть мхов (около 700 родов, объединяющих 14 000 видов), широко распространенных повсюду, особенно в тундровой и лесной зонах Северного полушария.

В нашей флоре наиболее известный вид — *кукушкин лен обыкновенный* (*Polytrichum commune*)

Подкласс Сфагновые, или Белые мхи (*Sphagnidae*). К сфагновым мхам относится свыше 300 видов единственного рода сфагнум (*Sphagnum*).

Отдел Псилотовидные — *Psilotophyta*, включает два рода прямых потомков проптеридофитов: псилот и тмезиптер. Это небольшие травянистые растения, ныне обитающие как эпифиты или на перегнойных почвах во влажных тропиках и субтропиках.

Плауновидные (*Lycopodiophyta*) — очень древняя группа, к которой относятся как ископаемые, так и ныне живущие растения. Выделяют два современных класса: равноспоровые Плауновые (*Lycopodiopsida*) и разноспоровые Полушниковые (*Isoetopsida*).

Из всего класса Плауновые (*Lycopodiopsida*) до настоящего времени сохранилось два рода, из них наиболее значимы плауны.

Полушниковые (*Isoetopsida*) — разноспоровые плауны. К ним принадлежат два рода: полушник (*Isoetes*) (70 видов) с подземным стеблем, несущим листья, похожие на иглы дикобраза и селлагинелла (плаунок).

Хвощи (*Equisetophyta*) произошли от проптеридофитов, хотя пути их развития не совсем ясны. До настоящего времени сохранился лишь один род — хвощ (*Equisetum*), представленный 25 космополитными видами.

Папоротники (*Polypodiophyta*) представляют собой наиболее жизнеспособную эволюционную ветвь, происхождение которой связано с проптеридофитами. Современные папоротники насчитывают около 300 родов (12 000 видов). Характерные особенности папоротников: преобладание долговечного листостебельного спорофита над эфемерным примитивным гаметофитом; наличие у спорофита крупных, обычно перисторассеченных, сложно устроенных листьев — вай (макрофиллия); расположение спорангиев группами (сорусами) на нижней стороне листьев. Существующие папоротники относят к трем из семи классов: Ужовниковые (*Ophioglossopsida*), Марраттиопсиды (*Marrattiopsida*) и Полиподиопсиды (*Polypodiopsida*).

За исключением нескольких родов, все папоротники равноспоровые. Разноспоровые папоротники объединяют в два специализированных порядка водных папоротников: Марсилиевые и Сальвиниевые. Биологическое преимущество разноспоровости — в обеспечении развивающегося гаметофита питательными веществами, накопленными в споре, особенно в мегаспоре.

Высшие споровые растения сформировались на суше от общего водорослевого предка (зеленых водорослей). Для них характерно правильное чередование гетероморфных поколений — бесполого (диплоидного спорофита) и полового (гаплоидного гаметофита).

Чередование поколений, наличие сложного жизненного цикла — свидетельство примитивности организации растений, у которых ни гаплоидная, ни диплоидная фазы развития не достигли еще совершенства и самостоятельности в воспроизведении потомства. Поэтому закономерно, что дальнейшая эволюция привела к упрощению процесса размножения путем редукции гаметофита.

Моховидные — изолированная эволюционная ветвь, отличающаяся преобладанием в цикле развития гаметофита. Спорофит (коробочка со спорангием на ножке) не индивидуализирован и развивается на листостебельном гаметофите с ризоидами. У всех остальных высших споровых доминирует спорофит. В процессе его эволюционной специализации возникли морфологические и физиологические различия между частями тела, что привело к формированию корня, стебля и листа.



Предки псилотов, плаунов, хвощей и папоротников — проптеридофиты. Основной путь эволюции этих отделов — совершенствование спорофита, редукция размера и упрощение строения гаметофита. Наиболее резко она выражена у разнospоровых форм.

**Учебный модуль 3 "Систематика растений"**  
**Модульная единица 7 "Семенные растения"**  
**Учебный элемент 12 "Голосеменные растения"**

**Аннотация.** Семенные растения. Происхождение, общая характеристика и классификация голосеменных. Эволюционные связи с высшими споровыми растениями. Биологические преимущества семенных растений. Экология и хозяйственное значение голосеменных.

**Ключевые слова.** Семенные растения. Голосеменные растения. Размножение Сосны лесной (обыкновенной) (*Pinus sylvestris*). Систематика Голосеменных растений. Семенные папоротники (*Pteridospermatopsida*), Саговниковые (*Cycadopsida*), Беннеттитовые (*Bennettitopsida*), Кордаитовые (*Cordaitopsida*), Гинкговые (*Ginkgoopsida*), Хвойные (*Pinopsida*), Гнетовые (*Gnetopsida*).

**Вопросы лекции**

12.1. Семенные растения.....	267
12.1.1. Общая характеристика.....	267
12.2. Отдел Голосеменные — <i>Gymnospermae</i> , или Сосновые — <i>Pinophyta</i> ..	268
12.2.1. Общая характеристика голосеменных растений.....	268
12.2.2. Размножение голосеменных растений.....	269
12.2.3. Систематика Голосеменных растений.....	271
12.2.3.1. Класс Саговниковые ( <i>Cycadopsida</i> ).....	272
12.2.3.2. Класс Гинкговые ( <i>Ginkgoopsida</i> ).....	273
12.2.3.3. Класс Хвойные ( <i>Pinopsida</i> ).....	273
12.2.3.4. Семейство Сосновые ( <i>Pinaceae</i> ).....	274
12.2.3.5. Семейство Кипарисовые ( <i>Cupressaceae</i> ).....	276
12.2.3.6. Класс Гнетовые ( <i>Gnetopsida</i> ).....	277
12.2.3.7. Порядок Эфедровые ( <i>Ephedrales</i> ).....	277
12.2.3.8. Порядок Вельвичиевые ( <i>Welwitschiales</i> ).....	277
Вопросы для самоконтроля.....	278
Резюме.....	279

## 12.1. Семенные растения

**12.1.1. Общая характеристика.** Семенные растения — господствующая в настоящее время группа высших растений. Их широкое распространение связано с возникновением семени и независимостью полового процесса от капельно-жидкой влаги (оплодотворению предшествует опыление).

У всех ранее рассмотренных высших растений гаметофит свободноживущий. У семенных растений их крайне редуцированные гаметофиты развиваются из спор на спорофите внутри спорангиев. Все семенные растения — разноспоровые. Мегаспоры образуются в видоизмененных мегаспорангиях — семязачатках. Здесь же образуется женский гаметофит, происходит оплодотворение, и из зиготы развивается зародыш спорофита. Семязачаток превращается в семя.

Семя — орган, служащий для размножения и расселения растений. Оно образуется и развивается на родительском спорофите, получая от него питательные вещества.

Споровые растения размножаются спорами, очень мелкими и слабыми носителями жизни. Одноклеточная спора содержит небольшой запас питательных веществ, быстро теряет всхожесть, поэтому мало приспособлена к неблагоприятным условиям.

Семенные растения (голо- и покрытосеменные) размножаются семенами. Многоклеточное, сложноустроенное семя содержит зародыш будущего растения со всеми основными органами — зачаточным корешком, стебельком, почечкой и зародышевыми листьями (семядолями), имеет запас питательных веществ, защищено кожурой, обладает приспособлениями для расселения. У многих видов семя проходит период покоя, прорастание начинается лишь при наступлении благоприятных условий. Это обеспечивает лучшее выживание проростков.

Возникновение семян является дальнейшим приспособлением к сухопутному образу жизни. В процессе филогении спорофит получил полное господство в цикле развития, а гаметофит утратил самостоятельное существование. Гаметофит крайне редуцирован, полностью зависит от спорофита, на котором он образуется, растет и завершает свое развитие.

Вторая важная особенность семенных растений — возникновение в процессе эволюции пыльцевой трубки, доставляющей мужские половые клетки к архегонию и яйцеклетке. Пыльцевая трубка — очень важное прогрессивное приспособление, так как исключает зависимость процесса оплодотворения от воды, как это было у высших споровых от мхов до папоротников. Оплодотворению предшествует опыление — перенос по воздуху пыльцы (мужской гаметофит), в которой развиваются сперматозоиды или спермии, к семязачаткам, внутри которых формируются яйцеклетки.

Независимое от капельно- жидкой воды оплодотворение, появление нового чрезвычайно эффективного органа размножения — семени представляют основное биологическое преимущество семенных растений, обеспечившее их процветание и господство в растительном мире.

Семенные растения появились около 360 млн лет тому назад в палеозое (конец девона). Их подразделяют на два отдела: Голосеменные (Сосновые) — *Gymnospermae* (*Pinophyta*) и Покрытосеменные (Магнолиевые) — *Angiospermae* (*Magnoliophyta*).

## 12.2. Отдел Голосеменные — *Gymnospermae*, или Сосновые — *Pinophyta*

**12.2.1. Общая характеристика голосеменных растений.** Голосеменные растения появились в середине палеозойской эры (девон) и в конце палеозоя и первой половине мезозоя—времени горообразования и иссушения климата, достигли расцвета, заняв место высших споровых: папоротников, плаунов и хвощей. Произошли они, видимо, от одной из ветвей древнейших разноспоровых папоротниковидных. Уже в верхнем девоне появились кордаиты — предки мезофитных гинкговых (пермь) и ксерофитных хвойных (конец палеозоя), а в нижнем карбоне — и крупнолистные семенные папоротники — предки гигрофитных саговников и беннеттитов.

Общее число видов современных голосеменных растений сравнительно невелико — около 800 (в 12 раз меньше, чем папоротников, в 300 раз меньше, чем покрытосеменных). В мезозое же их было до 2000 видов. Голосеменные распространены по всему земному шару. Большинство (около 600 видов) голосеменных — это хвойные, образующие огромные внетропические массивы лесов Евразии и Северной Америки. Они составляют около 35 % запасов мировой древесины. Наибольшее видовое разнообразие сосредоточено на берегах Тихого океана, а также в Австралии и Новой Зеландии.

Голосеменные — разноспоровые растения, спорофит преобладает над гаметофитом, который не имеет самостоятельного существования. Спорофиты голосеменных — древесные, реже кустарниковые, исключительно сухопутные растения. Травы неизвестны.

В течение всей жизни функционирует система главного корня, что отличает голосеменные от папоротников и остальных споровых растений. Заложившийся уже в период развития зародыша в семени такой корень быстро углубляется в почву и позволяет распределить боковые корни в таком слое, который наилучшим образом обеспечит водоснабжение растения. Корни имеют сложное анатомическое строение, сходное с покрытосеменными растениями, способны к вторичному утолщению.

Для голосеменных характерно моноподиальное нарастание. Стебель деревянистый, может достигать огромного возраста — до 3000 лет и более (например, у Секвойядендрона гигантского) и больших размеров (высота более 100 м, диаметр 10м). Стебли сложного анатомического строения, камбий обес-

печивает вторичное утолщение с образованием вторичных ксилемы и флоэмы. Трахеальные элементы — трахеиды с окаймленными порами; ситовидные — ситовидные клетки с ситовидными полями на боковых стенках. Сосуды есть только у высших представителей — гнетовых. У многих образуются перидерма и корка.

Листья у тропических и субтропических голосеменных крупные, перисторассеченные; у внетропических — цельные, небольшие в виде игл (хвоя сосны, ели), чешуи (туя, кипарис) или более крупные ивовидные (подокарпус) и двухлопастные (гинкго).

**12.2.2. Размножение голосеменных растений.** Вегетативное размножение встречается редко, оно возможно черенками у некоторых хвойных (Кипарисовые) или отводками (у секвойи, пихты).

**Семенное размножение рассмотрим на примере сосны лесной (обыкновенной) (*Pinus sylvestris*).**

В лесу сосна начинает давать семена обычно после 40 лет, при свободном стоянии — через 15...20 лет. Сосна — однодомное разнospоровое растение. Микро- и мегаспорангии сосен образуются на одном и том же дереве в отдельных шишках. Шишки появляются весной на молодых побегах. В основании одних побегов собраны группами мужские шишки (сошишие), на верхушках других образуются одна- две женские.

Мужская шишка имеет ось, от которой отходят чешуи — микроспорофиллы. На нижней стороне чешуи находится по два микроспорангия. В них в результате мейоза из клеток спорогенной ткани возникают многочисленные тетрады гаплоидных микроспор, одевающихся наружной плотной оболочкой (экзиной) за счет материала клеток, выстилающих микроспорангии. Экзина относительно толстая, слоистая. Она кутинизирована, содержит чрезвычайно стойкие углеводы спорополленины. Образующаяся позднее интина (внутренняя оболочка микроспоры) тонкая и нежная, состоит из пектиновых веществ. У сосны и других хвойных экзина отстает от интины, образуя два воздушных мешка. Увеличивая поверхность пылинки, они способствуют переносу ее ветром, а при попадании пылинки в жидкость, выделяемую из микропиле, играют роль поплавков, ориентирующих ее в нужном положении.

Микроспоры начинают прорастать еще в микроспорангии. Из них формируются многочисленные мужские заростки (пылинки) — чрезвычайно сильно редуцированные и не выходящие за пределы оболочки микроспоры. Сначала в результате последовательных делений ядра микроспоры отчленяются две небольшие проталлиальные (заростковые) клетки, которые очень быстро разрушаются. Это единственные вегетативные клетки мужского гаметофита. Оставшаяся крупная клетка делится еще раз, образуя меньшую — антеридиальную и большую — сифоногенную клетку, или клетку трубки. Из нее впоследствии развивается пыльцевая трубка. В мае, начале июня стенка микроспорангия (пыльника) лопается и двухклеточные пылинки высыпаются. Пыльцы у хвойных образуется очень много, желто- зеленые облачка летят и оседают на женских шишках, осыпаются на землю, образуют желтый налет на поверхности во-

доемов со стоячей водой. Такое количество пыльцы достигается образованием большого числа микроспор. Оно необходимо для гарантии опыления, от которого зависит и успех оплодотворения. Экономия же пластических веществ обеспечивается очень мелкими размерами мужского гаметофита, состоящего из нескольких клеток, которые образуются за несколько делений.

Женские шишки также имеют ось, на которой в пазухах кроющих чешуи сидят семенные чешуи. Семенная чешуя — это укороченный и сильно редуцированный пазушный боковой побег. У сосны это трехлистный побег с одним верхним стерильным листом и двумя мегаспорофиллами. Каждый из них несет видоизмененный мегаспорангий — семязачаток. У сосны семенная чешуя срастается с кроющей, образуя единую, так называемую простую чешую. На ее верхней стороне располагаются два семязачатка.

Семязчаток состоит из центральной многоклеточной части — *нуцеллуса*, или ядра семязчатка, и окружающего ее покрова — массивного *интегумента*. Интегумент вырастает из основания нуцеллуса, так называемой халазы, обрас-тает нуцеллус постепенно снизу вверх, оставляя на вершине отверстие — пылецевход, или микропиле. Нуцеллус является мегаспорангием, а интегумент — новое образование, не встречавшееся ранее.

Поздней весной или в начале лета чешуи в женской шишке раздвигаются. Пыльца, приносимая ветром, прилипает к капле жидкости, выделяющейся микропиле. Пылинки быстро погружаются в нее и втягиваются внутрь, попадая на нуцеллус. После опыления семенные чешуи смыкаются и деревенеют, обеспечивая защиту семязчатков. Они остаются плотно сжатыми до полного созревания семян. Во время опыления в пылинке нет еще мужских гамет, в семязчатке не развит женский заросток с архегониями. Через месяц после опыления одна из клеток нуцеллуса, расположенная вблизи микропиле, обособляется, претерпевает мейоз, в результате которого образуются четыре гаплоидные клетки — мегаспоры. Три из них отмирают, а четвертая (нижняя) прорастает в гаплоидный женский заросток — женский гаметофит. Он представляет собой бесцветный многоклеточный таллом. Гаплоидная ткань его имеет характер запасавшей паренхимы и накапливает (за счет материнского спорофита) значительное количество запасных веществ, главным образом масла. Через 14... 15 месяцев после опыления из периферических клеток на микропилярном конце гаметофита образуются два архегония, погруженные в его ткань. Архегоний состоит из крупной яйцеклетки с большим ядром, над которой лежит рано исчезающая брюшная канальцевая клетка, и шейки из восьми мелких клеток, расположенных в два этажа. Постепенная редукция архегония у голосеменных (нет ножки и стенки, укорочена шейка, сокращено число шейковых канальцевых клеток) связана с утратой ими функции защиты яйцеклетки. Ведь яйцеклетка погружена в ткань гаметофита, окруженную нуцеллусом, интегументом и чешуями шишки. Размножение обеспечивается с минимальной затратой пластических веществ.

Все это время пылецевая трубка очень медленно растет, прокладывая себе путь между клетками нуцеллуса. Оплодотворение происходит лишь после

перезимовки. Антеридиальная клетка пылинки делится, образуя базальную и спермагенную клетки. Они попадают в пыльцевую трубку, где спермагенная клетка делится, образуя два спермия — лишенные жгутиков мужские гаметы. Пыльцевая трубка доносит спермин до архегония, где один из них сливается с яйцеклеткой, а второй гибнет. Оставшийся архегоний обычно разрушается (дегенерирует).

Из зиготы развиваются подвесок и зародыш. Клетки подвеска сильно вытягиваются и проталкивают формирующийся зародыш внутрь ткани женского гаметофита, которая к этому времени накапливает запас питательных веществ. Ее называют первичным эндоспермом. Семязачаток после оплодотворения превращается в семя. В семени зародыш окружен эндоспермом, к которому прилегает тонкая пленка — остаток нуцеллуса. Снаружи семя покрыто твердой кожурой, возникшей из интегумента. Кожура и пленка образовались из тканей мегаспорангия, они имеют диплоидный набор хромосом. Эндосперм — вегетативная часть гаметофита, он гаплоидный, а зародыш — новое поколение спорофита — имеет диплоидный набор хромосом. Сформировавшийся зародыш состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей и почечки.

Семена созревают через полтора года после опыления. К этому времени шишки из зеленых становятся бурыми, в солнечные дни в конце зимы чешуи их раздвигаются и семена высыпаются. Семя сосны снабжено легким крылышком, образовавшимся из тканей семенной чешуи. Благодаря им семена разносятся ветром на большие расстояния. Весной семена прорастают.

Голосеменные растения имеют следующие основные особенности строения:

- разноспоровый спорофит преобладает, представлен древесным или кустарниковым растением с главным корнем; имеет сложное анатомическое строение;

- гаметофит редуцирован, лишен самостоятельного существования, развивается на спорофите; женский гаметофит — тканевый эндосперм со сформированными архегониями, образуется и развивается внутри видоизмененного мегаспорангия — семязачатка; мужской — пыльцевое зерно, пылинка — состоит из нескольких клеток, образуется в микроспорангии (пыльнике) внутри оболочки микроспоры, завершает свое развитие в семязачатке, содержащем женский гаметофит;

- оплодотворению предшествует опыление;

- оплодотворение осуществляется сперматозоидами или спермиями, доставляемыми к архегониям пыльцевой трубкой;

- размножение происходит с помощью семян, развивающихся из семязачатков, лежащих открыто (голо) на семенных чешуях.

### **12.2.3. Систематика Голосеменных растений.**

Отдел Голосеменные включает семь классов: Семенные папоротники (*Pteridospermatopsida*), Саговниковые (*Cycadopsida*), Беннеттитовые (*Bennettitopsida*), Кордаитовые (*Cordaitopsida*), Гинкговые (*Ginkgoopsida*), Хвойные (*Pinopsida*), Гнетовые (*Gnetopsida*).

Первые три класса объединяют гигрофитные деревья с неразветвленным стволом и крупными перистыми листьями, растущие в условиях безморозного климата. Древесина развита слабо, преобладают кора и сердцевина. Оплодотворение происходит с помощью сперматозоидов. Предковая группа — Семенные папоротники. Семенные папоротники и Беннеттитовые полностью вымерли.

Кордаитовые, мезофитные Гинкговые и ксерофитные Хвойные включают ветвящиеся деревья с небольшими цельными листьями. В стволах преобладает древесина, растения могут жить в разных климатических условиях. Оплодотворение у кордаитов и гинкговых происходит с помощью сперматозоидов, у хвойных — спермиев. Родоначальниками мелколиственных, сильно ветвящихся голосеменных являются вымершие кордаиты.

Последний класс — Гнетовые включает наиболее продвинутые формы с признаками, сближающими их с покрытосеменными.

**12.2.3.1. Класс Саговниковые (*Cycadopsida*).** Саговниковые появились в конце карбона — перми, расцвет их наступил в мезозое (юра), в настоящее время насчитывается около 130 видов, относимых к девяти родам, одному семейству, одному порядку. По видовому богатству они занимают второе место среди голосеменных после хвойных. Саговники распространены в тропиках и субтропиках. Это вечнозеленые двудомные деревья с колонновидными (высотой от 1 ...7 до 20 м) или короткими бочонковидными или клубневидными стволами. На вершине ствола перистые крупные листья. Этим они похожи на пальмы (недаром некоторые из них называют "саговые пальмы"). Новый лист вырастает раз в один- два года. Остатки черешков образуют на стволах шершавый панцирь. Саговники — первая группа высших растений, у которой в ходе эволюции появился главный корень. Боковые корни ветвятся еще дихотомически. В корневых клубеньках живут азотфиксирующие цианобактерии, на корневых окончаниях формируется микориза. Спорофиллы собраны в однополые стробилы, часто крупные (до 1 м), массой до 40 кг. Оплодотворение происходит с помощью многожгутиковых сперматозоидов размером до 3—3,5 мм, видимых невооруженным глазом. Это самые крупные сперматозоиды в растительном мире. Семена крупные (длиной 3...4см), снаружи мясистые, распространяются животными. Саговниковые очень декоративны и широко культивируются.

Один из наиболее холодоустойчивых видов — Саговник поникающий (*Cycas revoluta*) родом из Японии выращивают и у нас на Черноморском побережье. Его неветвящийся колоннообразный ствол высотой 2...3 м увенчан перистыми листьями длиной 0,6...2 м. В стебле хорошо развита сердцевина, богатая крахмалом. Микроспорофиллы образуют крупные стробилы на мужских экземплярах. Мегаспорофиллы рыхло сучены у верхушки. Это желто- бурые крупные перистые листья с двумя—шестью семязачатками. После опыления и оплодотворения сперматозоидами образуются оранжево- красные крупные семена. Крахмал сердцевины и коры стволов, а также эндосперм семян используют для получения крупы саго. Многие саговниковые разводят как декоративные.



**12.2.3.2. Класс Гинкговые (*Ginkgoopsida*).** Известны с нижней перми, расцвет — в середине мезозойской эры, в юре, в эпоху динозавров. Тогда они насчитывали около 20 родов и были очень широко представлены во всем Северном полушарии. До настоящего времени сохранился единственный вид — Гинкго двухлопастное (*Ginkgo biloba*). В диком состоянии после оледенений гинкго сохранилось только в Китае (Сычуань), но широко культивируется как декоративное дерево в парках внетропической зоны. Это высокие (до 40 м) деревья со своеобразными, напоминающими раскрытый веер листьями. Листья черешковые с дихотомически ветвящимися жилками, ежегодно опадающие. Гинкго — двудомное растение. На женских деревьях после опыления и оплодотворения многожгутиковыми сперматозоидами образуются семена с сочным и мягким съедобным наружным покровом. Пока они висят на дереве, их нельзя, собственно, считать семенами. Это лишь семязачатки. Пыльца в них попадает весной, а оплодотворение откладывается до поздней осени, когда семязачатки опадут. Зародыш с двумя семядолями, которые при прорастании остаются в земле.

По ряду особенностей генеративной сферы гинкго проявляет определенное родство с саговниками, по строению листового аппарата — с папоротникообразными, по анатомии древесины — с хвойными. По своим анатомо-морфологическим и кариологическим признакам гинкго стоит обособленно среди современных голосеменных.

Наличие у сухопутных деревьев — саговников и гинкго — активно движущихся в жидкой среде жгутиковых сперматозоидов свидетельствует о глубоко консерватизме полового процесса. У рассматриваемых далее представителей голосеменных растений мужские гаметы утрачивают, наконец, подвижность.

**12.2.3.3. Класс Хвойные (*Pinopsida*).** Известны в карбоне, в юре достигли наибольшего разнообразия. В мезозое господствовали в растительном покрове. Физиологическая пластичность представителей ряда ныне живущих родов позволила им распространиться на огромных территориях. В третичном периоде кайнозоя хвойные леса росли по всей Европе, Азии, Северной Америке, в Южном полушарии, на юге достигали Антарктиды, на севере — Гренландии и Шпицбергена. Ледниковый период резко сократил число видов хвойных и площади, занятые ими. Подавляющее большинство сохранившихся видов и родов имеет ограниченные, часто сильно разорванные ареалы, что свидетельствует о значительном сокращении площадей произрастания и о древности происхождения. Особенно это характерно для таких родов, как араукария, секвойя и др. Но и в настоящее время хвойные являются наиболее многочисленными голосеменными — к ним относится более 600 видов (55 родов, 8 семейств). У нас 8 родов, свыше 50 видов. Хвойные образуют обширные леса в Северном полушарии на огромной территории Евразии и Северной Америки, распространены они и в умеренных областях Южного полушария, на всех континентах, кроме Антарктиды.

Хвойные — почти все деревья, редко кустарники с системой главного корня. Хвойные — одни их самых крупных растений как среди голосеменных, так и в растительном мире. Большинство имеет мощные ветвящиеся стволы и компактные кроны. Нарастание преимущественно моноподиальное. Побег большей частью двух типов: удлиненные со спиральным листорасположением (ауксибласты) и укороченные, несущие пучки листьев (брахибласты). У ели, пихты и тиса брахибласты не развиты. У сосны листья только на брахибластах, у лиственницы и кедра — на обоих типах побегов. Листья игловидные — хвоя, реже чешуевидные (туя, кипарис) или эллиптические (подокарп). Хвойные — вечнозеленые растения, хотя некоторые роды (лиственница, псевдолиственница и др.) — листопадные, а у некоторых (болотный кипарис, метасеквойя) опадают даже годовые побеги.

Анатомическое строение стеблей отличается мощно развитой древесиной и менее развитыми корой и сердцевинной. Вторичный прирост стебля обеспечивает камбий. В древесине обычно хорошо выражены годовые кольца, она на 90...95 % состоит из трахеид с окаймленными порами. Трахеиды разной длины, в процессе эволюции они укорачивались; самые длинные (до 3 мм) у араукариевых, самые короткие у кипарисовых. Древесинная паренхима развита плохо. Впервые она сформировалась у юрских хвойных, когда в связи с появлением периодичности климата возникла необходимость накопления запасных веществ для обеспечения весеннего роста. Горизонтальные и вертикальные схиогенные смоляные ходы развиты в коре и у сосновых — во вторичной древесине. Листья хвойных имеют ксероморфное строение, они жесткие, кожистые, многолетние (от 2 до 10... 15 лет). Для хвои характерны одревесневающая эпидерма с погруженными устьицами и складчатый мезофилл.

Корень имеет сложное анатомическое строение, сходное с покрытосеменными. Боковые корни также закладываются в перицикле. Корневая система с микоризой, преимущественно базидиальных шляпочных грибов.

Вегетативное размножение почти не встречается. Семенное размножение было уже описано на примере сосны.

Хвойные насчитывают около 10 семейств. У нас дико произрастают представители трех семейств: Сосновые, Кипарисовые и Тисовые.

**12.2.3.4. Семейство Сосновые (*Pinaceae*).** Насчитывает 250 видов, 10... 11 родов. Это самое важное и большое семейство. К нему относятся основные лесобразующие породы: лиственница, сосна, ель. Свыше 30 % наших лесов составляют лиственничники и почти 20 % — сосняки и ельники.

Лиственница (*Larix*) — род объединяет около 15 видов (на территории бывшего СССР — 7) очень светолюбивых деревьев с ежегодно опадающей хвоей, собранной по 10... 12 хвоинок на брахибластах. Корневая система хорошо развита, деревья не страдают от ветровалов, нетребовательны к почвам и теплу. Отличается быстрым ростом и продолжительной (до 500 лет) жизнью. Шишки на концах укороченных побегов созревают и раскрываются в тот же год осенью или в начале следующей весны, но остаются на дереве еще несколько лет. На северо-востоке европейской части России и в Западной Сибири образует свет-

лохвойные леса Лиственница сибирская (*L. sibirica*), на огромных площадях Восточной Сибири и на Дальнем Востоке ее сменяет Лиственница даурская (*L. daurica*). У лиственницы прочная твердая негниющая древесина, которую используют для подводных сооружений, свай, в судостроении, для изготовления паркета и т. д. Древесина лиственницы практически не гниет. Как показали археологические раскопки в Горном Алтае, здесь с V—IV вв до н. э. сохранились погребальные срубы и саркофаги- колоды из лиственницы. В сибирской тайге найдены остатки крепости хана Кучума, где за 400 лет лиственничные бревна не подверглись гниению. Из лиственницы сделаны сваи, на которых стоят дворцы Венеции и Большой театр в Москве.

Сосна (*Pinus*) — род включает около 70 видов. На территории бывшего СССР наиболее широко распространена Сосна обыкновенная (*P. sylvestris*), образующая обширные светлохвойные леса, особенно в Белоруссии и европейской части России. Это светолюбивое, неприхотливое по отношению к почве дерево, растущее и на песках, и на болотах. Сосна дает ценную древесину, используемую в жилищном строительстве, для производства мебели и др. При подсочке сосны вытекает живица (раствор смолы в эфирных маслах), из которой в результате перегонки получают скипидар и канифоль, используемые в промышленности и в медицине для изготовления камфоры, бальзамов, мазей. Охвоенные ветки используют для получения витамина С и хвойного экстракта. Сосновые леса очень ценны для человека и тем, что воздух в них чист и целителен, так как хвоя выделяет фитонциды. В Сибири распространена Сосна сибирская (*P. sibirica*), которую часто называют кедровой сосной. Это высокое (30...35 м) стройное дерево с очень прочной древесиной. Хвоинки собраны по пять. Семена крупные, съедобные (кедровые орешки), содержат ценное масло.

Ель (*Picea*) — к роду относится около 45 видов, из них у нас встречается десять. Наиболее широко распространена Ель обыкновенная (*P. excelsa*), образующая леса в европейской части страны, и Ель сибирская (*P. obovata*), распространенная в Сибири. Это высокие (до 50 м) деревья с пирамидальной кроной. Продолжительность жизни 25...300 лет. Хвоинки одиночные, на удлинённых побегах, сохраняются на дереве 7... 12 лет. В отличие от сосны обыкновенной ель теневынослива. Образуемые ею темнохвойные леса тенистые, мрачные, лишь немногие травы уживаются под их пологом. Шишки поникающие; опыление, оплодотворение и созревание семян происходят в течение одного года. У ели поверхностная корневая система, поэтому она более требовательна к почвенным условиям, чем сосна, и легко подвергается ветровалу.

Пихта (*Abies*) — род насчитывает около 40 видов, из них у нас произрастает восемь- девять. Одна из основных пород темнохвойной тайги. Сходна с елью по расположению хвои, отличается прямостоячими, распадающимися при созревании семян шишками. Пихта теневынослива, холодостойка, требовательна к увлажнению. Не переносит задымления и загрязнения воздуха. Живет до 200, некоторые деревья до 500...700 лет.

Кедр (*Cedrus*) — представлен четырьмя видами, имеющими очень ограниченные ареалы: Кедр атлантический (*C. atlantica*) в Северной Африке; Кедр ли-

ванский (*C. libanii*) в горах Турции, Ливана, Сирии; Кедр гималайский (*C. deodara*) в Западных Гималаях и Кедр короткохвойный (*C. brevifolia*) на о-ве Кипр. Высокие (25...50 м) вечнозеленые деревья. Крона пирамидальная, у старых деревьев — широкораскидистая. Хвоинки в пучках по 30...40. Шишки созревают и рассыпаются на второй- третий год. Семена мелкие, несъедобные. У кедра очень ценная древесина. Она использовалась при строительстве легендарных дворцов и храмов Древнего Египта, Иудеи, Индии. Первые три вида кедра культивируют как декоративные в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии.

К семейству Сосновые относятся также роды *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Pseudolarix*, *Dacampopinus*, *Keteleeria*.

**12.2.3.5. Семейство Кипарисовые (*Cupressaceae*).** Объединяет 130 видов (19 родов) вечнозеленых кустарников или небольших деревьев, растущих в умеренных, субтропических и тропических поясах обоих полушарий, где они встречаются на равнинах и в горах, в лесах или образуют чистые заросли. Листья игловидные или чешуевидные. Мужской гаметофит весьма редуцирован: проталлиальных клеток нет. В семязачатке много (до 200) архегониев. По строению женских шишек выделяют три подсемейства: собственно кипарисовые, можжевельниковые и туевые.

Кипарис (*Cupressus*) включает до 15 видов деревьев с развесистой или пирамидальной кроной. Листья чешуевидные, с эфирными желёзками. Женские шишки с мутовчатыми пятиугольными щитковидными деревенеющими чешуями, расходящимися при созревании многочисленных семян. Наиболее распространен Кипарис вечнозеленый (*C. sempervirens*) с пирамидальной кроной и прижатыми к стволу ветками. Достигает 30 м высоты. Живет до 2000 лет. Широко культивируется в Крыму и на Кавказе. Ценная красно- бурая ароматическая древесина идет на поделки (легко полируется).

Можжевельник (*Juniperus*) включает около 60 видов (на территории бывшего СССР около 30) невысоких (до 10... 12, реже до 30 м) деревьев, кустарников или стлаников. Листья игловидные или чешуевидные. Растения обычно двудомные. После оплодотворения чешуи женских шишек срастаются, становятся сочными и образуют мясистую шишкоягоду. В зависимости от вида в шишке 1... 12 семян, созревающих на второй год. Растут медленно, живут до 500... 1000 лет. Очень светолюбивы, дыма и копоти не переносят.

Наиболее распространен евроазиатский Можжевельник обыкновенный (*J. communis*) — кустарник или деревце (высотой 1...5 м) с игловидными листьями. Он обычен в подлеске сосновых и еловых лесов. По склонам гор от Южной Европы до Центральной Азии растет Можжевельник казацкий (*J. sabina*) — арча, как его называют в Средней Азии, — стелющийся кустарник с чешуевидными листьями. Сладковато- пряные, ароматные шишкоягоды можжевельников используют в пищевой и парфюмерной промышленности.

Туя (*Thuja*) — деревья или кустарники с чешуевидными листьями, прижатыми к ветвям. Известно шесть видов; родина — Сев. Америка и Вост. Азия. В России только в культуре. Широко используются для озеленения два североамериканских вида: Туя западная (*Th. occidentalis*) и Туя гигантская (*Th. plicata*),

высота которой может достигать на родине 75 м. Шишки созревают в первый год, чешуи расходятся, и семена с двумя крыльями освобождаются.

**12.2.3.6. Класс Гнетовые (*Gnetopsida*).** Включает три очень изолированных друг от друга порядка, содержащих по одному семейству с одним родом в каждом, от которых они и получили названия: Гнетовые (*Gnetales*), Эфедровые (*Ephedrales*), Вельвичиевые (*Welwitschiales*).

Гнетовые, их еще называют оболочкосеменными, занимают обособленное положение среди других голосеменных растений. Первые ископаемые остатки гнетовых (пыльца эфедры) найдены лишь в третичных отложениях кайнозоя. Это двудомные кустарники и лианы с супротивными листьями разной величины. Семязачатки с длинными микропилярными трубками, образованными вытянутым интегументом. От остальных голосеменных их отличает: наличие сосудов во вторичной ксилеме, сходство собраний стробилов с дихазиями и похожий на околоцветник покров вокруг микро- и мегаспорофиллов. Эти признаки, а также отсутствие архегониев у гнетума и вельвичии, слияние в процессе оплодотворения второго спермия с ядром брюшной канальцевой клетки (прообраз двойного оплодотворения) сближают их с покрытосеменными растениями.

**12.2.3.7. Порядок Эфедровые (*Ephedrales*).** Единственный род эфедра (*Ephedra*) объединяет 40 видов сильноветвистых вечнозеленых безлистных кустарников и кустарничков, напоминающих хвощи. Стебли членистые с бурыми супротивными или мутовчатыми листьями в виде зубчатых влагалищ. Эфедра — обитатель засушливых и пустынных областей Евразии и Америки. Растения обычно двудомные. Микростробилы в округлых колосках. На короткой оси две—восемь пар супротивных кроющих чешуевидных листьев и микроспорофиллы с одним—восемью микроспорангиями каждый. Женские стробилы содержат несколько пар супротивных чешуек и один верхушечный семязачаток с длинной микропилярной трубкой. Семязачаток окружен особым толстым и мясистым мешкообразным покровом. Женский гаметофит — эндосперм и архегонии с развитыми шейками (из 32 и более клеток). Оплодотворяется лишь одна яйцеклетка. Сформированное семя одето ярко-оранжевым мясистым покровом из разросшихся покровов семязачатка и чешуи. Это привлекает животных, поедающих и распространяющих семена. В нашей флоре десять видов эфедры.

Эфедра хвощевая (*E. equisetina*) и Эфедра двухколосковая (*E. distachia*) служат сырьем для получения алкалоида эфедрина, применяемого в медицине.

**12.2.3.8. Порядок Вельвичиевые (*Welwitschiales*).** Единственный род и вид — Вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*). Растет в каменистых пустынях Юго-Западной Африки, в основном в пустыне Намиб. Это действительно удивительное растение. "Не дерево, не куст, не трава, а нечто совершенно своеобразное!" (Б. М. Козо-Полянский). Дерево-карлик с низким (50...70 см) и толстым стволом, живущим более ста лет. Для одного растения радиуглеродным методом установлен возраст 500...600 лет. Деревянистый ствол вельвичии, напоминающий пенёк, представляет собой в основном свекловидное подсемядольное колено. Стержневой корень уходит в глубину на 1... 1,5 м, где

ветвится в более влажных слоях, а придаточные корни, развивающиеся на гипокотиле, поглощают влагу из верхних горизонтов.

Длина ствола вельвичии 50...70 см, диаметр 0,2...1,5 м. Он покрыт толстой перидермой, большая его часть находится под землей. В углублении двуплодной или седловидной верхушки находится апекс. Во время тумана или росы плоская верхушка впитывает воду как губка.

Семядоли вельвичии быстро сменяются парой жестких широких супротивных листьев (длина 2...3 м, иногда до 8, ширина до 1,8 м). По мере старения они разрываются на лентовидные полосы, слегка закручиваются вниз и стелются по земле, концы их постепенно отмирают. Листья имеют ксероморфную структуру: восковой налет, толстая кутикула, погруженные устьица защищают от потери воды; склеренхима и крупные склереиды придают жесткость. В критические периоды может происходить сокращение листовой поверхности: начиная с верхушки листья постепенно засыхают. Сохраняется лишь интеркалярная меристема в основании листа. При выпадении осадков рост возобновляется. Годичный их прирост составляет 15...40 см. Таким образом, вельвичия в течение столетий живет с единственной на всю жизнь парой листьев. Это пример максимального долголетия листьев растений. Листья могут поглощать конденсационную влагу через многочисленные устьица на обеих сторонах листа, которые открываются во время тумана, а при его рассеивании закрываются.

Разветвленные стробилы однополые. Растение двудомное. Архегониев нет. Опыление с помощью насекомых (долгоносик *Odontopus sexpunctatus*), зародыш с двумя семядолями. Семя заключено в пленчатый покров, способствующий распространению ветром. Вельвичия ярко выраженный ксерофит, истинно пустынное растение. Об этом свидетельствуют строение корневой системы, ствола и листьев. Редкое реликтовое растение, которое нуждается в охране.

### Вопросы для самоконтроля

1. Каково значение возникновения семени в процессе эволюции растений?
2. Как размножаются голосеменные растения?
3. Какие процессы происходят в мужской и женской шишке сосны?
4. Какие из структур семени голосеменных имеют гаплоидный и какие диплоидный набор хромосом?
5. У каких голосеменных оплодотворение осуществляется сперматозоидами и у каких спермиями?
6. Какие особенности характеризуют классы саговниковых и хвойных?
7. Какие признаки могут служить показателями более высокой организации отдельных таксонов голосеменных?
8. Какую роль играют голосеменные в современном растительном покрове Земли?

## Резюме.

Семенные растения — господствующая в настоящее время группа высших растений. Все семенные растения — разнospоровые. Мегаспоры образуются в видоизмененных мегаспорангиях—семязачатках. Здесь же образуется женский гаметофит, происходит оплодотворение, и из зиготы развивается зародыш спорофита. Семенные растения (голо- и покрытосеменные) размножаются семенами. Семязачаток превращается в семя. Семя — орган, служащий для размножения и расселения растений. Возникновение семян является дальнейшим приспособлением к сухопутному образу жизни. Вторая важная особенность семенных растений—возникновение в процессе эволюции пыльцевой трубки, доставляющей мужские половые клетки к архегонию и яйцеклетке. Оплодотворению предшествует опыление — перенос по воздуху пыльцы (мужской гаметофит), в которой развиваются сперматозоиды или спермии, к семязачаткам, внутри которых формируются яйцеклетки. Семенные растения появились около 360 млн лет тому назад в палеозое (конец девона). Их подразделяют на два отдела: Голосеменные (Сосновые) — *Gymnospermae* (*Pinophyta*) и Покрытосеменные (Магнолиевые) — *Angiospermae* (*Magnoliophyta*).

Общее число видов современных голосеменных растений сравнительно невелико — около 800. Большинство (около 600 видов) голосеменных — это хвойные.

Голосеменные — разнospоровые растения, спорофит преобладает над гаметофитом, который не имеет самостоятельного существования. Спорофиты голосеменных — древесные, реже кустарниковые, исключительно сухопутные растения. Травы неизвестны.

Для голосеменных характерно моноподиальное нарастание.

**Семенное размножение Сосны лесной (обыкновенной) (*Pinus sylvestris*).** Сосна — однодомное разнospоровое растение. Микро- и мегаспорангии сосен образуются на одном и том же дереве в отдельных шишках. Шишки появляются весной на молодых побегах. В основании одних побегов собраны группами мужские шишки (сошишье), на верхушках других образуются одна- две женские. У сосны семенная чешуя срастается с кроющей, образуя единую, так называемую простую чешую. На ее верхней стороне располагаются два семязачатка.

Семязачаток состоит из центральной многоклеточной части — *нуцеллуса*, или ядра семязачатка, и окружающего ее покрова — массивного *интегумента*. Интегумент вырастает из основания нуцеллуса, так называемой халазы, обрас-тает нуцеллус постепенно снизу вверх, оставляя на вершине отверстие — пыльцевход, или микропиле. Нуцеллус является мегаспорангием, а интегумент — новое образование, не встречавшееся ранее. Поздней весной или в начале лета чешуи в женской шишке раздвигаются. Пыльца, приносимая ветром, прилипает к капле жидкости, выделяющейся микропиле. Пылинки быстро погружаются в нее и втягиваются внутрь, попадая на нуцеллус. После опыления семенные чешуи смыкаются и деревенеют, обеспечивая защиту семязачатков.

Они остаются плотно сжатыми до полного созревания семян. Во время опыления в пылинке нет еще мужских гамет, в семязачатке не развит женский заросток с архегониями. Через месяц после опыления одна из клеток нуцеллуса, расположенная вблизи микропиле, обособляется, претерпевает мейоз, в результате которого образуются четыре гаплоидные клетки — мегаспоры. Три из них отмирают, а четвертая (нижняя) прорастает в гаплоидный женский заросток — женский гаметофит. Он представляет собой бесцветный многоклеточный таллом. Гаплоидная ткань его имеет характер запасающей паренхимы и накапливает (за счет материнского спорофита) значительное количество запасных веществ, главным образом масла. Через 14... 15 месяцев после опыления из периферических клеток на микропилярном конце гаметофита образуются два архегония, погруженные в его ткань. Оплодотворение происходит лишь после перезимовки. Антеридиальная клетка пылинки делится, образуя базальную и спермагенную клетки. Они попадают в пыльцевую трубку, где спермагенная клетка делится, образуя два спермия — лишенные жгутиков мужские гаметы. Пыльцевая трубка доносит спермин до архегония, где один из них сливается с яйцеклеткой, а второй гибнет. Оставшийся архегоний обычно разрушается (дегенерирует). . Семязачаток после оплодотворения превращается в семя. В семени зародыш окружен эндоспермом, к которому прилегает тонкая пленка — остаток нуцеллуса. Снаружи семя покрыто твердой кожурой, возникшей из интегумента. Кожура и пленка образовались из тканей мегаспорангия, они имеют диплоидный набор хромосом. Эндосперм — вегетативная часть гаметофита, он гаплоидный, а зародыш — новое поколение спорофита — имеет диплоидный набор хромосом. Сформировавшийся зародыш состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей и почечки. Семена созревают через полтора года после опыления.

Голосеменные растения имеют следующие основные особенности строения:

- разноспоровый спорофит преобладает, представлен древесным или кустарниковым растением с главным корнем; имеет сложное анатомическое строение;

- гаметофит редуцирован, лишен самостоятельного существования, развивается на спорофите; женский гаметофит — тканевый эндосперм со сформированными архегониями, образуется и развивается внутри видоизмененного мегаспорангия — семязачатка; мужской — пыльцевое зерно, пылинка — состоит из нескольких клеток, образуется в микроспорангии (пыльнике) внутри оболочки микроспоры, завершает свое развитие в семязачатке, содержащем женский гаметофит;

- оплодотворению предшествует опыление;

- оплодотворение осуществляется сперматозоидами или спермиями, доставляемыми к архегониям пыльцевой трубкой;

- размножение происходит с помощью семян, развивающихся из семязачатков, лежащих открыто (голо) на семенных чешуях.



Отдел Голосеменные включает семь классов: Семенные папоротники (*Pteridospermatopsida*), Саговниковые (*Cycadopsida*), Беннеттитовые (*Bennettitopsida*), Кордаитовые (*Cordaitopsida*), Гинкговые (*Ginkgoopsida*), Хвойные (*Pinopsida*), Гнетовые (*Gnetopsida*).

Первые три класса объединяют гигрофитные деревья с неразветвленным стволом и крупными перистыми листьями, растущие в условиях безморозного климата. Древесина развита слабо, преобладают кора и сердцевина. Оплодотворение происходит с помощью сперматозоидов. Предковая группа — Семенные папоротники. Семенные папоротники и Беннеттитовые полностью вымерли.

Кордаитовые, мезофитные Гинкговые и ксерофитные Хвойные включают ветвящиеся деревья с небольшими цельными листьями. В стволах преобладает древесина, растения могут жить в разных климатических условиях. Оплодотворение у кордаитов и гинкговых происходит с помощью сперматозоидов, у хвойных — спермиев. Родоначальниками мелколиственных, сильно ветвящихся голосеменных являются вымершие кордаиты.

Последний класс — Гнетовые включает наиболее продвинутые формы с признаками, сближающими их с покрытосеменными.

**Учебный модуль 3 "Систематика растений"**  
**Модульная единица 7 "Семенные растения"**  
**Учебный элемент 13 "Покрытосеменные растения. Двудольные растения.**  
**Магнолииды"**

**Аннотация.** Общая характеристика покрытосеменных растений. Происхождение покрытосеменных растений. Происхождение цветка. Классы двудольные и однодольные, их характеристика и вероятные родственные связи. Важнейшие таксоны *Magnoliophyta*. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, главнейшие семейства, важнейшие представители, хозяйственное значение.

**Ключевые слова.** Покрытосеменные. Магнолиевые. Цветковые. Стробилярная, или эвантовая гипотеза. Псевдантовая гипотеза. Теломная гипотеза. Искусственные системы. Линней. Естественные системы. Эволюционные, филогенетические системы. Энглер. Веттштейн. Галлир. Беси. Тахтаджян. Многоплодниковые. Гетеробатмия. Двудольные, однодольные растения. Магнолиописиды. Магнолииды. Магнолиевые.

**Вопросы лекции**

13.1. Отдел Покрытосеменные - <i>Angiospermae</i> , или Магнолиевые - <i>Magnoliophyta</i> .....	283
13.1.1. Общая характеристика. ....	283
13.1.2. Происхождение покрытосеменных .....	284
13.1.3. Теории происхождения цветка. ....	284
13.2. Основные системы покрытосеменных.....	285
13.3. Сравнительная характеристика классов двудольных и однодольных .	288
13.4. Класс Двудольные - <i>Dicotyledoneae</i> , или Магнолиописиды - <i>Magnoliopsida</i> .....	289
13.5. Подкласс Магнолииды ( <i>Magnoliidae</i> ) .....	289
13.5.1. Семейство Магнолиевые ( <i>Magnoliaceae</i> ). ....	290
Вопросы для самоконтроля.....	291
Резюме. ....	291

### 13.1. Отдел Покрывосеменные - *Angiospermae*, или Магнолиевые - *Magnoliophyta*

**13.1.1. Общая характеристика.** Покрывосеменные, или Магнолиевые, или Цветковые, — самый крупный отдел растений. Он насчитывает более 500 семейств, примерно 13 тыс. родов и не менее 250 тыс. видов, превосходя по численности все остальные группы высших растений, вместе взятые.

Покрывосеменные господствуют на большей части суши и играют решающую роль в формировании растительного покрова. Они обладают поразительной пластичностью, поэтому существуют в различных экологических условиях, произрастая во всех климатических зонах. Огромные потенциальные возможности покрывосеменных связаны с прогрессивными изменениями их структуры. Важнейшее изменение — появление цветка, который выполняет функции бесполого и полового размножения. Существенная часть цветка — пестик, образованный в результате срастания краев одного или нескольких плодолистиков (мegasпорофиллов). В нижней части пестика образуется замкнутое полоеместилище — завязь, в которой находятся надежно защищенные семязачатки, в верхней сформировалось рыльце, способствующее улавливанию и удержанию пыльцы, а также стимулирующее ее прорастание. Пестик по форме напоминает сосуд, с чем связано название "*Angiospermae*" (греч. *ангиос* — сосуд, *сперма* — семя). После оплодотворения завязь превращается в плод, внутри которого находятся семена, развившиеся из семязачатков; отсюда и название "покрывосеменные" в отличие от голосеменных, у которых семена лежат на megаспорофиллах открыто — голо. Прочие группы растений не имеют органа, гомологичного плоду, защищающего семена и способствующего их распространению. Кроме того, для покрывосеменных характерны максимально редуцированные мужской (пылинка) и женский (зародышевый мешок) гаметофиты. Необычайно и само оплодотворение у покрывосеменных, получившее название двойного оплодотворения. Биологический смысл этого процесса заключается в том, что только одновременно с зародышем (а не раньше, как у голосеменных) очень быстро формируется триплоидный (а не гаплоидный) эндосперм.

Перестройка коснулась и вегетативных органов. Важнейшие преобразования произошли в проводящей системе. Основными проводящими элементами ксилемы вместо трахеид становятся сосуды, что значительно ускоряет движение восходящего тока. Во флоэме вместо ситовидных клеток возникают ситовидные трубки с клетками-спутницами, регулирующими их функции. При развитии побеговой системы у покрывосеменных стало преобладать симподиальное нарастание. Изменения произошли и в жилковании листьев и т. д. Таким образом, покрывосеменные получили дополнительные возможности в конкурентной борьбе и в итоге стали, по словам известного отечественного ботаника М. Г. Голенкина, "победителями в борьбе за существование".

**13.1.2. Происхождение покрытосеменных.** Проблема происхождения покрытосеменных, которую Ч. Дарвин назвал "жгучей тайной", остается полностью не разрешенной. Ископаемые остатки древнейших покрытосеменных датированы серединой мела (120 млн. лет тому назад). Полагают, что первые цветковые растения появились в раннемеловую эпоху (135 млн лет тому назад). В середине мелового периода по космогоническим причинам на Земле произошло резкое изменение освещения и влажности воздуха. Густые облака, ранее постоянно окутывавшие Землю, рассеялись и дали доступ к поверхности планеты ярким солнечным лучам, в связи с чем резко снизилась влажность воздуха. Большинство влаголюбивых архегониальных растений, не сумевших приспособиться к яркому освещению и сухому воздуху, вымерло или резко сократило свою численность. У чрезвычайно пластичных покрытосеменных, распространенных до того времени ограниченно, выработались приспособления к новым внешним условиям. Покрытосеменные быстро распространились по всей Земле и вытеснили ранее господствовавшие высшие группы архегониальных растений. К концу мелового периода покрытосеменные завоевали сушу. Господство их продолжается до настоящего времени.

По вопросу о месте первоначального возникновения покрытосеменных высказываются разные предположения. Большинство ботаников в настоящее время считают, что покрытосеменные — группа монофилетическая, т. е. возникшая от одного предка. В качестве предполагаемого предка называют вымершие семенные папоротники.

**13.1.3. Теории происхождения цветка.** Древнейшие ископаемые цветки достоверно известны начиная с середины мелового периода. Относительно происхождения обоеполого цветка существуют различные гипотезы. Наиболее распространена и хорошо обоснована стробилиярная (греч. стробилиос — шишка хвойного), или эвантовая (греч. эвантиум — настоящий цветок), гипотеза, разработанная Арбером и Паркиным в начале XX в. Согласно этой гипотезе цветок — это метаморфизированный укороченный спороносный побег, первоначально напоминавший обоеполую шишку вымерших голосеменных. Мегаспорофиллы в процессе метаморфоза превратились в плодолистики, а микроспорофиллы — в тычинки. Эти видоизменения многие исследователи связывают с приспособлением покрытосеменных к насекомопопылению (энтомофилии). Примитивные цветки имели значительные размеры и удлиненное цветоложе, на котором располагались многочисленные микро- и мегаспорофиллы, прикрытые бесплодными листьями, составляющими первичный околоцветник. Микроспорофиллы позднее дали начало тычинкам, а мегаспорофиллы — пестикам. Такие цветки приобрели строение, сходное с тем, которое наблюдается у ныне живущих магнолиевых, лютиковых, кувшинковых. Согласно этой гипотезе перечисленные семейства обычно располагаются в основании системы покрытосеменных как наиболее древние и архаичные.

Другая точка зрения, также разработанная в начале XX в. Веттштейном и Энглером, получила название псевдантовой (греч. псевдантиум — ложный цветок) гипотезы происхождения цветка. Согласно этой гипотезе цветок представ-

ляет собой видоизмененное соцветие, состоящее из мелких разнополых цветков, возникших из однополых шишек гнетовых и претерпевших в процессе ряд преобразований: редукцию, сближение и срастание. На основе этой гипотезы наиболее архаичными следует считать семейства с раздельнополыми невзрачными цветками (ивовые, казуариновые и т. п.).

Обе эти гипотезы являются фолиарными (лат. *фолиум* — лист), так как исходят из представлений, что цветки образовались из листостебельных побегов. Фолиарным гипотезам противопоставляются различные теломные (греч. *телома* — конечные побеги) гипотезы (например, теория гонофилла Р. Мелвилла). Согласно этим гипотезам все части цветка могут быть выведены из теломов, т. е. цилиндрических структур, свойственных проптеридофитам, или риниофитам.

### 13.2. Основные системы покрытосеменных

Первые попытки классификации бесконечного разнообразия мира растений предприняты задолго до нашей эры. Растения описывались и объединялись по их применению. В Китае около 4,5 тыс. лет назад был составлен травник с описанием и рисунками 230 видов лекарственных растений. Лекарственные растения были описаны в Индии, Египте около 2000 лет до н. э. В I в. н. э. римский историк Плиний Старший называет около 1000 растений, которые полезны человеку. Греческий врач Диоскорид описывает 600 растений, используемых как лекарственные. В середине века в европейских странах появляются многочисленные травники с изображением и описанием полезных, в основном лекарственных, растений. Лишь древнегреческий естествоиспытатель, философ Теофраст (372...278 лет до н. э.), описав 450 растений, классифицировал их, исходя из морфологии: выделил деревья, кустарники, полукустарники и травы; указал на отличия стеблей, листьев и семян двудольных и однодольных растений.

Принципы такой морфологической классификации стали основными лишь в эпоху Возрождения, которую можно считать началом периода искусственных систем (XVI—XVIII вв.). Первая научная система — это система А. Чезальпино (1583). В капитальном труде "О растениях" он выделил 14 классов, исходя из жизненной формы (деревья, кустарники, травы) и строения плодов. Принципиальная заслуга А. Чезальпино в том, что в основу классификации были положены не субъективные, а объективные признаки, важные для самого растения, а не для человека. В XVII в. появляется целый ряд классификаций, основанных на строении плодов и цветков (Р. Морисон, Д. Рей, А. Ривинус, Ж. Турнефор).

Высшим достижением этого периода является система выдающегося шведского естествоиспытателя К. Линнея (1735), включающая около 15 тыс. видов растений. К. Линней избрал в качестве основного систематического признака орган размножения — цветок, точнее, строение андроеца. Из 24 классов 23 класса — растения явноточные (имеющие цветки), 24-й класс — тайно-

брачные (не имеющие цветков папоротники, мхи и др.). Первые 13 классов выделяются по числу тычинок (одно-, двух-, трехтычиночные и т. д.), 14-й и 15-й классы имеют тычинки разной длины, 16...20-й — разные варианты их сращения, 21...23-й — объединяют растения с однополыми цветками. Классы были разбиты на порядки по числу пестиков и их положению. 116 порядков делились на роды (более 1000), роды — на виды. Эта система сыграла огромную роль в развитии ботаники, так как она была первой действительно научной объективной системой. Система К. Линнея оказалась очень Удобной. Для каждого нового растения можно было легко найти место, которое вид занимает среди уже известных. Существенным недостатком системы был ее искусственный характер, растения были сгруппированы на основании удачно выбранных, но немногих признаков: число и характер тычинок для классов, число пестиков для порядков. Поэтому в одну группу объединялись растения, связанные не родством, а лишь сходством в строении, иногда случайным, а виды, действительно близкие, разделялись. Так, например, большинство злаков имеют три тычинки, т. е. относятся к 3-му классу, но рис с его шестью тычинками попадает в 6-й, а душистый колосок, имеющий две тычинки, — во 2-й класс вместе с ивой, вероникой и сиренью. Искусственной является система Линнея и потому, что последовательность классов не отражает эволюции растений.

Линней вполне осознавал ограниченность своей системы, он писал: "Искусственная система служит, только пока не найдена естественная: первая учит только распознавать растения, вторая научит нас самой природе растения".

Начиная со второй половины XVIII в. появляются естественные системы, в которых растения объединялись по структурному сходству; систематические единицы располагались в последовательности, которая устанавливала близость между ними, выявляя взаимосвязи. Период естественных систем длился до второй половины XIX в. Первая естественная система была создана французским ботаником А. Жюссье в 1789 г. Им было описано 100 семейств, виды которых располагались так, что подчеркивались черты их сходства и отражалось развитие растительного мира. Каждое семейство заканчивалось описанием вида, имеющего признаки сходства с последующим семейством. После системы А. Жюссье появляются и другие системы, опирающиеся на представления о неизменяемости видов и стремившиеся найти тот план строения, по которому они были созданы. Наиболее известны система О. и А. Деканделей, включающая 194 семейства и использовавшаяся до 30-х годов XX в., системы А. Броньяра, Д. Бейтмана и Д. Гукера. В середине XIX в. В. Гофмейстер, открыв чередование поколений у мхов, плаунов, хвощей, папоротников и голосеменных, впервые доказал единство споровых (тайнобрачных) и цветковых (явнобрачных) растений, единство растительного мира.

Принцип историчности, эволюции впервые был провозглашен Ж. Б. Ламарком (1809), объяснявшим разнообразие и одновременно единство живой природы изменемостью видов под воздействием изменяющихся условий существования. Однако фактически эволюционный принцип в построении системы растительного мира стал руководящим лишь спустя половину столетия, по-

сле опубликования теории Ч. Дарвина (1859). Начался новый период истории систематики, длящийся до наших дней, — период эволюционной, или филогенетической, систематики. Признание эволюции требовало при построении классификации растений объединять формы, единые по происхождению, а не просто сходные по большинству признаков; располагать таксоны так, чтобы это соответствовало путям эволюции. Говоря словами Дарвина, "...признаки, доказывающие истинное родство между видами, суть те, которые унаследованы от общего предка; ...единство типа объясняется единством происхождения". Эта сложнейшая задача потребовала углубленного изучения самих растений, привлечения новых фактов и методов.

Первой и наиболее распространенной филогенетической системой является система А. Энглера (1887). Она основана на признании псевдантовой теории происхождения цветка — примитивными считаются цветки невзрачные, преимущественно ветроопыляемые, однополые и лишенные околоцветника. Система А. Энглера, разработанная очень детально, вплоть до родов, а иногда и до видов, удобна для использования и сохраняет свое значение до настоящего времени. Материалы большинства крупнейших гербариев мира располагаются по этой системе, ее придерживались и авторы 30- томной "Флоры СССР". Из двух классов покрытосеменных однодольные приняты за более примитивный, давший начало двудольным. Сходной, но менее детальной является система Р. Веттштейна (1935), который, однако, в отличие от А.Энглера двудольные располагает в начале системы. Первые классификации на основе эвантовой, стробилиарной теории происхождения цветка были разработаны Г. Галлиром (1912) и независимо от него Ч. Бесси (1915). В основании системы покрытосеменных помещается группа многоплодниковых (магнолиевые, иногда также и лютиковые). Характерный признак многоплодниковых — наличие в цветке большого числа пестиков (плодников). На принципах, выдвинутых Г. Галлиром и Ч. Бесси, построены системы Дж. Хатчинсона, А. Кронквиста, Р. Торна, Б. Козо-Полянского, А. Гроссгейма, А. Тахтаджяна и др. У авторов большинства современных систем не вызывают принципиальных разногласий такие вопросы, как монофилетичность цветковых, первичность двудольных по отношению к однодольным, примитивность магнолиецветных и близких порядков, вторичность анемофильных семейств с редуцированными однополыми цветками и др. Тем не менее остается целый ряд спорных проблем как в теории, так и в положении отдельных таксонов. Существуют и принципиально иные взгляды и системы, отрицающие монофилетичность покрытосеменных.

При современных филогенетических построениях довольно широко используют эволюционно- морфологические ряды, позволяющие установить примитивность и продвинутость отдельных признаков. Начальные звенья каждого ряда относительно примитивны, конечные — эволюционно продвинуты.

Имея такую схему признаков, можно судить о примитивности (древности) или продвинутости (филогенетической молодости) той или иной систематической группы. Однако нередко в одной, родственно близкой группе одновременно с примитивными, явно архаичными признаками наблюдаются при-

знаки высокой организации. Различные структуры не только у одного семейства, но даже у одного и того же вида могут находиться на разных уровнях развития: например, в семействе Лютиковые большинство представителей имеют цветки примитивные — актиноморфные, а борец и живокость — зигоморфные. В семействе Розовые у одних представителей (земляника и др.) завязь верхняя, а у других (яблоня) — нижняя. У шалфея (семейство Яснотковые) очень совершенный цветок, но с верхней завязью. Это связано с неодинаковым темпом преобразования отдельных структур, в результате чего организмы могут состоять из частей, находящихся на разных стадиях эволюционного развития. Неодинаковый уровень развития и специализации различных органов, достигнутый в процессе их относительно независимой эволюции, называется гетеробатмией или законом морфологического несоответствия.

### **13.3. Сравнительная характеристика классов двудольных и однодольных**

Отдел Покрывосеменные большинство систематиков подразделяют на два класса: Двудольные и Однодольные. Эволюция этих классов, связанных общностью происхождения от двудольных предков, шла разными путями, вследствие чего каждый из них имеет характерные отличия. Длительная самостоятельная эволюция столь далеко развела эти группы, что однодольные растения не скрещиваются с двудольными и прививок между ними не получено.

Каждый из признаков в отдельности недостаточен для отнесения растений к тому или иному классу, так как есть немало отклонений от типичного для класса строения. Например, у некоторых несомненных двудольных растений зародыш имеет лишь одну семядолю вследствие редукции второй или благодаря срастанию обеих в одну (чистяк из семейства Лютиковые, хохлатки из семейства Дымянковые, цикламен из семейства Первоцветные и др. — до 40 случаев), а есть двудольные с дуговидным жилкованием простых листьев и мочковатой корневой системой (подорожник); с закрытыми проводящими пучками, рассеянно расположенными на поперечном разрезе стебля (кувшинка из семейства Кувшинковые, некоторые Перечные, василистник и воронец из семейства Лютиковые); с трехчленными цветками (у некоторых барбарисовых, лавровых и др.). Таким образом, каждый признак, отличающий двудольные растения от однодольных, имеет относительную ценность, и решать вопрос о принадлежности того или иного растения к одному из классов надо не по одному признаку, а по их совокупности.

Практическое значение однодольных и двудольных растений одинаково велико, хотя и различно. Однодольные дают человеку незаменимую пищу — хлеб. Это злаки: пшеница, рис, кукуруза, рожь, ячмень, просо, овес и др. Среди двудольных также есть важнейшие пищевые растения: картофель, соя и другие бобовые, подсолнечник, гречиха, в тропиках — хлебное дерево, маниок, батат и др. Среди плодовых и овощных ведущая роль принадлежит двудольным: яблоне, груше, вишне, черешне, абрикосу, персику, лимону, апельсину, виногра-



ду, грецкому ореху, миндалю, смородине, малине, клубнике и капусте, моркови, свекле, огурцам, томатам, арбузу, дыне и др. и однодольным: бананам, финикам, кокосам, ананасам, луку, чесноку, спарже. Сахар в тропиках получают из однодольного растения — сахарного тростника, в умеренных широтах — из двудольного — сахарной свеклы. Среди кормовых одинаково велика роль и двудольных (бобовые), и однодольных (злаки). Среди технических растений преобладают двудольные: лен и хлопчатник (основные прядильные культуры), а также джут, кенаф, конопля; дуб, бук, липа (используют как поделочную древесину); клещевина, рапс (используют для выработки технического и пищевого масел). Преобладают двудольные и среди лекарственных, красильных, дубильных и эфиромасличных растений, каучуконосов. Двудольные и однодольные широко используют как декоративные растения.

В конспекте опорных лекций принята система покрытосеменных, опубликованная А. Л. Тахтаджяном в 1987 г. Обширный и исключительно разнообразный отдел Покрытосеменные рассматривается как единая, вполне естественная монофилетическая группа. Древнейшим порядком являются магнолиевые, от предков которых произошли все ныне живущие покрытосеменные.

#### **13.4. Класс Двудольные - *Dicotyledoneae*, или Магнолиописиды - *Magnoliopsida***

Класс двудольные включает восемь подклассов, 429 семейств, около 10 000 родов и не менее 190 000 видов. Нами будут рассмотрены преимущественно те семейства каждого из подклассов, в состав которых входят растения, известные для нашей флоры, имеющие важное практическое значение.

#### **13.5. Подкласс Магнолииды (*Magnoliidae*)**

Магнолииды — наиболее примитивные из современных покрытосеменных, о чем свидетельствуют преобладание древесных и широко встречающаяся жизненная форма вечнозеленого дерева; строение древесины (у некоторых тропических родов она представлена лишь трахеидами с окаймленными порами — бессосудистая древесина); паренхимные ткани часто со сферическими эфиромасличными клетками; совмещение признаков одно- и двудольности; семена с маленьким зародышем, обильным эндоспермом, иногда также и с периспермом; строение цветка. Вариации строения цветка восходят к одному типу, по структуре приближающемуся к стробилу голосеменных. Цветок исходного типа — радиально-симметричный, с вытянутым стеблеобразным цветоложем, на котором спирально располагается неопределенно большое число несрастающихся друг с другом элементов околоцветника, андроцея и апокарпного гинецея. У многих магнолиид цветок эволюционировал и имеет гемициклическое, реже циклическое строение с определенным небольшим числом элементов околоцветника и гинецея.

Подкласс включает 40 семейств (18 порядков) наиболее архаичных цветковых растений. Все они связаны, вероятно, общим происхождением от каких-то единых предков — обширной группы некогда процветавших примитивных цветковых — промагнолиофитов. Специализация магнолиид шла в очень разных направлениях. Считается, что вымершие магнолииды дали начало остальным ветвям покрытосеменных.

**13.5.1. Семейство Магнолиевые (*Magnoliaceae*).** Одно из наиболее архаичных семейств, объединяет 240 видов (14 родов), из которых лишь один — Магнолия обратнаяцевидная (*Magnolia obovata*) в естественных условиях произрастает у нас на о-ве Кунашир (Курильские острова). Основная масса видов сосредоточена в субтропиках Северного полушария. Современный ареал семейства ограничен Юго-Восточной Азией и приатлантическими районами Северной и Центральной Америки, дизъюнктивный, разорван на ряд изолированных участков, что указывает на древность магнолиевых. В третичный период разнообразные виды магнолиевых были широко распространены, достигая приполярных территорий (о-в Шпицберген, Гренландия) на севере и Австралии на юге. Среди ископаемых магнолиевых есть меловые формы.

К магнолиевым относятся деревья, реже кустарники с очередными простыми, цельными вечнозелеными или опадающими листьями с прилистниками. Прилистники крупные, охватывающие стебель, но рано опадающие. В анатомическом строении ряд примитивных черт: лестничная перфорация сосудов, окаймленные поры на волокнистых элементах.

Цветки крупные, актиноморфные, с удлиненным цветоложем и спиральным или циклическим простым (реже двойным) околоцветником. Многочисленные тычинки и пестики расположены на цветоложе спирально. Пестики слабо дифференцированы: без столбиков, рыльце занимает верхнюю часть краев плодолистика по месту срастания. Плод — сборная листовка или сборный орешек.

Магнолия (*Magnolia*) — род, представленный более чем 50 восточноазиатскими и североамериканскими видами. В Крыму, на Кавказе и в Средней Азии культивируется как декоративное растение Магнолия крупноцветковая (*M. grandiflora*), завезенная из Северной Америки. Это вечнозеленое дерево высотой 30...45 м с кожистыми листьями длиной 12...25 см и крупными белыми цветками (\* $P_{\infty}A_{\infty}G_{\infty}$ ). Плод — шишковидная многолистовка. Семена (по два—шесть в каждом плодике) с красной мясистой семенной кожурой, при созревании повисают на длинных нитях (проводящий пучок) и склеиваются птицами.

Тюльпанное дерево (*Liriodendron*) — представлено двумя видами: североамериканским (*L. tulipifera*) и китайским (*L. chinensis*). У нас культивируется как декоративное растение благодаря оригинальной (четырёхлопастной) форме листьев и крупным, похожим на тюльпаны цветкам.

## Вопросы для самоконтроля

1. Когда появились первые цветковые растения.
2. Гипотезы происхождения цветка.
3. Искусственные, естественные и филогенетические системы.
4. Каковы критерии примитивности и продвинутости в строении побега, листа, цветка, плода, семени у цветковых растений?
5. Сколько классов выделяют в отделе Магнолиофитов?
6. Какой из подклассов *Magnoliopsida* рассматривается как наиболее примитивный, вымершие представители которого дали начало остальным ветвям покрытосеменных?
7. Магнолииды. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, главнейшие семейства, важнейшие представители, хозяйственное значение.
8. Магнолиевые. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, важнейшие представители, хозяйственное значение.

### Резюме.

Покрытосеменные, или Магнолиевые, или Цветковые, — самый крупный отдел растений. Он насчитывает более 500 семейств, примерно 13 тыс. родов и не менее 250 тыс. видов.

Существенная часть цветка — пестик, образованный в результате срастания краев одного или нескольких плодолистиков (мегаспорофиллов).

После оплодотворения завязь превращается в плод, внутри которого находятся семена, развившиеся из семязачатков.

После оплодотворения завязь превращается в плод, внутри которого находятся семена, развившиеся из семязачатков.

Первые цветковые растения появились в раннемеловую эпоху (135 млн лет тому назад).

Большинство ботаников в настоящее время считают, что покрытосеменные — группа монофилетическая.

Древнейшие ископаемые цветки достоверно известны начиная с середины мелового периода.

Цветок — это метаморфизированный укороченный спороносный побег.

Стробилярная, или эвантовая гипотеза происхождения цветка: примитивные цветки имели значительные размеры и удлиненное цветоложе, на котором располагались многочисленные микро- и мегаспорофиллы, прикрытые бесплодными листьями, составляющими первичный околоцветник. Микроспорофиллы позднее дали начало тычинкам, а мегаспорофиллы — пестикам.

Псевдантовая гипотеза происхождения цветка: цветок представляет собой видоизмененное соцветие, состоящее из мелких разнополых цветков, возникших из однополых шишек гнетовых и претерпевших в процессе ряд преобразований: редукцию, сближение и срастание.

Теломная гипотеза происхождения цветка: все части цветка могут быть выведены из теломов, т.е. цилиндрических структур, свойственных проптеридофитам, или риниофитам.

Первая научная искусственная система — система А. Чезальпино (1583).

В XVII в. появляется целый ряд классификаций, основанных на строении плодов и цветков (Р. Морисон, Д. Рей, А. Ривинус, Ж. Турнефор).

Высшим достижением этого периода является система выдающегося шведского естествоиспытателя К. Линнея (1735), включающая около 15 тыс. видов растений. К. Линней избрал в качестве основного систематического признака орган размножения — цветок, точнее, строение андроеца.

Начиная со второй половины XVIII в. появляются естественные системы, в которых растения объединялись по структурному сходству; систематические единицы располагались в последовательности, которая устанавливала близость между ними, выявляя взаимосвязи. Период естественных систем длился до второй половины XIX в. Первая естественная система была создана французским ботаником А. Жюссье в 1789 г.

Наиболее известны система О. и А. Деканделей, включающая 194 семейства и использовавшаяся до 30-х годов XX в., системы А. Броньяра, Д. Бейтмана и Д. Гукера.

После опубликования теории Ч. Дарвина (1859) начался новый период истории систематики, длящийся до наших дней, — период эволюционной, или филогенетической, систематики.

Первой и наиболее распространенной филогенетической системой является система А. Энглера (1887). Она основана на признании псевдантовой теории происхождения цветка.

Сходной, но менее детальной является система Р. Веттштейна (1935).

Первые классификации на основе эвантовой, стробилярной теории происхождения цветка были разработаны Г. Галлиром (1912) и независимо от него Ч. Бесси (1915). В основании системы покрытосеменных помещается группа многоплодниковых (магнолиевые, иногда также и лютиковые). На принципах, выдвинутых Г. Галлиром и Ч. Бесси, построены системы Дж. Хатчинсона, А. Кронквиста, Р. Торна, Б. Козо-Полянского, А. Гроссгейма, А. Тахтаджяна и др.

При современных филогенетических построениях довольно широко используют эволюционно-морфологические ряды, позволяющие установить примитивность и продвинутость отдельных признаков. Неодинаковый уровень развития и специализации различных органов, достигнутый в процессе их относительно независимой эволюции, называется гетеробатмией или законом морфологического несоответствия.

Отдел Покрытосеменные большинство систематиков подразделяют на два класса: Двудольные и Однодольные.

Обширный и исключительно разнообразный отдел Покрытосеменные рассматривается как единая, вполне естественная монофилетическая группа.

В лекциях принята система покрытосеменных, опубликованная А. Л. Тахтаджяном в 1987 г. Древнейшим порядком являются магнолиевые, от предков которых произошли все ныне живущие покрытосеменные.

Класс двудольные включает восемь подклассов, 429 семейств, около 10 000 родов и не менее 190 000 видов.

Представители подкласса Магнолиииды — наиболее примитивные из современных покрытосеменных, о чем свидетельствуют преобладание древесных и широко встречающаяся жизненная форма вечнозеленого дерева; строение древесины (у некоторых тропических родов она представлена лишь трахеидами с окаймленными порами — бессосудистая древесина); паренхимные ткани часто со сферическими эфиромасличными клетками; совмещение признаков одно- и двудольности; семена с маленьким зародышем, обильным эндоспермом, иногда также и с периспермом; строение цветка.

Подкласс включает 40 семейств (18 порядков) наиболее архаичных цветковых растений.

Семейство Магнолиевые одно из наиболее архаичных семейств, объединяет 240 видов (14 родов). К магнолиевым относятся деревья, реже кустарники с очередными простыми, цельными вечнозелеными или опадающими листьями с прилистниками. Прилистники крупные, охватывающие стебель, но рано опадающие. В анатомическом строении ряд примитивных черт: лестничная перфорация сосудов, окаймленные поры на волокнистых элементах.

Цветки крупные, актиноморфные, с удлиненным цветоложем и спиральным или циклическим простым (реже двойным) околоцветником. Многочисленные тычинки и пестики расположены на цветоложе спирально. Пестики слабо дифференцированы: без столбиков, рыльце занимает верхнюю часть краев плодолистика по месту срастания. Плод — сборная листовка или сборный орешек.

**Учебный модуль 3 "Систематика растений"**  
**Модульная единица 7 "Семенные растения"**  
**Учебный элемент 14 "Двудольные растения: Ранункулиды, Кариофиллиды, Гамамелидиды, Дилленииды"**

**Аннотация.** Ранункулиды, Кариофиллиды, Гамамелидиды, Дилленииды. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, главнейшие семейства, важнейшие представители, хозяйственное значение.

**Ключевые слова.** Ранункулиды, Кариофиллиды, Гамамелидиды, Дилленииды. Лютиковые. Гвоздичные. Маревые. Гречишные. Буковые. Березовые. Тыквенные. Капустные. Крестоцветные. Липовые. Мальвовые.

**Вопросы лекции**

14.1. Подкласс Ранункулиды ( <i>Ranunculidae</i> ).....	295
14.1.1. Семейство Лютиковые ( <i>Ranunculaceae</i> ).....	295
14.2. Подкласс Кариофиллиды ( <i>Caryophyllidae</i> ).....	296
14.2.1. Семейство Гвоздичные ( <i>Caryophyllaceae</i> ) .....	296
14.2.2. Семейство Маревые ( <i>Chenopodiaceae</i> ).....	298
14.2.3. Семейство Гречишные ( <i>Polygonaceae</i> ).....	300
14.3. Подкласс Гамамелидиды ( <i>Hamamelididae</i> ) .....	301
14.3.1. Семейство Буковые ( <i>Fagaceae</i> ).....	301
14.3.2. Семейство Березовые ( <i>Betulaceae</i> ).....	301
14.4. Подкласс Дилленииды ( <i>Dilleniidae</i> ).....	302
14.4.1. Семейство Тыквенные ( <i>Cucurbitaceae</i> ).....	302
14.4.2. Семейство Капустные ( <i>Brassicaceae</i> ), или Крестоцветные ( <i>Cruciferae</i> ). .....	304
14.4.3. Семейство Липовые ( <i>Tiliaceae</i> ).....	306
14.4.4. Семейство Мальвовые ( <i>Malvaceae</i> ).....	307
14.4.5. Семейство Коноплевые ( <i>Cannabaceae</i> ) .....	138
Вопросы для самоконтроля.....	310
Резюме .....	310

### 14.1. Подкласс Ранункулиды (*Ranunculidae*)

В основном травянистые растения со спиральными гемициклическими или циклическими цветками. Ранункулиды близки к магнолиидам, но заметно более продвинуты: нет бессосудистых форм, сосуды с простой перфорацией, преобладают травы. Подкласс небольшой, объединяет 13 семейств (три порядка).

**14.1.1. Семейство Лютиковые (*Ranunculaceae*).** Объединяет свыше 2000 видов (66 родов), распространенных преимущественно в областях умеренного и холодного климата Северного полушария, подавляющее большинство видов — многолетние травы, реже однолетние и лишь единично полукустарники и лианы (ломонос — *Clematis*). Листья простые, в различной степени расчлененные, без прилистников. Характерно накопление алкалоидов, реже гликозидов, растения часто ядовиты, в свежем виде скотом не поедаются. Цветки одиночные и в соцветиях, обоеполые, актиноморфные, за исключением живокости (*Delphinium*), сокирок (*Consolida*) и борца (*Aconitum*). Цветки разнообразно устроенные. Это может объясняться тем, что отдельные роды находятся на разных путях и ступенях эволюционного развития. Наиболее примитивны спиральные цветки типа купальницы (*Trollius*) с большим неустойчивым числом листочков околоцветника, тычинок и пестиков, сходные по структуре с цветками магнолии (\*P<sub>∞</sub>A<sub>∞</sub>G<sub>∞</sub>). У других родов (лютик) наблюдаются гемициклические (\*Ca<sub>5</sub>Co<sub>5</sub>A<sub>∞</sub>G<sub>∞</sub>) или вполне циклические цветки — водосбор (*Aquilegia*) (\*Ca<sub>5</sub>Co<sub>5</sub>A<sub>5+5+...+5</sub>G<sub>5</sub>).

Околоцветник простой венчиковидный (ломонос, сон-трава — *Pulsatilla*, ветреница — *Anemone*) из неопределенного или определенного числа листочков или двойной (лютик — *Ranunculus*, чистяк — *Ficaria*). Чашечка яркоокрашенная, привлекающая насекомых, лепестки частично превращены в нектарники, частично редуцированы (борец, живокость, сокирки). У ветроопыляемого василистника (*Thalictrum*) околоцветник простой, невзрачный, мелкие листочки его опадают при распускании цветка. Приспособление к анемофилии, по-видимому, вторично у лютиковых.

Андроцей в большинстве случаев многочленный, так же как и апокарпный гинецей. Однако у более высокоорганизованных цветков число пестиков сокращается: до пяти у водосбора и живокости, до трех у аконита, до одного у сокирок; у воронца (*Actaea*) и чернушки (*Nigella*) гинецей ценокарпный из пяти сросшихся плодолистиков.

Разнообразие гинецея обусловило и разнообразие плодов. У большинства это сборные листовки (G<sub>∞</sub>) или сборные семянки (G<sub>∞</sub>). У некоторых растений в связи с редукцией числа пестиков плоды простые — листовки (сокирки G<sub>1</sub>) или вследствие ценокарпности гинецея (G<sub>(5)</sub>) — ягода (воронец), коробочка (чернушка).

Горицвет (*Adonis*) — объединяет 25 видов, из которых наиболее важен Горицвет весенний (*A. vernalis*), широко распространенный в степной и лесо-

степной зонах. Это травянистый многолетник с мелко разрезанными листьями и крупными верхушечными ярко- желтыми спиральными цветками, распускающимися ранней весной ( $*Ca_5Co_{\infty}A_{\infty}G_{\infty}$ ). Плод — сборная семянка. Ценное лекарственное растение.

Лютик (*Ranunculus*) — из 250 видов в нашей флоре 160. Лютик едкий (*R. acris*) — обычный луговой многолетний сорняк с глубокопальчатораздельными листьями. Цветки гемициклические. Формула цветка  $*Ca_5Co_5A_{\infty}G_{\infty}$ . Лютик едкий ядовит для скота. Ядовиты и другие виды лютиков, Особенно Лютик ядовитый (*R. sceleratus*).

Борец (*Aconitum*) — род объединяет 160 видов многолетних трав, из них 50 произрастает у нас. Цветки зигоморфные. Задний чашелистик имеет форму шлема и своими краями прикрывает два боковых чашелистика и два крупных воронковидных нектарника, образованных лепестками ( $\uparrow Ca_5Co_{(2),2}A_{\infty}G_3$ ). Плод - сборная трехлистовка. Большинство ядовито, лекарственные и декоративные растения.

Сокирки, или рогатый василек (*Consolida arvensis*), — однолетний растопыренноветвистый сорняк высотой 25...70 см. Листья дважды- триждытройчаторассеченные на линейные доли. Цветки ярко- фиолетовые, редко бледно- голубые, неправильные. Пять окрашенных чашелистиков, верхний образует футляр для шпорца. Два лепестка, сросшихся и образующих нектарник со шпорцем. Тычинок много. Гинецей из одного плодолистика, монокарпный. Формула цветка  $\uparrow Ca_5 Co_2A_{\infty} G_1$ . Плод — листовка.

Представителей семейства Лютиковые используют как декоративные (пион, водосбор, аконит, ломонос) и лекарственные (горицвет, морозник, живокость) растения. Участие лютиковых в луговых травостоях нежелательно, так как большинство из них в свежем виде ядовито.

## 14.2. Подкласс Кариофиллиды (*Caryophyllidae*)

Преобладающая жизненная форма — травы, хотя встречаются полукустарники, кустарники и небольшие деревья. Цветки циклические, большей частью с простым околоцветником. К подклассу относится 19 семейств (три порядка). Кариофиллиды произошли от древних ранункулид. Большинство представителей кариофиллид эволюционировало в направлении приспособления к аридным условиям и наиболее характерно для пустынь и полупустынь (семейство Кактусовые). Однако в семействе Гвоздичные (*Caryophyllaceae*), распространенном в умеренных областях Северного полушария, преобладают травы.

**14.2.1. Семейство Гвоздичные (*Caryophyllaceae*)** включает свыше 2000 видов (80 родов) трав, реже полукустарников, распространенных преимущественно в умеренной зоне Северного полушария, особенно в Средиземноморье, Западной и Средней Азии. Стебли вздутые, в узлах часто коленчатые. Листья супротивные, простые, как правило, без прилистников, в большинстве влагалищные, узкие, цельнокрайние, жилкование иногда параллельное.



Цветки в дихазальных соцветиях, обоеполые или однополые, тогда растения однодомные или иногда двудомные — Смолевка двудомная (*Silene dioica*), хлопושка двудомная (*Lychnis dioica*), Волдырник ягодный (*Cucubalus baccifer*). Цветки энтомофильные, с нектарниками, правильные, с двойным, редко простым, пятичленным околоцветником. Чашечка сростнолистная (подсем. Смолевковые) или свободнолистная (подсем. Мокричные). Венчик свободнолепестный, лепестки с длинным ноготком, их отгиб с привенчиком. Тычинок 10 в два круга, или 5 (4) в одном круге. Пестик один. Завязь верхняя, одногнездная с 2...5 столбиками (по числу плодолистиков лизикарпного гинецея); семязачатки кампилотропные многочисленные, плацентация колончатая. Формула цветка обычно  $*Ca_{5-5} Co_5 A_{5+5} G_{(2-5)}$ . Плод - коробочка, вскрывающаяся зубчиками (очень редко ягода — у рода волдырник — или орешек). Семя с согнутым зародышем и периспермом.

Звездчатка (*Stellaria*) — общее число видов 100, из них в нашей флоре около 50. Многолетние и однолетние травы; цветки со свободнолистной чашечкой, пестик с 3 столбиками. Наиболее обычны многолетние Звездчатка лесная (*S. holostea*); сорняк Звездчатка злаковидная (*S. graminea*) и одно- или двулетник — Звездчатка средняя, мокрица (*S. media*). Мокрица — почти космополитный огородный сорняк, кормовое растение для скота, домашних певчих птиц и цыплят, медонос.

Гвоздика (*Dianthus*) — род насчитывает больше 300 видов, у нас около 80. Русское название дано из-за длинных ноготков, отчего венчик напоминает гвоздь. Многолетние и однолетние травы, редко полукустарники с яркоокрашенными цветками, одиночными или в соцветиях ( $*Ca_{(5)}Co_8A_{5+5}G_{(2)}$ ). Старинные декоративные растения. Широко культивируются во множестве разновидностей и сортов с махровыми и немахровыми душистопряными цветками самой разнообразной окраски. Гвоздика китайская (*D. chinensis*) — однолетник, используется для клумб и бордюров. Гвоздика турецкая, или бородастая (*D. barbatus*) — западноевропейский многолетник (культивируется как двулетник) с многоцветковыми Щитковидными соцветиями махровых и немахровых белых, розовых и красных цветков. Гвоздика садовая, или голландская (*D. caryophyllus*) — южноевропейский многолетник сизый от воскового налета с крупными яркоокрашенными, часто махровыми, душистыми цветками. Высоко ценится и широко используется для срезки. Гвоздика перистая (*D. plumarius*) — многолетнике розовыми, белыми и красными цветками, лепестки с широким рассеченным отгибом. Куколь обыкновенный (*Agrostemma githago*) с малиново-розовыми крупными цветками со сросшимися длинными чашелистиками засоряет посевы зерновых. Его черные семена ядовиты из-за наличия в них алкалоида гитамина. Куколь льняной (*A. linicola*) встречается в посевах масличного льна в европейской части России. Среди гвоздичных есть и другие сорняки — виды торицы (*Spergula*), грыжника (*Herniaria*), песчанки (*Arenaria*) и др. Немало лесных и луговых трав (смолки — *Viscaria*, смолевки — *Silene*, горицвет — *Coronaria*).

Среди культивируемых можно назвать Мыльнянку лекарственную (*Saponaria officinalis*), корневище которой содержит гликозид сапонин, пенящийся в воде (используют для стирки шерстяных и шелковых изделий). Махровые сорта декоративны. Для цветочных оранжировок выращивают Гипсофилу изящную (*Gypsophyla elegans*) с сильно ветвящимися побегами и многочисленными мелкими цветками.

**14.2.2. Семейство Маревые (*Chenopodiaceae*).** Объединяет 1600 видов (105 родов) трав, кустарников, очень редко деревьев, распространенных преимущественно в пустынных и полупустынных областях земного шара, на засоленных почвах. Стебли часто почти безлистные, у многих с мучнистым налетом, иногда мясистые. Листья очередные или супротивные, простые, иногда очень сочные, мясистые и редуцированные до чешуек, без прилистников. В безводных пустынях, на солончаках и солонцах почти нет растений других семейств. Такие условия пригодны только для маревых. Биоргун (*Anabasis salsa*), итсегек (*A. aphylla*), солерос (*Salicornia herbacea*), многочисленные солянки (*Salsola*), шведки (*Suaeda*) с их мясистыми членистыми безлистными побегами хорошо приспособлены к таким жестким условиям жизни. В песчаных пустынных районах встречаются разреженные "леса" из саксаула (*Halohylon*). Саксаулы — невысокие веткопадные деревья — закрепляют пески. Их тяжелая древесина ценится как великолепное топливо.

Для растений семейства Маревые характерно образование добавочных камбиев в стебле и корне (поликамбиальность). Мелкие невзрачные зеленоватые цветки собраны в клубочки, а клубочки — в метельчатые или колосовидные соцветия. Цветки правильные, с простым чашечковидным околоцветником, обоеполые или однополые. Тычинок пять, пестик один, из двух- трех (реже из четырех- пяти) плодолистиков, завязь верхняя, столбики свободные. Опыление ветром, редко наблюдается самоопыление. Формула цветка  $*P_5A_5G_{(2...5)}$ . Плод односемянный, нераскрывающийся, ореховидный, опадающий вместе с чашечковидным околоцветником. Доли его нередко разрастаются, образуя крыловидные пленчатые (у солянок) или крючковатые придатки, иногда они становятся мясистыми. Семена с согнутым зародышем с периспермом, без эндосперма.

Свекла (*Beta*) — род объединяет 13 видов. Важнейший вид — Свекла обыкновенная (*B. vulgaris*). Это двулетнее растение, в первый год образующее листовую розетку и корнеплод, во второй — высокие (60... 120 см) мощные олиственные побеги с цветками, собранными по два — восемь в клубочки, которые образуют длинные колосовидные соцветия. Формула цветка  $*P_5A_5G_{(2...3)}$ . Околоцветник зеленый, чашечковидный. Односемянные плоды срастаются между собой, образуя соплодие — клубочек. Возделывают свеклу столовую и кормовую (*B. v. var. esculenta*); меньше распространены листовые сорта, или мангольд (*B. v. var. cicla*). Наибольшее значение имеет свекла сахарная (*B. v. var. altissima*), содержащая в корнеплодах до 23 % сахара.

Шпинат посевной (*Spinacia oleracea*) разводится как раннее овощное растение. Однолетник, образующий розетку из 10... 12 листьев, а затем слабооблиственный стебель. Шпинат — двудомное растение. У мужских особей — ме-

тельчатые соцветия со светло-зелеными цветками, у женских — сидячие цветки, расположенные в пазухах листьев. В пищу используют отваренные или сырые листья розетки.

Род Марь (*Chenopodium*) — объединяет 250 видов трав с листьями, покрытыми мучнистым налетом, и с обоеполыми цветками. Широко распространен злостный, почти космополитный сорняк Марь белая (*Ch. album*) — высокий однолетник с яйцевидно-ромбическими листьями, покрытыми мучнистым налетом. При основании черешков пурпурные пятна. Соцветие — метелка, цветки в зеленоватых клубочках. Марь белая, как и лебеда, — хорошие кормовые растения. В голодные годы в России их ели и люди. Мелкие семена высокогорных марей очень богаты белком, крахмалом и жиром. В Андах Марь квиноа (*Ch. quinoa*), а в Гималаях Марь стенная (*Ch. murale*) издавна возделывались аборигенами как хлебные растения. Квиноа — самая высокогорная хлебная культура, которую инки называли "золотым зерном". Отличается высокими диетическими и вкусовыми качествами. Из семян квиноа древние перуанцы готовили кашу, из листьев — суп. Незаслуженно забытая современной цивилизацией древняя сельскохозяйственная культура возрождается в Перу, Боливии, ведутся работы по расширению зоны ее возделывания.

Широкую известность получила в последние годы Марь многолистная, или жминда (*Ch. foliosum*). Ее съедобные плоды похожи на ярко-красные сочные ягоды благодаря сохраняющемуся при плодах чашечковидному околоцветнику, который разрастается и становится мясистым.

Лебеда (*Atriplex*) сходна с марью, от которой отличается однополыми цветками. Объединяет 225 видов однолетних и многолетних трав, редко полукустарников. Часто встречаются сорные однолетники: Лебеда садовая (*A. hortensis*) и Лебеда раскидистая (*A. patula*). В зоне полупустынь большие площади засоленных почв занимает полукустарниковая Лебеда белая, или кокпек (*A. cana*).

Солянка (*Salsola*) — род, играющий заметную роль в растительности засоленных почв. У нас известно 62 вида (из 120) этого рода, преимущественно однолетних. Солянки — хорошие корма для верблюдов и овец. Плоды имеют крыловидные или гребенчатые придатки. Солянка чумная, или курай (*S. ruthenica*), — злостный сорняк на песчаных почвах. Это растопыренноветвистое растение осенью отламывается у основания побега и катится по степи, осыпая плоды (перекати-поле).

Ежовник безлистный, или итсегек (*Anabasis aphylla*). Полукустарник высотой до 0,5 м с однолетними безлистными сочными членистыми побегами. Все растение очень ядовито, содержит до 5 % алкалоидов (основной — анабазин). Анабазин по химическим свойствам близок к никотину. Используется как исходный продукт для синтеза никотиновой кислоты (РР), кордиамина и других лекарств.

Как кормовое растение полупустынных и пустынных пастбищ важное значение имеет прутняк (*Kochia prostrata*). Получены сорта этого полукустар-

ника, которые используют для улучшения пастбищ, подсевая в естественный травостой.

**14.2.3. Семейство Гречишные (*Polygonaceae*).** Около 800 видов (30...35 родов) этого семейства распространены по всему земному шару. Наибольшее видовое разнообразие в Центральной и Южной Америке — деревья, кустарники, травы. Во внетропических областях Северного полушария произрастают преимущественно травы. В Средней Азии и Прикаспии на перевеваемых песках растет кустарник джужгун (*Calligonum*). Его широко используют для закрепления песков. Листья очередные, простые, с раструбом в виде перепончатой трубки, охватывающей стебель. Раструб образуется из сросшихся прилистников. Стеблевые узлы часто вздутые. Цветки актиноморфные, обоеполые или однополые, собраны в колосья, кисти, метелки. Околоцветник простой, двухрядный, из трех—шести листочков; чашечковидный у ветроопыляемых (щавель) или венчиковидный у насекомоопыляемых (гречиха). Шесть—девять тычинок расположены в два круга. Гинецей лизикарпный из трех, реже двух—четырех плодолистиков, образующих одногнездную верхнюю завязь с единственным семязачатком. Плод — орешек, реже семянка. Семена с зародышем, окруженным обильным эндоспермом.

Горец (*Polygonum*) — объединяет 280 видов различных жизненных форм. В нашей флоре 160 видов трав с окрашенным околоцветником. Формула цветка  $*P_5A_{3+3}G_{(2...3)}$ . По выгонам, вдоль дорог распространен спорыш, или птичья гречиха (*P. aviculare*), — однолетник с приподнимающимся стеблем, мелкими листьями и пазушными беловатыми цветками. Это хорошее кормовое растение, выносящее вытаптывание.

Горец сахалинский, или сахалинская гречиха (*P. sachalinense*), — многолетнее корневищное растение, ежегодно развивающее побеги высотой 2...5 м. В природе распространен в Китае, Японии, на Сахалине и Курильских островах. Культивируется как силосное растение. Горец вьюнковый (*P. convolvulus*) — вьющийся однолетник, часто встречающийся по всему Северному полушарию, полевой сорняк — вызывает полегание хлебов.

Гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum*) — однолетник с красноватым стеблем высотой 50...70 см и сердцевидно-стреловидными листьями. Белые или розовые пахучие цветки находятся в пазушных кистях. Формула цветка  $*P_5A_{3+3}G_{(3)}$ . При основании тычинок нектарники. Цветки характеризуются гетеростилией. Орешки остротрехгранные, коричневые. Гречиха—ценная сельскохозяйственная культура, дающая муку и крупу, прекрасный медонос. Гречиха введена в культуру в Центральной Азии более 4000 лет тому назад, к нам завезена монголами из Западных Гималаев, возделывается с I...II вв. н. э. Россия и Украина — главные производители гречихи. Гречневая крупа (очищенные от околоплодника семена) содержит железо, кальций, фосфор, витамины B<sub>1</sub> и B<sub>2</sub>, легкоусвояемые белки. Является ценным диетическим продуктом. Листья и цветки служат для производства препаратов рутина.

К семейству Гречишные принадлежат широко распространенный щавель (*Rumex*), а также ревень (*Rheum*), возделываемый как лекарственное и огородное растение. В пищу употребляют у щавеля листья, у ревеня черешки листьев.

### 14.3. Подкласс Гамамелидиды (*Hamamelididae*)

Деревья и кустарники с цветками без околоцветника или с простым околоцветником. Включает 22 семейства (17 порядков). Гамамелидиды — очень древняя группа, непосредственно восходящая к древнейшим магнолиевым. Они специализировались как ветроопыляемые растения. В связи с этим шло упрощение структуры цветка от обоеполых цветков с околоцветником у более примитивных представителей к голым однополым у наиболее продвинутых.

**14.3.1. Семейство Буковые (*Fagaceae*).** Объединяет 900 видов (восемь родов) листопадных и вечнозеленых деревьев, реже кустарников, широко распространенных преимущественно в умеренных и субтропических областях. В нашей флоре около 20 видов из трех родов — бук (*Fagus*), дуб и в Закавказье Каштан настоящий, или съедобный (*Castanea sativa*). Дубы и буки — основные лесообразующие породы зоны широколиственных лесов.

Деревья с очередными простыми листьями, с рано опадающими прилистниками, цветут до или во время распускания листьев. Растения однодомные, соцветия раздельнополые. Цветки правильные, мелкие, однополые, расположены на главной оси соцветия (сережки или головки) дихазальными группами или одиночно (если боковые цветки дихазия не развиваются).

Околоцветник простой, невзрачный, долей четыре—семь. Тычинки в мужских цветках свободные, их число вдвое превышает число долей околоцветника. Гинецей в женских цветках синкарпный из трех—шести плодолистиков. Завязь нижняя с двумя семязачатками в каждом гнезде. Развивается лишь один семязачаток одного гнезда. Плод — орех, окруженный у основания особым покровом — плюской, иногда все плоды одной группы погружены в общую плюску. У дуба плюска имеет осевое, у бука и каштана — листовое происхождение. Семена без эндосперма с крупным зародышем.

Дуб (*Quercus*) — объединяет 450 видов, из них около 20 в нашей флоре. Дубы входят в состав широколиственных лесов, дают ценную и прочную древесину. Это листопадные и вечнозеленые деревья. Цветки расположены по одному на оси редкоцветных сережчатых мужских и женских соцветий. Формулы цветков:  $*\overset{\circ}{P}_{(6\dots 8)}A_{6\dots 10}G_0$  и  $*\overset{\circ}{P}_{3+3}A_0G_{(3)}$ . Женский цветок окружен в основании широкобокальчатой осью соцветия, при созревании плода (желудя) превращающейся в плюску.

Дуб черешчатый (*Q. robur*) образует леса (дубравы) в европейской части зоны широколиственных лесов.

**14.3.2. Семейство Березовые (*Betulaceae*).** Объединяет 150 видов (шесть родов) листопадных деревьев и кустарников внетропических областей Северного полушария. Растения однодомные. Соцветия раздельнополые, сережчатые или головчатые, состоящие из дихазиев. Цветки мелкие, правильные или неправильные, часто без околоцветника. Мужские цветки, сросшиеся с кроющим

листом. Околоцветник из четырех или двух листочков, либо отсутствует. Число тычинок равно числу листочков околоцветника. Женские цветки обычно голые. Пестик из двух плодолистиков. Плоды ореховидные (семянка или крылатка).

Береза (*Betula*) — полиморфный род, включающий 69 видов, из которых 40 представлены в нашей флоре. Тычиночные и пестичные цветки по три в дихазиях, собранных в сережки:  $*\sigma^{\text{P}_2\text{A}_2\text{G}_0}$  и  $*\text{P}_0\text{A}_0\text{G}_{(2)}$ . Плод — сплюснутый орешек с двумя перепончатыми придатками. Береза повислая, или бородавчатая, — *B. pendula* (*B. verrucosa*) и Береза пушистая (*B. pubescens*) распространены у нас наиболее широко, образуя чистые и смешанные леса. В тундрах распространена Береза карликовая (*B. nana*) — кустарник с округлыми мелкими листьями и прижатыми к почве ветвями.

К этому же семейству относятся орешник, или лещина (*Corylus*). Наибольшее хозяйственное значение имеют орех лесной (*Cavellana*), культурные сорта которого дают орехи фундук, ольха (*Alnus*), широко распространенная по заболоченным поймам и берегам рек, и граб (*Carpinus*), образующий леса в Крыму, на Кавказе, на западе Украины и дающий ценную древесину.

#### 14.4. Подкласс Дилленииды (*Dilleniidae*)

Один из наиболее крупных подклассов (97 семейств, 30 порядков). Объединяет архаичных представителей, сходных с магнолиидами, и продвинутые специализированные семейства. Жизненные формы разнообразные, цветки очень разных типов, обычно с двойным околоцветником, спиральным, гемициклическим и циклическим.

**14.4.1. Семейство Тыквенные (*Cucurbitaceae*).** Объединяет около 700 видов (90 родов) тропических и субтропических растений, распространенных в Северном и Южном полушариях. Лишь немногие виды заходят в умеренные и холодные области, хотя огурец, тыква, арбузы и др. широко культивируются. В нашей флоре 24 вида растений (14 родов) культивируемых и три дикорастущих. Большинство видов — однолетние травы с лазающими или стелющимися побегами. Листья очередные, простые, без прилистников, с пальчатым жилкованием. Характерны простые или ветвистые усики побегового происхождения, с помощью которых растения цепляются за различные опоры. Простой усик — однолистный побег, ветвистый — многолистный. Проводящие пучки биколлатеральные, с внутренней флоэмой.

Цветки в пазушных соцветиях, иногда редуцированных до одного цветка, обычно крупные, однополые (крайне редко обоеполые). Растения обычно однодомные, реже двудомные. Цветки актиноморфные, четырехкруговые (с одним кругом тычинок), пятичленные (за исключением трехчленного гинецея). Чашечка и венчик вместе с основаниями тычиночных нитей образуют цветочную трубку, приросшую к завязи. Венчик обычно желтый, колокольчатый или колесовидный. Изредка почти свободнолепестный. В тычиночной цветке (пустоцвете) пять тычинок со своеобразно извитыми пыльниками. У большинства видов тычинки сросшиеся, образующие трехбратственный андроцей (одна свободная, четыре сросшиеся попарно), реже однобратственный (у тыквы) или

многобратственный. В пестичном цветке пестик с тремя мясистыми рыльцами, нижней завязью. Гинецей паракарпный, но одногнездная завязь вследствие вrastания боковых плацент внутрь и их срастания в центре полости становится трехгнездной и почти полностью заполняется многочисленными семязачатками. Тычиночный и пестичный цветки отвечают в типе формулам  $*\text{♂Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_{(2),(2),1}\text{G}_0$  и  $*\text{♀Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_0\text{G}_{(3)}$  —

Плод сочный, ягодовидный с одревесневающим экзокарпием — тыква. Изредка встречается ягода или коробочка. В образовании плода участвуют цветочная трубка и цветоложе. Особенно хорошо оно заметно на так называемых чалмовидных тыквах, где образует яркоокрашенное расширение. Семена с толстой оболочкой, без эндосперма, с прямым зародышем, с большими плоскими семядолями.

Тыквенные — энтомофильные растения. Насекомых привлекают нектар и обильная пыльца мужских цветков.

Тыква (*Cucurbita*) — род насчитывает около 25 видов, произрастающих в тропиках и субтропиках Южной Америки. Характерны разветвленные усики, венчик, разделенный более чем наполовину, однобратственный андроцей и крупные плоды с плотным, нередко деревенеющим экзокарпием, сочными мезо- и эндокарпием. В качестве пищевой и кормовой культуры широко возделываются разнообразные сорта Тыквы обыкновенной (*C. pepo*) и Т. крупноплодной (*C. maxima*). Родина первой — Мексика, второй — Перу. Масса плодов от 200 г до 60... 80 кг, они богаты пектином, сахарами, содержат в значительных количествах калий, кальций, магний, железо, каротин. Семена содержат жирных масел 35...40 %, белков до 35, алкалоидов 0,1...0,3 %.

Разновидностями тыквы обыкновенной являются кабачки с побегами без усиков, с удлинёнными плодами и патиссоны с плоскими плодами. Плоды кабачков и патиссонов используют в пищу незрелыми, в виде пяти—десятидневных завязей.

Арбуз (*Citrullus*) — род включает четыре вида. Родина — пустынные и полупустынные районы Африки или Южной Азии. Листья глубоко рассечены. Усики ветвистые. Цветок с колесовидным, глубоко рассечённым венчиком. Широко культивируется Арбуз столовый (*C. edulus*). Его плоды отличаются высокой (до 11... 12 % фруктозы) сахаристостью, содержат витамины (С, РР, фолиевую кислоту), соли калия. Используют в пищу свежими.

Огурец (*Cucumis*) объединяет 30 видов, распространенных в Африке и в Азии. Огурец посевной (*C. sativus*) — однолетник с лазающими стеблями и неветвистыми усиками, возделывается на всех континентах. Родина культурного огурца — Индия. Огурец — однодомное растение, где в разных узлах расположены мужские — в трех- пятицветковых щитках и женские — одиночные или по два- три в пазухе листа цветки. Для выращивания в теплицах используют партенокарпические сорта, которые образуют преимущественно женские цветки. Завязи развиваются без опыления, семян не образуется. Употребляют незрелые плоды — свежие, соленые, консервированные.

Широко возделывается также дыня (*Melo sativus*) родом из Средней и Малой Азии. На Кавказе разводится люффа (*Luffa*), из плодов которой освобождают грубую сеть сосудисто-волокнистых пучков, используемую как мочалка и материал для легких шляп. В Средней Азии культивируется тыква-горлянка (*Lagenaria*), фигурные плоды которой идут на изготовление посуды.

В лесной зоне России встречаются два вида переступня (*Bryonia*) — лазающие многолетники с реповидным корнем, содержащим гликозиды. Используется в гомеопатии.

Бешеный огурец (*Ecballium elaterium*) — сорняк Крыма и Кавказа, известен своими плодами, которые, созревая, отламываются от плодоножки даже при легком прикосновении, с силой выбрасывая струю клейкой слизи с семенами.

**14.4.2. Семейство Капустные (*Brassicaceae*), или Крестоцветные (*Cruciferae*).** Крупное семейство, объединяющее 3000 видов (380 родов), распространенных в умеренных и холодных областях Северного полушария. Основная масса видов сосредоточена в Средиземноморье. В нашей флоре 1070 видов (176 родов).

Капустные — преимущественно однолетние и многолетние травы, редко кустарники и кустарнички. Листья очередные, простые, часто перисто- и лировидно-перисторассеченные, без прилистников. Листья и стебель часто опушены одноклеточными (простыми или ветвистыми — двураздельными, звездчатыми), реже многоклеточными железистыми волосками. Характерно наличие серосодержащих горчично-масляных гликозидов и мирозиновых клеток с ферментом, необходимым для их гидролиза. Своеобразный вкус многих капустных определяется содержанием этих веществ.

Цветки актиноморфные, обоеполые, однообразно устроенные, всегда собраны в простые или сложные кисти. Околоцветник двойной. Чашечка состоит из четырех свободных чашелистиков, венчик — из четырех белых, желтых или лиловых свободных лепестков, чередующихся с чашелистиками. Тычинок шесть, из них две короткие во внешнем круге и четыре длинные во внутреннем (андроцей четырехсильный). Нектарники находятся у основания тычинок внешнего круга. Пестик с верхней завязью благодаря ложной перегородке — двугнездный. Формула цветка  $*C_4C_0A_{2+4}G_{(2)}$ . Капустные — перекрестноопыляемые энтомофильные растения. Многим свойственна протерогиния. Плод — стручок, иногда укороченный (стручочек), раскрывающийся двумя створками, отделяющимися от ложной перегородки снизу вверх. Редко плоды распадающиеся (членистый стручок редьки дикой) или односемянные (орешек у вайды — *Isatis*, свербиги — *Bunais* и др.). Семена обычно без эндосперма.

Многие представители семейства широко культивируются как овощные, масличные и технические растения. Огромное число видов — злостные сорняки (большинство однолетники). Трудность борьбы связана с их громадной семенной продуктивностью (до 730 тыс. у однолетнего гулявника).

Капуста, брюква, репа (*Brassica*) — 50 видов трав с желтыми цветками и стручками с цилиндрическими носиками.



Капуста огородная (*B. oleracea*) в культуру введена, по-видимому, на рубеже нашей эры в Средиземноморье. Произошла, вероятно, от капусты листовой. Известно несколько сотен сортов. Близка к родительской форме Капуста листовая (*B. o. var. acephala*), не образующая кочанов. Используется как кормовая и пищевая культура. Наиболее широко распространена в Китае, Корее и Японии. Очень богата минеральными солями, витаминами, отличается высоким содержанием белков. Капуста кочанная (*B. o. var. capitata*) бывает бело- и краснокочанной. Капуста кочанная — двулетник. В первый год образует укороченный стебель (кочерыгу) с листьями, собранными в кочан. Несколько нижних листьев зеленые, ассимилирующие, остальные белые, этиолированные. Кочан можно назвать большой, сильно разросшейся почкой. На второй год из пазушных почек на кочерыге развиваются олиственные цветоносные побеги высотой до 1,5 м. В России 90 % площадей под капустой занято белокочанными сортами. Белокочанная капуста, хотя и уступает остальным разновидностям по содержанию белков, углеводов и витаминов, содержит разнообразные минеральные вещества, каротин, витамины. Витамин К, нормализующий свертываемость крови, есть только в кочанной капусте. Особая ценность капусты обусловлена наличием индольносвязанной формы аскорбиновой кислоты, которая является самым устойчивым видом витамина С (сохраняется более года, а также при измельчении и переработке) В Англии есть памятник в форме капустного кочана. Он установлен в память о человеке, который первым привез капусту из Голландии.

С кочанной сходна Капуста савойская (*B. o. var. sabauda*) с тонкими гофрированными листьями. Очень ценна Капуста брюссельская (*B. o. var. gemmifera*) с удлиненным стеблем и мелкими кочанами в пазухах листьев. Содержание витамина С — 142 мг% (у белокочанной 32 мг%, цветной 61, листовой 80 мг%). У Капусты кольраби (*B. o. var. gongiloides*) используется в пищу реповидно утолщенное основание стебля. Этот надземный клубень формируется из нескольких сближенных междоузлий с разросшейся древесинной паренхимой, богат сахарами, витамином С. Двулетник, цветоносные побеги образуются из почек на клубне. Как и однолетняя цветная капуста (*B. o. var. botrytis*), у которой съедобными являются соцветия с недоразвитыми цветками и сочными мясистыми цветоножками, отличается высокими диетическими свойствами.

В Восточной Азии окультурены местные виды рода *Brassica* листовые и кочанные, в частности Капуста пекинская (*B. pekinensis*), употребляемая в качестве салатной. Однолетник, очень быстро образующий розетку крупных листьев, собранных в рыхлый кочан.

Ценное овощное растение двулетняя репа (*Brassica rapa*) — одно из наиболее древних овощных растений. До появления в России картофеля репа была одним из основных продуктов питания. Ее корнеплоды содержат Сахаров около 9 % (больше, чем многие сорта яблок), витамина С 60 мг% (в два раза больше, чем апельсины), витамины В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, РР и большое количество минеральных солей. К репе близка брюква (*Brassica napus var. napobrassica*). Ее столовые и кормовые сорта широко возделывают в нечерноземной полосе. Однолет-

ник рапс (*B. n. var. oleifera*) с высоким ветвистым стеблем возделывают как кормовое и масличное растение. Рапсовое масло используют как пищевое и техническое, в семенах его содержание до 45 %. Жмых идет на корм скоту.

Редька огородная (*Raphanus sativus*) — широко распространенная огородная культура родом из Средиземноморья. Двулетнее растение с корнеплодом. Цветки бледно-лиловые. Плоды — несколько вздутые стручки с перетяжками. Корнеплод содержит очень неустойчивый на воздухе гликозид, который, расщепляясь, выделяет эфирное масло, придающее редьке жгучий и острый вкус.

Разновидность редьки — однолетний редис (*R. s. var. radicola*) с утолщенным гипокотилем. Ценится как одно из самых ранних овощных растений (30 дней от посева до созревания). Дикая редька (*R. raphanistrum*) — широко распространенный злостный сорняк.

Как масличные и медоносные растения культивируются горчицы: белая (*Sinapis alba*), черная (*S. nigra*) и сарептская (*Brassica juncea*). Жмых, остающийся после извлечения из семян масла, идет на приготовление острой приправы. Для этой же цели используют корни и корневища хрена (*Armoracea rusticana*).

Широко распространены однолетние сорняки этого семейства — пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), различные виды сурепки (*Barbarea*), гулявники (*Sisymbrium*), ярутка (*Thlaspi*). В качестве декоративных душистых растений разводят левкой (*Matthiola*), лакфиоль (*Cheiranthus*), вечерницу (*Hesperis*), бурачок (алиссу — *Alissum*).

**14.4.3. Семейство Липовые (*Tiliaceae*).** Объединяет около 450 видов (46 родов) растений, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в Южной Америке и Юго-Восточной Азии.

Липа (*Tilia*) — род, объединяющий около 15 видов ценнейших древесных пород, образующих леса в зонах умеренного климата Северного полушария. Древесина мягкая, ровная, она высоко ценится как поделочная. Из коры, богатой лубяными волокнами, получают лыко, идущее на плетение рогож, лаптей, коробов, и мочало. Цветки собраны в щитковидное дихазальное соцветие с крупным пленчатым почти белым прицветным листом, сохраняющимся при плодах. Нектароносные цветки с приятным запахом, правильные, пятичленные, с двойным околоцветником. Лепестки кремоватобелые. Тычинки многочисленные, в пяти пучках. Пестик с верхней завязью, образован 5 плодолистиками. Плод — односеменной орех. В европейской части России, Западной Сибири и на Кавказе наиболее широко распространена Липа сердцевидная (*T. cordata*). Лесообразующая порода широколиственных лесов. Часто культивируется как декоративное. Для озеленения городов обычно используют более устойчивые к загрязнению виды: Липу широколистную (*T. platyphyllos*) и Л. бегониелистную (*T. begoniifolia*). Все липы прекрасные медоносы. Отвар высушенных соцветий липы, липовый цвет, применяют как потогонное и смягчительное средство при простуде.

Джут (*Corchorus*) — род, насчитывающий около 40 видов тропических и субтропических трав. Джут короткоплодный (*C. capsularis*) и Джут длинноплодный (*C. olitorius*) — важнейшие волокнистые растения. Культивируют в тропиках, в диком виде неизвестны. Из стеблей получают негигроскопичное волокно, пригодное для мешков, используемых для хранения и транспортировки сахара.

Семейство Липовые, несомненно, имеет родственные связи с семействами Стеркулиевые, Баобабовые и Мальвовые, описываемые далее. Для всех характерны склеренхимные волокна в стебле, особенно в коре (твердый луб), многоклеточные волоски, слизистые клетки. В правильных пятичленных цветках многочисленные тычинки, образовавшиеся в результате ветвления, срастаются в одну или несколько групп.

**14.4.4. Семейство Мальвовые (*Malvaceae*).** Объединяет 1500... 1600 видов (75...85 родов) деревьев и кустарников, преимущественно тропических, и трав внетропического распространения. В нашей флоре свыше 80 видов, 12 родов исключительно травянистых. Молодые части растений часто покрыты многочисленными звездчатыми волосками, в паренхимных тканях обычны слизевые клетки, полости или каналы, в коре — лубяные волокна. Листья очередные, простые, с опадающими прилистниками, обычно пальчато-лопастные или пальчато-раздельные. Цветки в различного рода цимойдных соцветиях, но чаще одиночные. Цветки крупные, околоцветник двойной. Чашечка из пяти сросшихся чашелистиков с подчашием. Венчик из пяти лепестков, свободных или сросшихся в основании. Наружный круг тычинок редуцирован, тычинки внутреннего круга расщеплены, их нити сращены в трубку. Гинецей синкарпный, пестик из пяти плодолистиков (реже их два-три или много), столбики по числу плодолистиков, сросшиеся лишь в основании. Завязь верхняя. Плод — коробочка или дробная коробочка, распадающаяся на мерикарпии. Семена почти без эндосперма или он небольшой.

В нашей флоре обычны Мальва лесная (*Malva sylvestris*), Мальвы низкая (*M. pusilla*) и М. незамеченная (*M. neglecta*), Хатма тюрингская (*Lavatera thuringiaca*). Все они тяготеют к сорно-мусорным местообитаниям. В лесостепи и степи распространен Алтей лекарственный (*Althaea officinalis*).

Хлопчатник (*Gossypium*) — важнейший род семейства, куда входят преимущественно кустарники, разводимые как однолетники. Одно из древнейших и ценнейших прядильных растений. Формула цветка  $*Ca_{3+(5)}Co_5A_{\infty}G_{(\underline{5})}$ . Лепестки желтоватые, затем розовеющие. Цветение каждого цветка продолжается один день. После опыления венчик закрывается и опадает вместе с тычинками и столбиком. Наблюдается самоопыление, реже перекрестное опыление. Цветение всего растения длится много недель. При этом развивается большое количество бутонов, значительная часть которых, а также часть цветков и незрелых плодов опадают. Плод — коробочка. На каждом семени около 7000 одноклеточных белых и желтоватых волосков длиной до 60 мм, состоящих из почти химически чистой целлюлозы. Эти волоски — хлопок.

Культура хлопчатника известна с глубокой древности. В Индии и Китае хлопчатник разводился за несколько тысячелетий до н. э., в Америке возделывался до открытия ее европейцами. За пределами тропиков хлопководство базируется на однолетней культуре. В основном культивируется три вида хлопчатника: средневолокнистый — упланд (*G. hirsutum*), завезенный из Мексики; коротковолокнистый — гуза (*G. herbaceum*), его родина Иран и Средняя Азия; длиноволокнистый, или египетский (*G. peruvianum*), родом из Перу. Хлопчатник — не только прядильное растение. Очищенный хлопок, обладающий высокой гигроскопичностью, представляет собой вату. Семена содержат до 20 % жирного масла, используемого в пищевых и технических целях.

Гибиск (*Hibiscus*) — 250 видов преимущественно тропических и субтропических кустарников и деревьев. Наибольшее значение имеет кенаф (*H. cannabinus*) — однолетник с рассеченными, как у конопли, листьями и желтыми цветками. Из стеблей получают ценное прядильное волокно, по качеству приближающееся к льняному. Центр культуры кенафа — Индия, имеются посевы и у нас. Бамия (*H. esculentus*) — также однолетник, родом из Африки, очень теплолюбивый, у нас культивируется в субтропических районах через рассаду. В пищу как овощи употребляют молодые плоды — удлинённые коробочки. Высокорослые сорта используют для получения волокна; семена, содержащие до 20 % жирного масла, — лучший суррогат кофе. Гибиск сабдариффа, розелла, суданская роза (*H. sabdariffa*) — афро-азиатский тропический вид, известный только в культуре. Мясистые кислые чашелистики, содержащие яблочную кислоту, используются для производства напитков, имеющих характерный красный цвет, желе, джемов.

В качестве комнатного декоративного растения распространена "китайская роза" (*H. rosasinensis*) с ярко-алыми цветками. Кустарниковые виды гибискуса с крупными разнообразно окрашенными цветками часто разводят в Средиземноморье в открытом грунте.

Промышленно важная прядильная культура теплоумеренного климата — канатник (*Abutilon avicenne*), культивируемый как однолетник, дающий грубое волокно, идущее на изготовление тары.

В качестве декоративного растения, особенно на Украине, под названием мальва культивируется шток-роза (*Alcea rosea*) с крупными цветками разной окраски.

**14.4.5. Семейство Коноплевые (*Cannabaceae*)** насчитывает всего два рода — коноплю и хмель. Распространены в умеренной области Северного полушария. Травянистые растения с простыми черешковыми пальчатыми (лопастными, рассеченными) листьями с неоппадающими прилистниками. Ветроопыляемые цветки мелкие, однополые; растения двудомные. Соцветия цимозные; тычиночные — метельчатые; пестичные — головчатые или шишковидные. Мужские цветки с простым невзрачным околоцветником из пяти свободных листочков; пять тычинок расположены супротивно им. Женские цветки со спайнолистным пленчатым околоцветником, прилегающим к верхней завязи с двумя

столбиками. Формула цветка ♂\* $P_5A_5G_0$ ; ♀\* $P_{(5)}A_0G_{(2)}$ . Плод ореховидный, покрытый остающейся чашечкой; семена без эндосперма

Конопля (*Cannabis*) — высокие (несколько метров) однолетние травы, стебель прямостоячий, покрытый железистыми волосками, листья 3–5- 7- пальчато- рассеченные; нижние супротивные, верхние очередные. Важнейший вид Конопля посевная (*C. sativa*) культивируется как прядильное и масличное растение. Масло получают из семян, содержащих до 35 % жира; волокно (пеньку) из стеблей. Зеленоватое конопляное масло используют как пищевое и техническое для изготовления мыла, олифы и т. д. Жмых — питательный корм для скота. Женские растения ("матерка") крупнее, их волокно прочнее, оно идет на изготовление канатов, веревок, брезентов, мешковины, пакли. Мужские экземпляры ("посконь") мельче женских, волокно у них тоньше, употребляется на полотно, хорошие сорта бумаги\*.

Конопля — очень древняя культура, родом с Гималаев, ее возделывают несколько тысячелетий. Современные технологии позволяют получить из пеньки катонизированное волокно, заменяющее хлопок; из него шьют куртки, плащи, джинсы. Разновидность конопли посевной — Конопля индийская (*C. sativa* var. *indica*). В странах с сухим субтропическим климатом ее возделывают для получения опасного наркотика, оказывающего губительное влияние на здоровье целых народов. Он известен под названиями гашиш (убийца), анаша, марихуана и др. Его употребление часто приводит к стойкому привыканию. Поэтому площади, занятые коноплей, сокращаются, в некоторых странах вообще запрещено ее выращивать.

Конопля сорная (*C. ruderalis*) как дикорастущий вид распространена в Поволжье, Западной Сибири, Средней Азии, на Кавказе; частый и злостный сорняк, но дает хорошее волокно.

Хмель обыкновенный (*Humulus lupulus*) — многолетняя лиана с ежегодно отмирающими надземными побегами длиной до 6 м. Стебли с многочисленными мелкими шипиками; листья цельные или 3- 5- пальчато- лопастные. Пестичные цветки собраны в головчатые соцветия. Цветки без околоцветника, по 2...6 в пазухах кроющих чешуи (сросшихся прилистников). При созревании плодов кроющие чешуи разрастаются и соплодия становятся похожи на. Плоды и чешуи покрыты железками, содержащими горечь — лупулин и ароматические вещества. "Шишки" хмеля широко используются при изготовлении пива для придания ему особого вкуса. Дикорастущий хмель встречается в поймах рек и в широколиственных лесах, особенно в Поволжье; культивируется по всей Европе.

## Вопросы для самоконтроля

1. Ранункулиды, Кариофиллиды, Гамамелидиды, Дилленииды. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, главные семейства, важнейшие представители, хозяйственное значение.

2. Лютиковые. Гвоздичные. Маревые. Гречишные. Буковые. Березовые. Тыквенные. Капустные. Крестоцветные. Липовые. Мальвовые. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, важнейшие представители, хозяйственное значение.

### Резюме.

**Подкласс Ранункулиды.** В основном травянистые растения со спиральными гемициклическими или циклическими цветками. Ранункулиды близки к магнолидам, но заметно более продвинуты: нет бессосудистых форм, сосуды с простой перфорацией, преобладают травы. Подкласс небольшой, объединяет 13 семейств (три порядка).

**Семейство Лютиковые (*Ranunculaceae*).** Объединяет свыше 2000 видов (66 родов), распространенных преимущественно в областях умеренного и холодного климата Северного полушария, подавляющее большинство видов — многолетние травы, реже однолетние и лишь единично полукустарники и лианы. Листья простые, в различной степени расчлененные, без прилистников. Характерно накопление алкалоидов, реже гликозидов, растения часто ядовиты, в свежем виде скотом не поедаются. Цветки одиночные и в соцветиях, обоеполые, актиноморфные, за исключением живокости (*Delphinium*), сокирок (*Consolida*) и борца (*Aconitum*). Цветки разнообразно устроенные. Это может объясняться тем, что отдельные роды находятся на разных путях и ступенях эволюционного развития. Наиболее примитивны спиральные цветки типа купальницы (*Trollius*) с большим неустойчивым числом листочков околоцветника, тычинок и пестиков, сходные по структуре с цветками магнолии. У других родов (лютик) наблюдаются гемициклические или вполне циклические цветки — водосбор.

Околоцветник простой венчиковидный (ломонос, сон-трава — *Pulsatilla*, ветреница — *Anemone*) из неопределенного или определенного числа листочков или двойной (лютик — *Ranunculus*, чистяк — *Ficaria*). Чашечка яркоокрашенная, привлекающая насекомых, лепестки частично превращены в нектарники, частично редуцированы (борец, живокость, сокирки). У ветроопыляемого василистника (*Thalictrum*) околоцветник простой, невзрачный, мелкие листочки его опадают при распускании цветка. Приспособление к анемофилии, по-видимому, вторично у лютиковых.

Андроцей в большинстве случаев многочисленный, так же как и апокарпный гинецей. Однако у более высокоорганизованных цветков число пестиков сокращается: до пяти у водосбора и живокости, до трех у аконита, до одного у сокирок; у воронца (*Actaea*) и чернушки (*Nigella*) гинецей ценокарпный из пяти сросшихся плодолистиков.

Разнообразие гинецея обусловило и разнообразие плодов. У большинства это сборные листовки или сборные семянки. У некоторых растений в связи с редукцией числа пестиков плоды простые — листовки (сокирки) или вследствие ценокарпности гинецея — ягода (воронец), коробочка (чернушка).

**Кариофиллиды.** Преобладающая жизненная форма — травы, хотя встречаются полукустарники, кустарники и небольшие деревья. Цветки циклические, большей частью с простым околоцветником. К подклассу относится 19 семейств (три порядка). Кариофиллиды произошли от древних ранункулид. Большинство представителей кариофиллид эволюционировало в направлении приспособления к аридным условиям и наиболее характерно для пустынь и полупустынь (семейство Кактусовые). Однако в семействе Гвоздичные (*Caryophyllaceae*), распространенном в умеренных областях Северного полушария, преобладают травы.

**Семейство Гвоздичные (*Caryophyllaceae*)** включает свыше 2000 видов (80 родов) трав, реже полукустарников, распространенных преимущественно в умеренной зоне Северного полушария, особенно в Средиземноморье, Западной и Средней Азии. Стебли вздутые, в узлах часто коленчатые. Листья супротивные, простые, как правило, без прилистников, в большинстве влагалищные, узкие, цельнокрайние, жилкование иногда параллельное.

Цветки в дихазальных соцветиях, обоеполые или однополые.

**Семейство Маревые (*Chenopodiaceae*).** Объединяет 1600 видов (105 родов) трав, кустарников, очень редко деревьев, распространенных преимущественно в пустынных и полупустынных областях земного шара, на засоленных почвах. Стебли часто почти безлистные, у многих с мучнистым налетом, иногда мясистые. Листья очередные или супротивные, простые, иногда очень сочные, мясистые и редуцированные до чешуек, без прилистников. В безводных пустынях, на солончаках и солонцах почти нет растений других семейств.

Для растений семейства Маревые характерно образование добавочных камбиев в стебле и корне (поликамбиальность).

**Семейство Гречишные (*Polygonaceae*).** Около 800 видов (30...35 родов) этого семейства распространены по всему земному шару. Наибольшее видовое разнообразие в Центральной и Южной Америке — деревья, кустарники, травы. Листья очередные, простые, с раструбом в виде перепончатой трубки, охватывающей стебель. Раструб образуется из сросшихся прилистников. Стеблевые узлы часто вздутые. Цветки актиноморфные, обоеполые или однополые, собраны в колосья, кисти, метелки. Околоцветник простой, двухрядный, из трех—шести листочков; чашечковидный у ветроопыляемых (щавель) или венчиковидный у насекомоопыляемых (гречиха). Шесть—девять тычинок расположены в два круга. Гинецей лизикарпный из трех, реже двух—четырех плодолистиков, образующих одногнездную верхнюю завязь с единственным семязачатком. Плод — орешек, реже семянка. Семена с зародышем, окруженным обильным эндоспермом.

**Подкласс Гамамелидиды.** Деревья и кустарники с цветками без околоцветника или с простым околоцветником. Включает 22 семейства (17 поряд-

ков). Гамамелидиды — очень древняя группа, непосредственно восходящая к древнейшим магнолиевым. Они специализировались как ветроопыляемые растения. В связи с этим шло упрощение структуры цветка от обоеполых цветков с околоцветником у более примитивных представителей к голым однополым у наиболее продвинутых.

**Семейство Буковые (*Fagaceae*).** Объединяет 900 видов (восемь родов) листопадных и вечнозеленых деревьев, реже кустарников, широко распространенных преимущественно в умеренных и субтропических областях.

Деревья с очередными простыми листьями, с рано опадающими прилистниками, цветут до или во время распускания листьев. Растения однодомные, соцветия раздельнополые. Цветки правильные, мелкие, однополые, расположены на главной оси соцветия (сережки или головки) дихазиальными группами или одиночно (если боковые цветки дихазия не развиваются). Околоцветник простой, невзрачный, долей четыре—семь. Тычинки в мужских цветках свободные, их число вдвое превышает число долей околоцветника. Гинецей в женских цветках синкарпный из трех—шести плодолистиков. Завязь нижняя с двумя семязачатками в каждом гнезде. Развивается лишь один семязачаток одного гнезда. Плод — орех, окруженный у основания особым покровом — плюской, иногда все плоды одной группы погружены в общую плюску.

**Семейство Березовые (*Betulaceae*).** Объединяет 150 видов (шесть родов) листопадных деревьев и кустарников внетропических областей Северного полушария. Растения однодомные. Соцветия раздельнополые, сережчатые или головчатые, состоящие из дихазиев. Цветки мелкие, правильные или неправильные, часто без околоцветника. Мужские цветки, сросшиеся с кроющим листом. Околоцветник из четырех или двух листочков, либо отсутствует. Число тычинок равно числу листочков околоцветника. Женские цветки обычно голые. Пестик из двух плодолистиков. Плоды ореховидные (семянка или крылатка).

**Подкласс Дилленииды.** Один из наиболее крупных подклассов (97 семейств, 30 порядков). Объединяет архаичных представителей, сходных с магнолиидами, и продвинутые специализированные семейства. Жизненные формы разнообразные, цветки очень разных типов, обычно с двойным околоцветником, спиральным, гемициклическим и циклическим.

**Семейство Тыквенные (*Cucurbitaceae*).** Объединяет около 700 видов (90 родов) тропических и субтропических растений, распространенных в Северном и Южном полушариях. Лишь немногие виды заходят в умеренные и холодные области, хотя огурец, тыква, арбузы и др. широко культивируются.

Большинство видов — однолетние травы с лазающими или стелющимися побегами. Листья очередные, простые, без прилистников, с пальчатым жилкованием. Характерны простые или ветвистые усики побегового происхождения. Простой усик — однолистный побег, ветвистый — многолистный. Проводящие пучки биколлатеральные, с внутренней флоэмой.

Цветки в пазушных соцветиях, иногда редуцированных до одного цветка, обычно крупные, однополые (крайне редко обоеполые). Растения обычно однодомные, реже двудомные. Цветки актиноморфные, четырехкруговые (с одним



кругом тычинок), пятичленные (за исключением трехчленного гинецея). Чашечка и венчик вместе с основаниями тычиночных нитей образуют цветочную трубку, приросшую к завязи. Венчик обычно желтый, колокольчатый или колесовидный. Изредка почти свободнолепестный. В тычиночной цветке (пустоцвете) пять тычинок со своеобразно извитыми пыльниками. У большинства видов тычинки сросшиеся, образующие трехбратственный андроцей (одна свободная, четыре сросшиеся попарно), реже однобратственный (у тыквы) или многобратственный. В пестичном цветке пестик с тремя мясистыми рыльцами, нижней завязью. Гинецей паракарпный, но одногнездная завязь вследствие врастания боковых плацент внутрь и их срастания в центре полости становится трехгнездной и почти полностью заполняется многочисленными семязачатками. Плод сочный, ягодовидный с одревесневающим экзокарпием — тыква. Изредка встречается ягода или коробочка.

**Семейство Капустные (*Brassicaceae*), или Крестоцветные (*Cruciferae*).** Крупное семейство, объединяющее 3000 видов (380 родов), распространенных в умеренных и холодных областях Северного полушария. Основная масса видов сосредоточена в Средиземноморье. В нашей флоре 1070 видов (176 родов).

Капустные — преимущественно однолетние и многолетние травы, редко кустарники и кустарнички. Листья очередные, простые, часто перисто- и лировидно-перисторассеченные, без прилистников. Листья и стебель часто опушены одноклеточными (простыми или ветвистыми — двураздельными, звездчатыми), реже многоклеточными железистыми волосками. Характерно наличие серосодержащих горчично-масляных гликозидов и мирозиновых клеток с ферментом, необходимым для их гидролиза.

Цветки актиноморфные, обоеполые, однообразно устроенные, всегда собраны в простые или сложные кисти. Околоцветник двойной. Чашечка состоит из четырех свободных чашелистиков, венчик — из четырех белых, желтых или лиловых свободных лепестков, чередующихся с чашелистиками. Тычинок шесть, из них две короткие во внешнем круге и четыре длинные во внутреннем (андроцей четырехсильный). Нектарники находятся у основания тычинок внешнего круга. Пестик с верхней завязью благодаря ложной перегородке — двугнездный. Капустные — перекрестноопыляемые энтомофильные растения. Многим свойственна протерогиния. Плод — стручок, иногда укороченный (стручочек), раскрывающийся двумя створками, отделяющимися от ложной перегородки снизу вверх. Редко плоды распадающиеся (членистый стручок редьки дикой) или односемянные (орешек у вайды — *Isatis*, свербиги — *Bunais* и др.). Семена обычно без эндосперма.

Многие представители семейства широко культивируются как овощные, масличные и технические растения. Огромное число видов — злостные сорняки (большинство однолетники).

**Семейство Липовые (*Tiliaceae*).** Объединяет около 450 видов (46 родов) растений, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в Южной Америке и Юго-Восточной Азии.

Цветки собраны в щитковидное дихазиальное соцветие с крупным пленчатым почти белым прицветным листом, сохраняющимся при плодах. Нектароносные цветки с приятным запахом, правильные, пятичленные, с двойным околоцветником. Лепестки кремоватобелые. Тычинки многочисленные, в пяти пучках. Пестик с верхней завязью, образован 5 плодолистиками. Плод — односеменной орех.

**Семейство Мальвовые (*Malvaceae*).** Объединяет 1500... 1600 видов (75...85 родов) деревьев и кустарников, преимущественно тропических, и трав внетропического распространения.

Листья очередные, простые, с опадающими прилистниками, обычно пальчато-лопастные или пальчато-раздельные. Цветки в различного рода цимOIDных соцветиях, но чаще одиночные. Цветки крупные, околоцветник двойной. Чашечка из пяти сросшихся чашелистиков с подчашием. Венчик из пяти лепестков, свободных или сросшихся в основании. Наружный круг тычинок редуцирован, тычинки внутреннего круга расщеплены, их нити сращены в трубку. Гинецей синкарпный, пестик из пяти плодолистиков (реже их два-три или много), столбики по числу плодолистиков, сросшиеся лишь в основании. Завязь верхняя. Плод — коробочка или дробная коробочка, распадающаяся на мерикарпии. Семена почти без эндосперма или он небольшой.

**Семейство Коноплевые (*Cannabaceae*)** насчитывает всего два рода — коноплю и хмель. Распространены в умеренной области Северного полушария. Травянистые растения с простыми черешковыми пальчатыми (лопастными, рассеченными) листьями с непадающими прилистниками. Ветроопыляемые цветки мелкие, однополые; растения двудомные. Соцветия цимозные; тычиночные — метельчатые; пестичные — головчатые или шишковидные. Мужские цветки с простым невзрачным околоцветником из пяти свободных листочков; пять тычинок расположены супротивно им. Женские цветки со спайнолистным пленчатым околоцветником, прилегающим к верхней завязи с двумя столбиками. Плод ореховидный, покрытый остающейся чашечкой; семена без эндосперма

**Учебный модуль 3 "Систематика растений"**  
**Модульная единица 7 "Семенные растения"**  
**Учебный элемент 15 "Двудольные растения: Розиды, Ламииды, Астериды"**

**Аннотация.** Розиды, Ламииды, Астериды. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, главнейшие семейства, важнейшие представители, хозяйственное значение.

**Ключевые слова.** Розиды, Ламииды, Астериды. Крыжовниковые. Розовые. Спирейные. Шиповниковые. Яблоневые. Сливовые. Бобовые. Мотыльковые. Рутовые. Цитрусовые. Виноградные. Яснотковые. Губоцветные. Зонтичные. Сельдерейные. Пасленовые. Астровые. Латуковые. Астровидные.

**Вопросы лекции**

15.1. Подкласс Розиды ( <i>Rosidae</i> ) .....	316
15.1.1. Семейство Крыжовниковые ( <i>Grossulariaceae</i> ).....	316
15.1.2. Семейство Розовые ( <i>Rosaceae</i> ).....	316
15.1.2.1. Подсемейство Спирейные ( <i>Spiraeoideae</i> ) .....	317
15.1.2.2. Подсемейство Шиповниковые ( <i>Rosoideae</i> ) .....	317
15.1.2.3. Подсемейство Яблоневые ( <i>Maloideae</i> ).....	318
15.1.2.4. Подсемейство Сливовые ( <i>Prunoideae</i> ).....	319
15.1.3. Семейство Бобовые ( <i>Fabaceae</i> ).....	320
15.1.3.1. Подсемейство Бобовые ( <i>Faboideae</i> ), или Мотыльковые ( <i>Papilionoideae</i> ) .....	320
15.1.4. Семейство Рутовые ( <i>Rutaceae</i> ).....	322
15.1.4.1. Подсемейство Цитрусовые ( <i>Citrusoidae</i> ).....	323
15.1.5. Семейство Виноградные ( <i>Vitaceae</i> ).....	324
15.2. Подкласс Ламииды ( <i>Lamiidae</i> ).....	326
15.2.1. Семейство Пасленовые ( <i>Solanaceae</i> ).....	326
15.3. Подкласс Астериды ( <i>Asteridae</i> ) .....	330
15.3.1. Семейство Астровые ( <i>Asteraceae</i> ), или Сложноцветные ( <i>Compositae</i> ). .....	330
15.3.1.1. Подсемейство Латуковидные ( <i>Lactucoideae</i> ), или Языкоцветные ( <i>Liguliflorae</i> ) .....	332
15.3.1.2. Подсемейство Астровидные ( <i>Asteroideae</i> ), или Трубочкоцветные ( <i>Tubiflorae</i> ).....	333
Вопросы для самоконтроля .....	334
Резюме .....	334

### 15.1. Подкласс Розиды (*Rosidae*)

Все жизненные формы с простыми или сложными листьями с прилистниками или без них. Цветки разнообразно устроенные, циклические, обычно с двойным околоцветником. Плоды очень разные. Семена с эндоспермом или без него. Розиды — крупный подкласс, объединяющий 170 семейств (39 порядков).

**15.1.1. Семейство Крыжовниковые (*Grossulariaceae*)** включает около 150 видов, которые распространены в умеренном и холодном климате Евразии, горах северо-западной Африки и по всей Америке. Кустарники и небольшие деревца с очередными листьями без прилистников. Цветки правильные, собраны в кистевидные соцветия. Характерно разрастание цветоложа.

Смородина (*Ribes*) — род кустарников с пальчато-лопастными листьями. Цветки лиловатые или розоватые, одиночные или собранные в простые кисти. Структура цветка нестабильная  $*Ca_{4...5}Co_{4...5}A_{4...5}G_{(2...4)}$ . Плод — ягода. Широко распространена дикорастущая и культурная черная смородина (*R. nigrum*), в 100 г плодов которой содержится до 400 мг витамина С. Это одно из наиболее ценных витаминных растений нашей флоры. Ягоды смородины содержат значительные количества Сахаров, пектинов и дубильных веществ. Культивируют и другие виды этого рода: Смородину красную (*R. vulgare*; *R. vulgare* × *R. rubescens*). Культура смородины возникла на основе одомашнивания дикорастущих видов, которые и сейчас распространены в лесах Евразии и Америки.

Крыжовник (*Grossularia*) отличается от смородины колючими побегами и опушенными ягодами. Широко распространен в Европе Крыжовник обыкновенный (*G. reclinata*), на основе которого получено большинство выращиваемых сортов.

**15.1.2. Семейство Розовые (*Rosaceae*).** Объединяет 3000...3500 видов (100 родов) деревьев, кустарников и трав. Широко распространены во внетропических и субтропических областях Северного и Южного полушарий. К этому семейству относится большая часть плодово-ягодных растений нашей флоры. Листья очередные, простые или сложные с прилистниками, иногда рано опадающими. Цветки актиноморфные одиночные или собраны в разнообразные соцветия. Чашечка из пяти чашелистиков, свободных или сросшихся в основании, у некоторых с подчашием. Венчик всегда раздельный из пяти, реже из четырех лепестков. Тычинки многочисленные, расположены кругами по пять—десять, нити свободные или сросшиеся с цветочной трубкой. Число плодолистиков от одного до большого числа. Они свободные (апокарпный гинецей) или сросшиеся (синкарпный гинецей). Завязь верхняя или нижняя. Плоды простые (яблоко, костянка) или сборные (сборная листовка, сборный орешек, сборная костянка). Семена без эндосперма или с небольшим остаточным эндоспермом, содержат жирное масло, белок, иногда гликозид амигдалин, дающий при расщеплении синильную кислоту.

Особенность цветка — наличие гипантия в виде блюдца, чаши или бокала. Образуется он из разросшегося цветоложа и цветочной трубки — сросшихся оснований чашелистиков, лепестков, тычинок.

**15.1.2.1. Подсемейство Спирейные (*Spiraeoideae*)** — относятся кустарники и многолетние травы с белыми и розовыми цветками, собранными в соцветия (щитки, зонтики, метелки). Плод — сборная листовка. Основной род — Спирея (*Spiraea*), виды которой широко встречаются в степи и лесостепи и культивируются как декоративные.

**15.1.2.2. Подсемейство Шиповниковые (*Rosoideae*)** — подсемейство объединяет около 800 видов, распространенных в умеренных широтах Северного полушария. Шиповниковые разнообразны по жизненным формам. Прилистники у сложных листьев сохраняются. Развито подчашие. Оно образуется из сросшихся прилистников соседних чашелистиков, поэтому число их равно числу чашелистиков (обычно 5). Прилистники могут оставаться свободными, тогда число листочков подчашия 10. Плоды сборные — орешки, костянки. Различают группы родов с выпуклым и вогнутым гипантием.

*Цветки с вогнутым гипантием.* Роза, шиповник (*Rosa*), — полиморфный род, виды которого широко распространены в подлеске осветленных лесов, поймах, горных долинах и кустарниковых степях Северного полушария.

Это листопадные, редко вечнозеленые кустарники с красными, белыми и желтыми цветками. При созревании плодов бокальчатый гипантий, внутри которого находятся пестики, разрастается, становится сочным и приобретает яркую (от оранжевой до красно- черной) окраску. Гипантий, внешне представляющий целостное образование, состоит в базальной части (от основания и до верхней границы отхождения пестиков) из вогнутого цветоложа, а выше продолжением его служит цветочная трубка. Плод — сборный орешек, окруженный мясистым гипантием (его называют цинародием). У желтых шиповников (в отличие от красных и белых) гипантий темно- бурые, почти деревянистые. Длина зрелого гипантия 1,5...2, иногда 5 см. Многие виды шиповника содержат большое количество (2000...4500 мг%) витамина С в комплексе с витаминами В<sub>2</sub>, Р, К и каротином (провитамин А), а также сахар (до 8 %), пектины, яблочную и лимонную кислоты. Являются очень ценным витаминным сырьем. Их широко используют для приготовления витаминных напитков, настоев, таблеток, пищевых и лекарственных концентратов.

Из плодов шиповника (орешков) получают шиповниковое масло, применяемое при плохом заживлении слизистых оболочек и ожогов кожи.

Роза — одно из наиболее древних декоративных растений. Выведено несколько тысяч сортов декоративных роз. Из лепестков казанлыкской розы (*R. damascena*) получают ценное эфирное розовое масло.

Вогнутым гипантием характеризуются и многие другие широко встречающиеся растения: лабазник (*Filipendula ulmaria*), Кровохлебка (*Sanguisorba*) и др.

*Цветки с выпуклым гипантием.* Малина, ежевика (*Rubus*) — обширный род, насчитывающий несколько сотен разнообразных видов, среди которых

есть и древовидные, и кустарниковые, и травянистые растения. В России произрастает около 45 видов, в том числе ежевика (*R. caesius*), костяника (*R. saxatilis*), морошка (*R. chamaemorus*) и поляника, или княженика (*R. arcticus*). Плоды (сборная костянка) этих растений съедобны.

Малина обыкновенная (*R. idaeus*) широко распространена в лесах европейской части России, Кавказа, Сибири и Средней Азии. Это корнеотпрысковый кустарник с наземными побегами, цветущими и плодоносящими на втором году жизни. Плоды малины красной шапочкой покрывают белое конусообразное цветоложе, содержат значительное количество салициловой кислоты, с чем связано их антисептическое, потогонное и жаропонижающее действие.

Земляника (*Fragaria*) — многолетнее травянистое растение, энергично размножается усами. Плод — сборный орешек, иногда называемый земляничной. Съедобным является сильно разросшееся красное мясистое сладкое цветоложе (тор), на поверхности которого, обычно в углублениях, расположены многочисленные очень мелкие орешки. Специализированный многоорешек называется земляничной или фрагой. Дикорастущая лесная земляника (*F. vesca*) растет среди кустарников и на лугах европейской части России, в Сибири, Средней Азии и на Кавказе. Ее плоды обладают высокими лечебно-диетическими свойствами. Земляника садовая, называемая в быту клубникой, представляет собой гибрид, полученный в Голландии в начале XVIII в. от скрещивания североамериканской Земляники виргинской (*F. virginiana*) и Земляники чилийской (*F. chiloensis*).

Новая крупноплодная земляника (*F. ananassa*) послужила родоначальницей ныне возделываемых сортов. Размножается стелющимися, укореняющимися столонами (усами).

**15.1.2.3. Подсемейство Яблоневые (*Maloideae*).** Деревья и кустарники с очень рано опадающими прилистниками простых или сложных листьев. Гинецей из 5 (1...8) плодолистиков, синкарпный. Завязь нижняя. Столбики свободные почти до основания. Завязь срастается с гипантием, который при образовании плода становится сочным.

Плод — яблоко. Сочная часть плода, характерного для яблони, груши, айвы, хеномелеса, рябины, аронии и ирги, формируется главным образом из тканей цветочной трубки. Лишь небольшая внутренняя часть мякоти состоит из тканей экзо- и мезокарпия. Эндокарпий кожистый, хрящеватый или деревянистый.

*Плоды с хрящеватым эндокарпием.*

Яблоня (*Malus*) — род включает до 50 видов деревьев и кустарников внетропических областей в Северном полушарии. У нас более десяти видов яблони: лесная (*M. silvestris*) в широколиственных лесах европейской части России, восточная (*M. orientalis*) в лиственных лесах Кавказа, Сиверса (*M. siversii*) в горных и пойменных лесах Средней Азии и Казахстана и др. В Средней Азии и на Кавказе яблоневые леса занимают значительные площади и имеют промышленное значение.

Яблоня — одна из древнейших и важнейших плодовых культур умеренных широт. Выведено более 1000 сортов, объединенных под названием Яблоня домашняя (*M. domestica*). Культивируют также и мелкоплодную Яблоню китайку (*M. prinifolia*), родина ее — Северный Китай. Яблоня была введена в культуру в Средиземноморье.

Сейчас яблоня является господствующим плодовым деревом умеренных широт. Плоды содержат воды более 80 %, сахаров 10 %, органические кислоты, пектин, обладают высокими диетическими свойствами.

К яблоне близок род Груша (*Pyrus*). Плоды культурных сортов груши (*P. communis*) уступают плодам яблони по содержанию сахаров, но кажутся более сладкими вследствие низкой кислотности.

Айва продолговатая (*Cydonia oblonga*) — невысокое (3 м) дерево или кустарник с крупными бледно-розовыми одиночными цветками. Южноазиатский вид. Крупные зеленовато-желтые плоды содержат фруктозу (около 6 %) и другие сахара, дубильные вещества, пектин, яблочную и лимонную кислоты. Плоды айвы богаты железом, медью и витамином С.

*Плоды с деревянистым эндокарпием.*

Рябина (*Sorbus*). Насчитывает около 80 видов, из которых 34 встречаются в нашей флоре. Наиболее широко распространена Рябина обыкновенная (*S. aucuparia*) — невысокое (10... 15 м) дерево с непарноперистыми листьями и белыми цветками в крупных щитковидных метелках.

Спелые плоды богаты яблочной и сорбиновой кислотами, содержат сахар (сорбозу), пектин, витамин С до 200 мг% и каротиноиды. Используется в пищевой промышленности для приготовления пастил, желе, настоек при авитаминозе.

Арония черноплодная (*Aronia melanocarpa*), черноплодная рябина, — ценный плодовый и декоративный кустарник с простыми листьями, родом из Северной Америки. Плоды диаметром до 10 мм почти черные с темно-рубиновым сильнокрасящим соком. Поливитаминное сырье, высокоэффективное при лечении гипертонии. Плоды используют также для приготовления джемов, повидла и окраски марочных вин.

В этой группе мушмула (*Mespilus*) и боярышник (*Crataegus*)

**15.1.2.4. Подсемейство Сливовые (*Prunoideae*).** Объединяет деревья и кустарники с простыми цельными листьями с опадающими прилистниками. Цветоложе глубоко вогнутое, бокальчатое. Пестик один, обычно из одного плодолистика. Завязь верхняя. Плод — костянка.

Слива (*Prunus*) — одна из древнейших плодовых культур, дикий предок который неизвестен. Культурные сорта объединяются под названием Слива домашняя (*P. domestica*). Особая группа сортов (*P. d. ssp. domestica*) отличается темноокрашенными крупными плодами, при сушке которых получают чернослив.

Вишня (*Cerasus*) — род насчитывает до 150 видов деревьев и кустарников Старого и Нового Света. Центр видового многообразия — Восточная Азия (в Китае более 70 видов). Наиболее известна Вишня садовая (*C. vulgaris*) —

корнеотпрысковое дерево, цветущее до распускания листьев. Плод — темно-красная костянка с шаровидной косточкой ч

На юге европейской части России встречается дикорастущая и культивируемая черешня (*C. avium*) с плодом от красно- черного до бело- желтого цвета с овальной плоской косточкой. Вишню и черешню культивируют в умеренном поясе многих стран мира.

К подсемейству Сливовые относятся персик (*Persica*), миндаль (*Amygdalus*), черемуха (*Padus*), абрикос (*Armeniaca*) и др.

**15.1.3. Семейство Бобовые (*Fabaceae*).** Одно из крупнейших семейств, включает 18 000 видов (650 родов) деревьев, кустарников, полукустарников и трав — многолетних и однолетних, распространенных на всем земном шаре. Древесные шире представлены в тропической и субтропической флоре, травы — во внетропической. Основным признаком семейства — плод боб.

Листорасположение очередное, листья сложные с прилистниками (перисто-, реже пальчатосложные и трехлисточковые), иногда в результате недоразвития части листочков вторичнопростые. Соцветия моноподиальные — кисть, колос или головка. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные (Мимозовые) и зигоморфные, циклические, большей частью пятичленные с двойным околоцветником. Чашелистиков столько же, сколько лепестков, свободных, а чаще более или менее сросшихся. Тычинок в основном десять, у мимозовых они многочисленны. Гинецей монокарпный, завязь верхняя с двумя (многими) семязачатками. Семена с большим зародышем без эндосперма или с остаточным эндоспермом. Растения вступают в симбиоз с азотфиксирующими клубеньковыми бактериями.

**15.1.3.1. Подсемейство Бобовые (*Faboideae*), или Мотыльковые (*Papilionoideae*)** — среди 12 000 видов бобовых есть деревья, кустарники, полукустарники и травы. Травянистые виды сосредоточены главным образом во внетропических областях. Цветки зигоморфные, пятичленные. Строение цветка отражает приспособление к перекрестному опылению насекомыми. Чашечка сростнолистная, правильная или двугубая. Венчик мотыльковый: задний крупный лепесток — флаг, или парус; боковые — крылья, или весла, прикрывающие два лепестка, сросшихся верхушками в лодочку. У некоторых родов (клевер) все лепестки в основании срастаются в трубочку. Тычинок десять, расположены в два круга. Они или свободные — многобратственный андроцей Софоры (*Sophora*) или Термопсиса (*Thermopsis*), или сросшиеся — однобратственный андроцей Люпина (*Lupinus*), Дрока (*Genista*), Стальника (*Ononis*), Козлятника (*Galega*), Язвенника (*Anthyllis*), или девять тычинок срастаются в трубку, а одна остается свободной (двубратственный андроцей, как у большинства родов). Нектарник расположен у основания пестика. Весла под тяжестью насекомого, привлеченного яркоокрашенным флагом, опускаются, увлекая и сочлененную с ними лодочку. Доступ к нектарнику облегчает щель в тычиночной трубке, прикрытая свободной тычинкой. Брюшко насекомого, покрытое пылью других цветков, касается рыльца пестика, происходит перекрестное опыление. Самоопыление предотвращается протерандрией. Есть среди бобовых



и самоопылители (виды Вик — *Vicia*) и растения с клейстогамными цветками (арахис, стальник), но их очень мало. Пестик из одного плодолистика, завязь верхняя. Формула цветка с двубратственным андроцеом  $\uparrow Ca_{(5)}Co_{1,2,2}A_{(5+4),1}G_1$ . Плод- боб.

Горох посевной (*Pisum sativum*) — однолетнее растение со слабыми лазающими стеблями. Листья с крупными прилистниками, парноперистые, заканчивающиеся ветвистыми усиками. Цветки белые, пазушные, на длинных цветоножках. Характерно самоопыление. Бобы многосемянные. Семена содержат белка 22...34 % и крахмала 20...48 %. Горох — важное пищевое растение, использовалось в пищу уже 5000 лет назад. Помимо гороха европейцами введены в культуру бобы (*Faba vulgaris*), чечевица (*Lens esculenta*) и нут (*Cicer arietinum*).

Фасоль (*Phaseolus*) — около 2000 видов, распространенных преимущественно в тропической Азии и Америке. Около 20 видов культивируются как пищевые, кормовые и декоративные растения. Наиболее широко культивируется Фасоль обыкновенная (*Ph. vulgaris*). Фасоль многоцветковая (*Ph. multiflorus*) родом из Мексики и Гватемалы культивируется в тропиках и субтропиках Нового и Старого Света как пищевое (на семена), овощное (на зеленые бобы), силосное растение и на зеленое удобрение. Из-за ярких красных цветков эту фасоль нередко разводят как декоративную. Из азиатских фасолей наиболее распространены пищевые: мелкосемянный маш (*Ph. aureus*) и Фасоль угловатая, или адзуки (*Ph. angularis*).

Соя (*Glycine*) — известно около 75 видов, большая часть которых обитает в тропической Африке. Культивируемая Соя культурная (*G. max*) — одно из важнейших пищевых растений мирового значения. Родина — Юго-Восточная Азия, где она возделывается с V в. до н. э. Растение широко культивируют в Азии и Америке, у нас — на Дальнем Востоке. Соя — однолетник, тройчатые листья и стебель которого покрыты жесткими волосками. Светло-фиолетовые или белые мелкие цветки расположены в пазухах листьев. Семена содержат белка до 45 %, жирного масла 27 %, крахмала 32 %. В состав белков входят важнейшие для человека аминокислоты. Из семян сои готовят различные блюда, вырабатывают соевое молоко, сыр, муку, суррогат какао и кофе, конфеты и т. д. Соевое масло употребляется как пищевое. Жмых используют на корм скоту и как материал, имитирующий слоновую кость. Ботва идет на силос и сено.

Арахис, или земляной орех (*Arachis hypogaea*), — один из 30 видов южноамериканских трав. Однолетник с парноперистыми листьями и желто-оранжевыми цветками. Верхние цветки бесполое, нижние — клейстогамные (самоопыление происходит без раскрытия цветка), плодущие. После отцветания ножка, на которой сидит завязь (гинофор), удлиняется, изгибается вниз и завязь зарывается в почву, где боб и созревает. Боб арахиса с грубым деревянистым околоплодником, одним—пятью семенами, содержащими жирного масла до 60 %, белка 20...35 %. Арахисовое масло — одно из лучших пищевых растительных масел. Жмых обладает высокой кормовой ценностью, идет для пригото-

ления халвы. Родина арахиса — Южная Америка (Северная Аргентина, Южная Боливия).

Клевер (*Trifolium*) — крупный род, объединяющий 300 видов трав, распространенных на всех континентах, но преимущественно в умеренной и субтропической зонах Северного полушария. У нас 45 видов. Листья тройчатые, иногда пальчатые, с прилистниками, приросшими к черешку. Соцветие — головка. Венчик у основания сростнолепестный. К трубке венчика прирастают двубратственные тычинки. Плод — одно- четырехсемянный боб.

В практике сельского хозяйства широко используется Клевер луговой, или красный (*T. pratense*), с тройчатыми листьями и головками красных цветков. Реже культивируют Клевер гибридный (*T. hybridum*) с розовыми цветками. Ценное пастбищное растение Клевер ползучий, или белый (*T. repens*). Почки на стелющихся укореняющихся стеблях этого растения плотно прилегают к земле, что делает его выносливым к выпасу.

Люцерна (*Medicago*) — представлена в нашей флоре 36 видами (всего в роде 60 видов). Как и клевер, растение характеризуется тройчатыми листьями, но черешок центрального листочка, как правило, длиннее боковых. Цветки обычного строения собраны в густые, часто головчатые кисти. Бобы закручены или согнуты. Основные хозяйственно ценные виды: Люцерна посевная (*M. sativa*) и Люцерна серповидная (*M. falcata*) — цветки у люцерны посевной синие, у серповидной — желтые.

Люцерну культивируют в основном южнее нечерноземной полосы. Очень ценное кормовое растение. На поливных землях дает до семи укосов зеленой массы за сезон.

Среди бобовых много и других кормовых растений: вика, или горошек (*Vicia*), яровая Вика посевная (*V. sativa*) и озимая Вика мохнатая (*V. villosa*), Эспарцет (*Onobrichys*), Донник (*Melilotus*), Чина (*Lathyrus*).

Люпин (*Lupinus*) — более 200 видов однолетних и многолетних трав с пальчатосложными листьями. Цветки белые, желтые, синие, в кистях. Андроецей однобратственный —  $A_{(5+5)}$ . Люпины используют для сидерации полей (запахивают в почву зеленые растения во время цветения).

Среди бобовых много лекарственных растений: Солодка (*Glycyrrhiza*), Термопсис (*Thermopsis*), Стальник (*Ononis*), Софора (*Sophora*).

В качестве декоративных среди бобовых ценятся душистый горошек (*Lathyrus odoratus*) средиземноморского происхождения, белая акация (*Robinia pseudoacacia*) североамериканского происхождения и глициния (*Wistaria sinensis*) — восточнокитайская деревянистая лиана.

Ценной древесиной обладает сандаловое красное дерево (виды рода *Pterocarpus*) азиатского происхождения, а также африканское черное дерево (*Dahlbergia*).

**15.1.4. Семейство Рутовые (*Rutaceae*).** Более 1500 видов (150 родов) преимущественно вечнозеленых деревьев и кустарников, а также трав, распространены главным образом в тропиках и субтропиках всех континентов. Наибольшее видовое разнообразие в Австралии и Южной Америке. В нашей

флоре 45 видов (семь родов). Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья сложные, реже простые или вторичнопростые. Прилистников нет. Листья с многочисленными вместилищами эфирных масел, заметными как просвечивающие точки. Цветки актиноморфные, реже зигоморфные. Околоцветник двойной, четырех- пятичленный. Чашелистики и лепестки, свободные или в той или иной степени сросшиеся. Андроцей разнообразен. Число тычинок чаще всего вдвое превышает число лепестков. Цветоложе, разрастаясь, образует между тычинками и пестиком нектароносный диск. Гинецей синкарпный из четырех- пяти, реже из многих или одного—трех срастающихся (иногда не полностью) плодолистиков. Завязь верхняя, многогнездная. Плоды разнообразные: коробочка, гесперидий у цитрусов, костянка у бархата. Семена со скудным эндоспермом или без него.

Название семейства дано по имени травянистого многолетника — руты. Рута пахучая (*Ruta graveolens*) в диком виде встречается в Крыму и культивируется на Украине как эфиромасличное и лекарственное растение.

Из других растений семейства можно назвать дальневосточный Бархат амурский, или амурское пробковое дерево (*Phellodendron amurense*), которое дает ценную древесину и пробку невысокого качества.

**15.1.4.1. Подсемейство Цитрусовые (*Citrusoidae*).** К нему относится целый ряд ценнейших плодовых со своеобразным плодом — *гесперидием*.

Цитрусовые занимают первое место среди плодовых растений земного шара (второе место принадлежит бананам).

Цитрус (*Citrus*) — около 30 видов вечнозеленых деревьев, реже кустарников, распространенных от Гималаев и Северного Китая до Австралии и Новой Каледонии. Наиболее важный в хозяйственном отношении род, возделывается на огромных площадях. В районах субтропиков на Кавказе и в Средней Азии в открытом грунте культивируется восемь видов, представленных многими сортами и формами. Центр древней культуры — Южная и Юго- Восточная Азия. Наиболее ценные высококультурные виды имеют сложную гибридную природу и в диком состоянии неизвестны. Исходно тройчатые листья цитрусов благодаря редукции боковых листочков превращены во вторичнопростые. Пластинка (средний листочек сложного листа) соединена с черешком через сочленение. Все виды цитрусовых имеют одинаковые пазушные колючки побегового происхождения. Цветки белые душистые, расположены по одному в пазухах листьев. Тычинок у большинства видов десять, у апельсина они многочисленные, расположенные пучками. Формула цветка  $*C_{4...5}C_{0...5}A_{10...∞}G_{(5...∞)}$  Из многогнездной завязи развивается ягодообразный плод — гесперидий (померанец). При формировании плода гнезда завязи заполняются соковыми мешочками — выростами внутренней эпидермы эндокарпия. Они- то и составляют сочную мякоть, в которой находятся семена. Получены партенокарпические бессемянные сорта цитрусовых.

Плоды цитрусовых отличаются высокими вкусовыми и диетическими качествами, богаты сахарами, лимонной кислотой, витаминами С, В, Р, каротином, пектином и др. Используются в свежем виде, а также для изготовления со-

ков и цукатов. Из листьев, лепестков и плодов получают масла для кондитерской промышленности и парфюмерии. Из экзокарпия лимона получают цитраль, обладающий гипотензивным действием, и цитрин (витамин Р). Основные культивируемые виды: апельсин (*C. sinensis*), лимон (*C. limon*), плоды которого очень богаты витамином С, мандарин (*C. unshiu*), грейпфрут (*C. paradisi*) с кисло-сладким очень сочным плодом, обладающим диетическими свойствами.

**15.1.5. Семейство Виноградные (*Vitaceae*).** Объединяет 700 видов (12 родов) тропиков и субтропиков. Сравнительно немного видов в умеренных областях. В большинстве это лазающие кустарники и древесные лианы с развитыми усиками, которые либо обвиваются вокруг опоры, либо прикрепляются к ней с помощью подушечек. Усики побегового происхождения. Листорасположение очередное, листья простые, обычно пальчатолопастные, реже пальчато-сложные, с опадающими прилистниками. Мелкие зеленоватые цветки в дихазисных метельчатых соцветиях. Цветки одно-двуполые. Чашечка слабо развита в виде зубчиков или колечка вокруг венчика. Тычинки прикреплены к основанию нектарного диска, приросшего к завязи. Завязь верхняя, чаще двугнездная. Плод — ягода. Семена с маленьким зародышем, окруженным обильным роговидным эндоспермом

Виноград (*Vitis*) — около 70 видов, распространенных в умеренной и субтропической зонах Северного полушария. Важнейший из них — Виноград культурный (*V. vinifera*). В диком виде не найден, в культуре известен более 7000 лет. Происхождение его связано с европейским Виноградом лесным (*V. silvestris*). Сейчас это одна из важнейших сельскохозяйственных культур мира, возделывается на всех континентах. Известно более 5000 сортов.

Виноград культурный — древесная листопадная лиана с мощной корневой системой. Побеги — сложные симподии: верхняя часть побега превращена в усик или соцветие, главная ось нарастает за счет пазушной почки. Усики, как и соцветия, располагаются супротивно листу, в пазухе которого формируются две почки, одна из которых развивается в побег продолжения, вторая — в боковой побег.

Цветки обычно обоеполые, реже функционально женские, невзрачные, зеленоватые, с сильным ароматом. Формула цветка  $*C_5C_5A_5G_{(2)}$  Чашечка слабо развита. Венчик опадает при раскрытии цветка в виде колпачка, так как лепестки под давлением растущих тычинок легко отрываются от цветоложа. В верхней части лепестки очень прочно скреплены между собой сосочковидными выростами, которые сплетаются в плотную ложную паренхиму. Опыление разнообразное: анемофилия, энтомофилия, самоопыление и даже клейстогамия. У ряда бессемянных сортов (кишмиш, коринка) плоды образуются апомиктически.

Плоды, развившиеся из цветков одного соцветия, образуют гроздь. Форма, размеры, окраска ягод винограда очень разнообразны. Число семян 1...4, отдельные сорта бессемянные. Ягоды содержат сахаров до 25 %, используются в свежем и сухом виде (изюм) и в виноделии.

Кроме сортов *V. vinifera* выращивают Виноград изабелла (*V. labrusca*) с характерным мускусным запахом, родом из Северной Америки. Он устойчив против филлоксеры.

В ущельях Тянь-Шаня, Памира и на Кавказе встречается одичалый виноград лесной, на Дальнем Востоке — Виноград амурский (*V. amurensis*).

Для вертикального озеленения нередко выращивают девичий виноград (*Parthenocissus*). Это североамериканская лиана с крупными пальчато- рассеченными листьями и черными ягодами достигает 20 м длины и более.

**15.1.6. Семейство Сельдерейные (*Apiaceae*), или Зонтичные (*Umbelliferae*).** Общее число видов 3000...3500 (300 родов), из них около 700 (135 родов) в нашей флоре. Сельдерейные распространены на всем земном шаре, но преимущественно во внутропических областях Северного полушария. Преобладают многолетние травы, иногда высотой до 3 м (виды Дудника — *Angelica*, Борщевика — *Heracleum*, Ферулы — *Ferula* и др.), изредка однолетники, кустарники или подушки. Стебли с хорошо выраженными узлами и полыми междоузлиями (дудчатые). Часто в стеблях находятся секреторные каналы с эфирными маслами и смолами. Листья простые очередные, со вздутыми влагалищами, однократно- или многократноперисторассеченные.

Мелкие цветки образуют соцветие — сложный зонтик, редко простой зонтик или головку. Кроющие листья, собранные у основания лучей соцветия, образуют обертку (у лучей первого порядка) и оберточку (у лучей второго порядка). Цветки в основном пяти- членные, актиноморфные (на периферии соцветия слегка зигоморфные). Чашечка редуцирована и представлена пятью зубцами или пленчатой закраиной. Лепестки свободные, с небольшим ноготком и загнутой внутрь верхушкой, белые, зеленовато- желтоватые. Тычинок пять, чередующихся с лепестками. Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков. Пестик с нижней двугнездной завязью. В каждом гнезде по одному семязачатку. Столбик в основании сильно расширен и образует вместе с редуцированным кругом тычинок дисковидный нектарник на верхушке завязи. Формула цветка  $*Ca_5Co_5A_5G_{(2)}$ . Опыление — с помощью короткохоботных насекомых — жуков и мух. Цветки обычно протерандричные. Плод — двусемянка, или вислоплодник, распадающийся на два мерикарпия, продолжающих висеть на двураздельном карпофоре. На поверхности каждой семянки пять продольных ребрышек, которым соответствуют пять проводящих пучков в околоплоднике. Между ребрышками — бороздки, под которыми проходят масляные ходы. Семена с мощным эндоспермом, форма которого имеет систематическое значение.

Многие виды сельдерейных благодаря характерному внешнему виду — ландшафтные растения: борщевики и дудники на лугах, Сныть (*Aegopodium*) в дубравах, Порезник (*Libanotis*) и Горичник (*Peucedanum*) в степи, ферула в пустыне. Большинство видов плохо поедается или совсем не поедается скотом.

Наиболее ядовитыми представителями семейства в нашей флоре являются Болиголов крапчатый (*Conium maculatum*), Собачья петрушка (*Aethusa cynapium*) и Вех ядовитый (*Cicuta virosa*). Они содержат ядовитые алкалоиды,

парализующие центральную нервную систему, и вызывают смертельные отравления.

Вех ядовитый, или цикута. Единственный вид рода в нашей флоре, растет по сырым лугам, берегам рек. Это травянистый многолетник с толстым коротким вертикальным корневищем с поперечными полыми камерами. Стебель голый, высотой 60... 120 см. Листья перисторассеченные. Зонтики без обертки или она из одного-двух листочков; зонтики с оберточками. Цветки белые, чашечка с пятью зубцами. Плоды шаровидные, сжатые с боков. Корневище, все растение и даже полученное из них сено очень ядовиты.

Однако среди сельдерейных много издавна используемых овощных, пряноароматических и лекарственных растений.

Морковь посевная (*Daucus sativus*) — двулетнее растение (один из 60 видов рода), наиболее важное из пищевых сельдерейных. В первый год жизни образует розетку листьев и корнеплод. На второй год развивается прямостоячий стебель, несущий многолучевой сложный зонтик с хорошо развитыми обертками и оберточками. Морковь — одна из важнейших овощных культур. Корнеплод отличается высокой (до 15 %) сахаристостью. По содержанию каротина (провитамина А) превосходит все овощи, за исключением сладкого перца (18...20 г сырой моркови соответствуют суточной потребности взрослого человека в витамине А). Дикорастущая Морковь дикая (*Daucus carota*) встречается в Европе, Азии, Северной Африке. Родина культурных желтых и белых сортов — горы Афганистана, оранжевых — Средиземноморье.

Корнеплоды Сельдерея пахучего (*Apium graveolens*), Пастернака посевного (*Pastinaca sativa*), Петрушки посевной (*Petroselinum sativum*) употребляют как овощи. Листья этих растений, а также Укроп пахучий (*Anethum graveolens*), Кориандр посевной, или киндзу (*Coriandrum sativum*), Тмин обыкновенный (*Carum carvi*), анис (*Pimpinella anisum*) используют как пряноароматические приправы.

## 15.2. Подкласс Ламииды (*Lamiidae*)

Высокоспециализированные деревья, кустарники, полукустарники и травы с простыми, чаще супротивными листьями без прилистников. Цветки со сrostнолепестным венчиком, пестик из двух плодолистиков с верхней завязью. Эволюция цветка шла по пути приспособления к насекомопопылению, превращению актиноморфных цветков в резко зигоморфные (двугубые). Ламииды — крупнейший по числу видов подкласс, объединяющий 52 семейства (11 порядков). Ламииды в своем происхождении связаны с архаичными розидами.

**15.2.1. Семейство Пасленовые (*Solanaceae*).** Объединяет 2900 видов (90 родов) преимущественно травянистых растений. Семейство имеет почти космополитное распространение. Наибольшее видовое разнообразие — в тропической Южной Америке, где встречаются и невысокие деревца. В нашей флоре 45 дикорастущих видов (14 родов) и 21 культивируемый. Среди них есть лазаю-

щие полукустарники — Паслен сладко- горький (*Solanum dulcamara*) и кустарники — дереза (*Licium*). Листья очередные, иногда вследствие фасциации Фасциация — деформация побегов растений. Возникает вследствие срастания друг с другом стеблей, конусов нарастания, разрастания одной точки роста. Фасциацию цветков, соцветий, плодов и др. используют в селекции растений.) почти супротивные, без прилистников, простые, с цельной или рассеченной пластинкой. В стеблях обычна внутренняя флоэма.

Цветки собраны в завитки или одиночные, внешне правильные, но нередко (вследствие косого положения завязи) слегка зигоморфные. Околоцветник двойной. Чашечка сростнолистная. Венчик сростнолепестный с колесовидным, воронковидным или звездчатым отгибом. Тычинки, чередующиеся с зубцами венчика, прирастают к его трубке. Пестик, как правило, из двух плодолистиков. Гинецей синкарпный, двугнездная верхняя завязь обычно с массивными плацентами, несущими многочисленные семязачатки (\*Ca<sub>(5)</sub>Co<sub>(5)</sub>A<sub>5</sub>G<sub>(2)</sub>).

Часто, особенно у культурных форм (томатов, перцев), встречается и фасциированная многогнездная завязь. Она формируется в результате срастания зачатков нескольких цветков на ранних стадиях их развития. При этом в образовании пестика принимает участие большое (4... 12) число плодолистиков. Многогнездность сопровождается разрастанием сочной части околоплодника и плацент, увеличением размеров плода. Плод — ягода или коробочка. Семена с изогнутым зародышем (редко прямым), с эндоспермом. Характерно содержание алкалоидов, в том числе сильно ядовитых.

Среди пасленовых много хозяйственно ценных (пищевых, кормовых, лекарственных, технических) растений, культивируемых по всему земному шару. Некоторые виды (Петуния — *Petunia*, Табак душистый — *Nicotiana affinis*) используют как декоративные.

Плод — ягода. Паслен (*Solanum*) — наиболее крупный род, включает 1500 видов. Самое большое значение имеет картофель (*S. tuberosum*) — сборный вид, объединяющий около 150 видов секции *Tuberarium*, для которых характерно образование столонов с клубнями. Картофель—травянистый многолетник высотой 60... 100 см. Стебли жесткоопушенные с простыми прерывисто- перистыми опушенными листьями. Цветки от белых до фиолетовых, в раздвоенных завитках. Венчик колесовидный. Тычинки с короткими нитями, пыльники крупные, сложены конусом вокруг столбика. Пыльники вскрываются двумя дырочками. Растение — самоопылитель. Плод — зеленая ягода. На удлиненных подземных побегах (столонах) развиваются клубни. Все растение, особенно плоды, в небольшом количестве содержит ядовитый гликоалкалоид — соланин, который исчезает при варке клубней.

Клубни содержат 12...25 % крахмала. Картофель — важнейшее пищевое, кормовое и техническое растение, занимает первое место среди крахмалоносных растений мира. Клубни картофеля — второй хлеб и основное сырье для получения спирта. Известно около 2000 сортов — пищевых, кормовых и технических. Родина картофеля — Южная Америка (Чилийские Анды и Перу, где

его разводили индейцы). В Европе выращивается с 1565 г.; в Россию завезен в 1700 г. Широко возделывается с середины XIX в.

В южных районах европейской части России, на Украине, в Средней Азии, Крыму и на Кавказе культивируется вывезенный из Индии баклажан (*S. melongena*). Плод — крупная (длиной до 40 см) съедобная темно-лиловая ягода. Используют физиологически незрелые плоды (в фазе технической зрелости), собираемые через 20...40 дней после цветения, когда содержание сахаров, витаминов С и группы В, каротина, солей калия и меди достигает максимума. Плоды применяют в лечебном питании.

Томат, или Помидор съедобный (*Lycopersicon esculentum*), — наиболее важный вид южноамериканского рода (всего семь видов). Опушенный многолетник с желтыми цветками и многогнездным (даже 18-гнездным) красным или желтым плодом широко культивируется как ценное овощное растение. Плоды содержат сахара, органические кислоты, большое количество калия, каротина (до 2 мг%), витаминов Р, С и группы В, приближаясь по содержанию аскорбиновой кислоты к лимону.

Перец однолетний, или красный (*Capsicum annuum*), — один из нескольких десятков видов центральноамериканских полукустарников и трав. На родине это полукустарник, у нас в южных районах культивируется как однолетник. Выведено множество разнообразных острых и салатных сортов. Плоды (прямостоячие голые суховатые ягоды) отличаются высоким (100...140 мг%, как у черной смородины) содержанием витамина С и каротина (14 мг% — близко к моркови).

Острожгучие сорта, содержащие около 0,2 % алкалоида капсаицина, используют в качестве приправы и в медицине (перцовые мази, пластыри и др.).

Белладонна, или красавка (*Atropa belladonna*), — высокая многолетняя, очень ядовитая трава с фиолетово-коричневыми цветками в пазухах верхних листьев и ядовитыми черными ягодами. Дико произрастает в лесах Крыма, на Кавказе и в Карпатах, культивируется на Украине. Важное лекарственное растение. Белладонну используют для получения алкалоидов атропина, гиасциамина, скополамина, а также для приготовления лекарственных препаратов (атропин, астматол, бесалол, беллоид и др.).

Плод — коробочка. Табак (*Nicotiana*) — преимущественно американский род, включающий около 70 видов трав. Американские индейцы очень давно узнали наркотическое действие табака и начали его культивировать, о чем свидетельствуют найденные в погребениях ацтеков и майя трубки для курения. Практическое значение имеют Табак настоящий (*N. tabacum*) и махорка (*N. rustled*). Все части растений содержат ядовитый алкалоид — никотин. Культивируется на всех континентах.

Белена черная (*Hyosciamus niger*) и Дурман обыкновенный (*Datura stramonium*) — сорно-мусорные растения, содержат те же алкалоиды, что и белладонна.

**15.2.2. Семейство Яснотковые (*Lamiaceae*), или Губоцветные (*Labiatae*).** Обширное семейство, объединяющее около 3500 видов (200 родов)



полукустарников, трав, редко кустарников. Представители этого семейства встречаются повсеместно (кроме Антарктиды). Наибольшее видовое разнообразие в Средиземноморье, Передней и Средней Азии. Виды семейства четко выделяются рядом признаков: четырехгранными стеблями, накрест супротивными простыми без прилистников листьями, двугубыми цветками. Стебель и листья покрыты железистыми волосками или эпидермальными железистыми чешуйками, выделяющими эфирные масла. Цветки—в ложных мутовках, образованных дихазиями, иногда собранных в колосовидные или метельчатые соцветия. Цветки обоеполые, неправильные, со сростной пятилистной (почти правильной или двугубой) чашечкой, двугубым венчиком (верхняя губа из двух, нижняя из трех лепестков), четырьмя двусильными тычинками (у некоторых родов две тычинки) и пестиком с верхней завязью. Формула цветка  $\uparrow \text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(2,3)}\text{A}_{4\dots 2}\text{G}_{(2)}$ . Пестик образован двумя плодолистиками, гинецей синкарпный. Завязь, первоначально двугнездная, делится далее двумя ложными перегородками на четыре гнезда с одной семязпочкой в каждом. Завязь окружена нектарником. Плод — ценобий (четыреорешек), распадается на четыре зрема (орешка).

Экономическое значение яснотковых основано на богатстве их эфирными маслами. В парфюмерии используют такие южно- европейские, культивируемые у нас растения, как розмарин (*Rosmarinus officinalis*), лаванда (*Lavandula vera*, *L. spied*), Шалфей мускатный (*Salvia sclared*). В пищевой промышленности в качестве пряных растений используют майоран (*Majorana hortensis*), чабер (*Satureja hortensis*), базилик (*Ocimum basilicum*), иссоп (*Hyssopus officinalis*), мелиссу (*Melissa officinalis*) и др. Среди многочисленных лекарственных растений Душица обыкновенная (*Orygantum vulgare*), Тимьян ползучий, или чабрец (*Thymus serpyllum*), Яснотка белая, или глухая крапива (*Lamium album*), и др. Наиболее широко используют мяту, шалфей и пустырник (*Leonurus*).

Мята (*Mentha*) — в роде 30 видов, у нас представлено 22. Корневищные многолетники с почти правильными розоватыми цветками содержат специфические эфирные масла. В промышленности используют Мяту перечную (*M. piperita*), Мятую курчавую (*M. crispa*) и Мятую полевую (*M. arvensis*). У нас в основном возделывают Мятую перечную. Как дикорастущее растение Мята перечная не встречается. Предполагают, что это гибрид мяты водяной и колосистой (*M. aquatica* х *M. spicata*), выведенный в Англии. Мята перечная почти не образует семян и размножается отрезками корневищ и отводками. Это важное лекарственное и эфиромасличное растение. Надземная часть, убранная в начале цветения, содержит 2...6 % эфирного мятного масла, на 40...80 % состоящего из ментола. Ментол и препараты на его основе (валидол и др.) — быстродействующее сердечное средство.

Шалфей (*Salvia*) — род включает более 500 видов, у нас представлено 75. Полукустарники или травянистые многолетники с двугубыми цветками, с двумя тычинками. Шалфей лекарственный (*S. officinalis*) — полукустарник высотой 50...80 см с сине- фиолетовыми цветками — важное лекарственное растение. Шалфей мускатный (*S. sclarea*) — травянистый многолетник высотой 80... 120

см. Розовато- сиреневые крупные цветки в ложных мутовках в пазухах розоватых прицветных листьев образуют ветвистые метельчатые соцветия. Широко культивируется. Из соцветий получают эфирное масло, которое используют как ароматизатор лекарств и фиксатор запахов в парфюмерной промышленности.

Широко распространены сорняки: пикульники (*Galeopsis*), яснотки и др.

### 15.3. Подкласс Астериды (*Asteridae*)

Один из самых крупных подклассов двудольных. Преимущественно травы, реже полукустарники. Характерно наличие запасного углевода — инулина. У большинства представителей имеются млечники. Цветки правильные и неправильные со сростнолепестным венчиком и нижней завязью.

**15.3.1. Семейство Астровые (*Asteraceae*), или Сложноцветные (*Compositae*).** Огромное семейство, насчитывающее 20 000...25 000 видов (1250...1300 родов), т. е. примерно десятую часть всех цветковых растений. Астровые — вершина энтомофильной линии эволюции двудольных. Распространены по всему земному шару, но преимущественно в умеренной зоне. Астровые отличаются высокой экологической пластичностью. Преобладающие жизненные формы — травы (однолетние и многолетние) и полукустарники, но есть и кустарники, суккуленты, лианы и невысокие деревья (виды рода крестовник — *Senecio* в Южной Америке и Южной Африке). Листорасположение очередное, реже супротивное или мутовчатое. Листья простые без прилистников. Во флоэме вегетативных органов встречаются членистые млечники или млечные клетки и (или) развитые системы схизогенных секреторных каналов с млечным соком, каучуком, маслами, смолами, алкалоидами. У растений подсемейства *Asteroideae* млечники отсутствуют. В качестве запасного вещества откладывается инулин. Крахмал и танины отсутствуют.

Характернейший признак семейства — простые соцветия в виде корзинок, напоминающие цветок (отсюда старое название семейства — Сложноцветные). Корзинки могут быть собраны в сложные соцветия — щиток или метелку. Корзинка представляет собой очень сложный и совершенный тип соцветия. Каждая корзинка снаружи имеет одно- или многорядную обертку, напоминающую чашечку. Обертка образована видоизмененными верхушечными листьями. Ось соцветия уплощена и расширена так, что образует плоское вогнутое или выпуклое, гладкое или ямчатое ложе корзинки, часто неточно называемое цветоложем. Ложе может быть голым или с пленками, щетинками или волосками, которые представляют собой видоизмененные прицветные листья. Число цветков в корзинке варьирует от сотен и даже тысяч (подсолнечник) до нескольких штук.

Цветки астровых обычно насекомоопыляемые, реже ветроопыляемые (полынь). Околоцветник двойной, но типичной чашечки нет. Трубка чашечки вместе с основанием трубки венчика полностью приросла к завязи, а ее свободные лопасти обычно сильно видоизменены. У немногих видов на вершине завязи находятся пять пленчатых выростов, зубчиков или чешуек, соответствующ-

щих чашелистикам. У большинства они превращены в хохолок, или паппус, который часто сильно редуцирован или отсутствует. Волоски разрастаются при плодах в летучку. Венчик сростнолепестный четырех основных типов: трубчатый (правильный), полностью сростнолепестный, на верхушке с пятью лопастями или пятью зубцами; язычковый (неправильный), вначале развивается как трубчатый, во время цветения верхняя часть разделяется продольно и превращается в язычковый (с короткой трубкой и отгибом в виде язычка с пятью зубцами); двугубый (перед цветением трубчатый, во время цветения разделяется наверху продольно по двум противоположным линиям между тремя внешними и двумя внутренними лепестками, образуя двугубый отгиб) и ложноязычковый с короткой трубкой и язычковым отгибом с тремя зубцами, соответствующими внешней губе. У васильков (*Centaurea*) венчики краевых бесплодных цветков неправильные воронковидные.

Исходным примитивным типом венчика является актиноморфный трубчатый. Тычинок пять, чередующихся с лепестками, приросших нитями к трубке венчика. Пыльники спаяны в трубку, внутрь которой они вскрываются продольной щелью. Пестик из двух плодолистиков, гинецей паракарпный. Завязь нижняя одногнездная с одним семязачатком. Столбик пестика с нектарным диском у основания, заканчивается двухлопастным рыльцем, проходит через пыльниковую трубку. Во время продвижения столбика рыльца сложены и самоопыления не происходит. Под рыльцем столбик часто несет кольцо так называемых выметывающих волосков. Цветки протерандричные. В момент вскрывания пыльников верхушка столбика едва достигает основания пыльниковой трубки и высыпаящаяся пыльца заполняет ее. Затем столбик начинает удлиняться и выталкивает пыльцу из пыльниковой трубки, выметая ее волосками под плотно сомкнутыми лопастями рыльца. Позднее, когда основная масса пыльцы будет унесена насекомыми, лопасти рыльца расходятся, обнажая воспринимающую поверхность, готовую к опылению. В конце цветения они кольцевидно изгибаются вниз и касаются волосков столбика, где еще остаются единичные пылинки. Если перекрестное опыление еще не произошло, происходит самоопыление. Некоторые сложноцветные — апомикты, т. е. плоды у них образуются без опыления и оплодотворения. Типичные апомикты — одуванчик, ястребинка.

Разнообразие строения и окраски корзинок, в которых компактно собрано множество цветков, обеспечивает привлечение насекомых-опылителей. Корзинка представляет собой высокоорганизованное соцветие. Цветки распускаются от периферии к центру (моноподиальное соцветие, где верхний цветок открывается последним). Благодаря листочкам обертки корзинка закрыта до распускания цветков и после цветения, до созревания плодов, может открываться и закрываться в зависимости от времени суток и погоды.

В одной корзинке могут быть собраны цветки только обоеполые язычковые (одуванчик); центральные — обоеполые трубчатые, а краевые — женские ложноязычковые (нивяник); центральные — трубчатые и краевые бесплодные воронковидные (василёк); могут быть корзинки и с иными сочетаниями цветков.

Плод — семянка. Семена с прямым маслянистым зародышем, практически без эндосперма (сохраняется лишь очень тонкий остаточный слой).

Плоды часто снабжены летучкой- хохолком. Такие плоды разносятся ветром. Цепкие семянки череды (*Bidens*) снабжены крючковатыми щетинками и легко цепляются за шерсть животных или одежду человека. У лопуха, дурнишника и других сорняков цепкие крючки имеют листочки обертки, что также обеспечивает успешное распространение плодов.

Астровые — одно из наиболее совершенных морфологически и биологически семейств покрытосеменных, о чем свидетельствует весь комплекс признаков: травянистая жизненная форма, биология цветения, совершенное соцветие, цветки со спайнолепестным, часто зигоморфным венчиком, ценокарпным гинецеем, нижней завязью, односемянной плод, семя без эндосперма и перисперма. Астровые относительно молоды: палеоботанические остатки известны лишь с середины или конца третичного периода.

К семейству Астровые относится ряд хозяйственноценных растений: пищевые и кормовые (Подсолнечник однолетний - *Helianthus annuus* и Подсолнечник клубненосный, или Топинамбур - *Helianthus tuberosus*, , салат- латук — *Lactuca sativa* и салат- эндивий, цикорий, артишок — *Cynara scolymus*), лекарственные, технические, красильные и декоративные (георгины — *Dahlia*, садовые астры — *Callistephus sinensis*, хризантемы — *Chrysanthemum*, циннии — *Zinnia*, бархатцы — *Tagetes*, гербера — *Gerbera*, Рудбекия рассеченная — *Rudbeckia laciniata*).

Некоторые виды — злостные, трудноискореняемые сорняки (бодяк полевой, осот полевой, горчак ползучий, мелколепестники, чертополохи, василек синий и др.).

Семейство делится на два подсемейства: Латуковидные и Астровидные.

**15.3.1.1. Подсемейство Латуковидные (*Lactucoideae*), или Языкоцветные (*Liguliflorae*)** — цветки только язычковые. Развиты членистые млечники.

Цикорий (*Cichorium*) — род насчитывает восемь видов. У нас широко распространен Цикорий обыкновенный (*C. intybus*) — многолетник с побегами высотой 70... 100 см с сидячими корзинками голубых язычковых цветков. Ареал охватывает умеренную зону Европы, Азии и Северной Африки. В культуру введен в Европе не более 500 лет тому назад как дешевый суррогат кофе. Возделывается как двулетнее растение. Корнеплоды, содержащие горечь и инулин, выкапывают в конце первого года жизни, дробят, сушат, поджаривают и размалывают. Полученный порошок используют как примесь к кофе или его заменитель. Инулин при обжаривании разлагается с образованием оксиметилфурфурола, аромат которого напоминает запах кофе. Корнеплоды идут на корм скоту и как сырье для получения инулина и фруктанов. Фруктаны способствуют развитию бифидобактерий в кишечнике, особенно при дисбактериозе после применения антибиотиков.

В качестве салатного растения часто культивируют другой вид цикория — эндивий (*C. endivia*).

Осот (*Sonchus*) — род объединяет 45 видов трав, реже полукустарников Северного полушария, у нас шесть видов. Осот полевой, или желтый (*S. arvensis*), — злостный полевой сорняк, многолетник высотой до 1,5 м с белым млечным соком, опушенный жестковатыми волосками. Крупные (до 2,5 см) корзинки ярко-желтых цветков собраны в редкую щитковидную метелку. Цветки с белым хохолком из шелковистых простых волосков. Одно растение может дать 10 000...15 000 плодов.

К подсемейству относятся такие обычные у нас роды, как Одуванчик (*Taraxacum*), Ястребинка (*Hieracium*), Скерда (*Crepis*), Козлобородник (*Tragopogon*) и др.

**15.3.1.2. Подсемейство Астровидные (*Asteroideae*), или Трубноцветные (*Tubiflorae*).** Цветки все или только срединные трубчатые, краевые ложноязычковые или воронковидные. Млечников нет, имеются вместилища с маслами, смолами и бальзамами.

Подсолнечник (*Helianthus*) — из 60 видов рода широко культивируют два. Подсолнечник однолетний (*H. annuus*) — масличная культура мирового значения. Основные производители: Россия, Украина, Балканские страны и Аргентина. Высота до 2 м. Стебель несет одиночные крупные (диаметром до 40 см) корзинки с желтыми трубчатыми и ложноязычковыми цветками. Корзинки вследствие нутационного движения верхушки стебля поворачиваются в течение дня по направлению к солнцу (отсюда и название — "подсолнечник"). Цветки находятся на ложе корзинки в пазухах видоизмененных пленчатых прицветников. На верхушке завязи — редуцированная до двух пленок чашечка. В одной корзинке может быть около 1000 цветков, дающих крупные (0,5...2,5 см) семянки. Семена подсолнечника содержат до 50 % ценного пищевого масла. Жмых идет для производства халвы и на корм скоту. Подсолнечник используют также как силосное растение.

Топинамбур, или земляная груша (*H. tuberosus*), — многолетник с подземными клубнями побегового происхождения, содержащими до 15 % инулина. Культивируется как кормовое и пищевое растение, ценное для больных диабетом. Клубни могут зимовать в грунте. Топинамбур дико произрастает в Северной Америке, где его и ввели в культуру индейцы.

Среди лекарственных растений: желчегонный Цмин песчаный, или бессмертник (*Helichrysum arenarium*), с многочисленными мелкими корзинками с лимонно-желтыми сухими листочками обертки и желтыми цветками; Ромашка аптечная (*Matricaria chamomilla*) с полым выпуклым ложом корзинки — широко известное потогонное, мягчительное, болеутоляющее; Тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), мелкие корзинки, верхние части стеблей и листья которого являются наружным кровоостанавливающим, так же как и Арника горная (*Arnica montana*); благоприятное действие на сердечно-сосудистую систему оказывают Крестовник плосколистный (*Senecio platyphyllus*), Левзея сафлоровидная (маралий корень — *Rhaponticum carthamoides*); кожные проявления нарушения обмена веществ (золотуха) лечат Чередой трехраздельной (*Bidens tripartita*), из корзинок Календулы лекарственной (ноготки — *Calendula*

*officinalis*) изготавливают настои, мази, обладающие бактерицидными свойствами, и т. д.

Одним из эффективных средств, убивающих насекомых (инсектицид) и безвредных для человека, других млекопитающих и птиц, является порошок из сухих соцветий пиретрума (*Pyrethrum cinaerariaefolium*). Родина его — Балканы. Возделывается под названием "далматская ромашка".

Бодяк (*Cirsium*) — более 200 видов (у нас 11), распространенных в Северном полушарии, в областях с умеренным и субтропическим климатом. Это трудноискоренимые сорняки с глубокой корневой системой, дающей корневые отпрыски. Наиболее широко распространен Бодяк полевой (*C. arvense*), многолетник высотой 1,2 м с корнями длиной до 6 м. Стебель ветвистый с паутинистым опушением. Листья перистораздельные. Корзинки размером до 1 см, яйцевидные, в редком соцветии, колючие. Растение двудомное. Цветки лиловаторозовые, трубчатые, однополые. Волоски хохолка перистые. Бодяк полевой — злостный сорняк с огромной энергией как семенного, так и вегетативного размножения.

К этому же подсемейству относятся и такие сорные растения, как чертополохи (*Carduus*), амброзии (*Ambrosia*), мелкоколпестники (*Erigeron*), Василек синий (*Centaurea cy anus*), крестовники (*Senecio*), мордовники (*Echinops*), лопух (*Arctium*) и др.

### Вопросы для самоконтроля

1. Розиды, Ламииды, Астериды. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, главные семейства, важнейшие представители, хозяйственное значение.

2. Крыжовниковые. Розовые. Спирейные. Шиповниковые. Яблоневые. Сливовые. Бобовые. Мотыльковые. Рутовые. Цитрусовые. Виноградные. Пасленовые. Астровые. Латуковые. Астровидные. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, важнейшие представители, хозяйственное значение.

### Резюме.

**Подкласс Розиды (*Rosidae*).** Все жизненные формы с простыми или сложными листьями с прилистниками или без них. Цветки разнообразно устроенные, циклические, обычно с двойным околоцветником. Плоды очень разные. Семена с эндоспермом или без него. Розиды — крупный подкласс, объединяющий 170 семейств (39 порядков).

**Семейство Крыжовниковые (*Grossulariaceae*)** включает около 150 видов, которые распространены в умеренном и холодном климате Евразии, горах северо-западной Африки и по всей Америке. Кустарники и небольшие деревья с очередными листьями без прилистников. Цветки правильные, собраны в кистевидные соцветия. Характерно разрастание цветоложа.

**Семейство Розовые (*Rosaceae*).** Объединяет 3000...3500 видов (100 родов) деревьев, кустарников и трав. Широко распространены во внетропических и субтропических областях Северного и Южного полушарий. К этому семейству относится большая часть плодово-ягодных растений нашей флоры. Листья очередные, простые или сложные с прилистниками, иногда рано опадающими. Цветки актиноморфные одиночные или собраны в разнообразные соцветия. Чашечка из пяти чашелистиков, свободных или сросшихся в основании, у некоторых с подчашием. Венчик всегда отдельный из пяти, реже из четырех лепестков. Тычинки многочисленные, расположены кругами по пять—десять, нити свободные или сросшиеся с цветочной трубкой. Число плодолистиков от одного до большого числа. Они свободные (апокарпный гинецей) или сросшиеся (синкарпный гинецей). Завязь верхняя или нижняя. Плоды простые (яблоко, костянка) или сборные (сборная листовка, сборный орешек, сборная костянка). Семена без эндосперма или с небольшим остаточным эндоспермом, содержат жирное масло, белок, иногда гликозид амигдалин, дающий при расщеплении синильную кислоту. Особенность цветка — наличие гипантия в виде блюдца, чаши или бокала. Образуется он из разросшегося цветоложа и цветочной трубки — сросшихся оснований чашелистиков, лепестков, тычинок.

**Подсемейство Спирейные (*Spiraeoideae*)** — относятся кустарники и многолетние травы с белыми и розовыми цветками, собранными в соцветия (щитки, зонтики, метелки). Плод — сборная листовка. Основной род — спирея (*Spiraea*), виды которой широко встречаются в степи и лесостепи и культивируются как декоративные.

**Подсемейство Шиповниковые (*Rosoideae*)** — подсемейство объединяет около 800 видов, распространенных в умеренных широтах Северного полушария. Шиповниковые разнообразны по жизненным формам. Прилистники у сложных листьев сохраняются. Развито подчашие. Оно образуется из сросшихся прилистников соседних чашелистиков, поэтому число их равно числу чашелистиков (обычно 5). Прилистники могут оставаться свободными, тогда число листочков подчашия 10. Плоды сборные — орешки, костянки. Различают группы родов с выпуклым и вогнутым гипантием.

**Подсемейство Яблоневые (*Maloideae*).** Деревья и кустарники с очень рано опадающими прилистниками простых или сложных листьев. Гинецей из 5 (1...8) плодолистиков, синкарпный. Завязь нижняя. Столбики свободные почти до основания. Завязь срастается с гипантием, который при образовании плода становится сочным. Плод — яблоко.

**Подсемейство Сливовые (*Prunoideae*).** Объединяет деревья и кустарники с простыми цельными листьями с опадающими прилистниками. Цветоложе глубоко вогнутое, бокальчатое. Пестик один, обычно из одного плодолистика. Завязь верхняя. Плод — костянка.

**Семейство Бобовые (*Fabaceae*).** Одно из крупнейших семейств, включает 18 000 видов (650 родов) деревьев, кустарников, полукустарников и трав — многолетних и однолетних, распространенных на всем земном шаре. Древес-

ные шире представлены в тропической и субтропической флоре, травы — во внетропической. Основным признаком семейства — плод боб.

Листорасположение очередное, листья сложные с прилистниками (перисто-, реже пальчатосложные и трехлисточковые), иногда в результате недоразвития части листочков вторичнопростые. Соцветия моноподиальные — кисть, колос или головка. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные (Мимозовые) и зигоморфные, циклические, большей частью пятичленные с двойным околоцветником. Чашелистиков столько же, сколько лепестков, свободных, а чаще более или менее сросшихся. Тычинок в основном десять, у мимозовых они многочисленные. Гинецей монокарпный, завязь верхняя с двумя (многими) семязачатками. Семена с большим зародышем без эндосперма или с остаточным эндоспермом. Растения вступают в симбиоз с азотфиксирующими клубеньковыми бактериями.

**Подсемейство Бобовые (*Faboideae*), или Мотыльковые (*Papilionoideae*)** — среди 12 000 видов бобовых есть деревья, кустарники, полукустарники и травы. Травянистые виды сосредоточены главным образом во внетропических областях. Цветки зигоморфные, пятичленные. Строение цветка отражает приспособление к перекрестному опылению насекомыми. Чашечка сростнолистная, правильная или двугубая. Венчик мотыльковый: задний крупный лепесток — флаг, или парус; боковые — крылья, или весла, прикрывающие два лепестка, сросшихся верхушками в лодочку.

**Семейство Рутовые (*Rutaceae*).** Более 1500 видов (150 родов) преимущественно вечнозеленых деревьев и кустарников, а также трав, распространены главным образом в тропиках и субтропиках всех континентов. Наибольшее видовое разнообразие в Австралии и Южной Америке. Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья сложные, реже простые или вторичнопростые. Прилистников нет. Листья с многочисленными вместилищами эфирных масел, заметными как просвечивающие точки. Цветки актиноморфные, реже зигоморфные. Околоцветник двойной, четырех- пятичленный. Чашелистики и лепестки свободные или в той или иной степени сросшиеся. Андроцей разнообразен. Число тычинок чаще всего вдвое превышает число лепестков. Цветоложе, разрастаясь, образует между тычинками и пестиком нектароносный диск. Гинецей синкарпный из четырех- пяти, реже из многих или одного—трех срастающихся (иногда не полностью) плодолистиков. Завязь верхняя, многогнездная. Плоды разнообразные: коробочка, гесперидий у цитрусов, костянка у бархата. Семена со скудным эндоспермом или без него.

**Подсемейство Цитрусовые (*Citrusoidae*).** К нему относится целый ряд ценнейших плодовых со своеобразным плодом — *гесперидием*.

Цитрусовые занимают первое место среди плодовых растений земного шара (второе место принадлежит бананам).

Все виды цитрусовых имеют одинаковые пазушные колючки побегового происхождения. Цветки белые душистые, расположены по одному в пазухах листьев. Тычинок у большинства видов десять, у апельсина они многочисленные, расположенные пучками.



**Семейство Виноградные (*Vitaceae*).** Объединяет 700 видов (12 родов) тропиков и субтропиков. Сравнительно немного видов в умеренных областях. В большинстве это лазающие кустарники и древесные лианы с развитыми усиками, которые либо обвиваются вокруг опоры, либо прикрепляются к ней с помощью подушечек. Усики побегового происхождения. Листорасположение очередное, листья простые, обычно пальчатолопастные, реже пальчатосложные, с опадающими прилистниками. Мелкие зеленоватые цветки в дихазальных метельчатых соцветиях. Цветки одно- двуполые. Чашечка слабо развита в виде зубчиков или колечка вокруг венчика. Тычинки прикреплены к основанию нектарного диска, приросшего к завязи. Завязь верхняя, чаще двугнездная. Плод — ягода. Семена с маленьким зародышем, окруженным обильным роговидным эндоспермом.

**Подкласс Ламииды (*Lamiidae*).** Высокоспециализированные деревья, кустарники, полукустарники и травы с простыми, чаще супротивными листьями без прилистников. Цветки со сростнолепестным венчиком, пестик из двух плодолистиков с верхней завязью. Эволюция цветка шла по пути приспособления к насекомопопылению, превращению актиноморфных цветков в резко зигоморфные (двугубые). Ламииды — крупнейший по числу видов подкласс, объединяющий 52 семейства (11 порядков). Ламииды в своем происхождении связаны с архаичными розидами.

**Семейство Пасленовые (*Solanaceae*).** Объединяет 2900 видов (90 родов) преимущественно травянистых растений. Семейство имеет почти космополитное распространение. Наибольшее видовое разнообразие — в тропической Южной Америке, где встречаются и невысокие деревца. В нашей флоре 45 дикорастущих видов (14 родов) и 21 культивируемый. Листья очередные, иногда вследствие фасциации Фасциация — деформация побегов растений. Возникает вследствие срастания друг с другом стеблей, конусов нарастания, разрастания одной точки роста. Фасциацию цветков, соцветий, плодов и др. используют в селекции растений.) почти супротивные, без прилистников, простые, с цельной или рассеченной пластинкой. В стеблях обычна внутренняя флоэма. Цветки собраны в завитки или одиночные, внешне правильные, но нередко (вследствие косого положения завязи) слегка зигоморфные. Околоцветник двойной. Чашечка сростнолистная. Венчик сростнолепестный с колесовидным, воронковидным или звездчатым отгибом. Тычинки, чередующиеся с зубцами венчика, прирастают к его трубке. Пестик, как правило, из двух плодолистиков. Гинецей синкарпный, двугнездная верхняя завязь обычно с массивными плацентами, несущими многочисленные семязачатки

**Подкласс Астериды (*Asteridae*).** Один из самых крупных подклассов двудольных. Преимущественно травы, реже полукустарники. Характерно наличие запасного углевода — инулина. У большинства представителей имеются млечники. Цветки правильные и неправильные со сростнолепестным венчиком и нижней завязью.

**Семейство Астровые (*Asteraceae*), или Сложноцветные (*Compositae*).** Огромное семейство, насчитывающее 20 000...25 000 видов (1250...1300 родов),

т. е. примерно десятую часть всех цветковых растений. Астровые — вершина энтомофильной линии эволюции двудольных. Распространены по всему земному шару, но преимущественно в умеренной зоне. Астровые отличаются высокой экологической пластичностью. Преобладающие жизненные формы — травы (однолетние и многолетние) и полукустарники, но есть и кустарники, суккуленты, лианы и невысокие деревья (виды рода крестовник — *Senecio* в Южной Америке и Южной Африке). Листорасположение очередное, реже супротивное или мутовчатое. Листья простые без прилистников. Во флоэме вегетативных органов встречаются членистые млечники или млечные клетки и (или) развитые системы схизогенных секреторных каналов с млечным соком, каучуком, маслами, смолами, алкалоидами. У растений подсемейства *Asteroideae* млечники отсутствуют. В качестве запасного вещества откладывается инулин. Крахмал и танины отсутствуют.

Характернейший признак семейства — простые соцветия в виде корзинок, напоминающие цветок (отсюда старое название семейства — Сложноцветные). Корзинки могут быть собраны в сложные соцветия — щиток или метелку. Обертка образована видоизмененными верхушечными листьями. Ось соцветия уплощена и расширена так, что образует плоское вогнутое или выпуклое, гладкое или ямчатое ложе корзинки, часто неточно называемое цветоложем. Ложе может быть голым или с пленками, щетинками или волосками, которые представляют собой видоизмененные прицветные листья. Число цветков в корзинке варьирует от сотен и даже тысяч (подсолнечник) до нескольких штук.

**Подсемейство Латуковидные (*Lactucoideae*), или Языкоцветные (*Liguliflorae*)** — цветки только язычковые. Развиты членистые млечники.

**Подсемейство Астровидные (*Asteroideae*), или Трубочкоцветные (*Tubiflorae*)**. Цветки все или только срединные трубчатые, краевые ложноязычковые или воронковидные. Млечников нет, имеются вместилища с маслами, смолами и бальзамами.

**Учебный модуль 3 "Систематика растений"**  
**Модульная единица 7 "Семенные растения"**  
**Учебный элемент 16 "Однодольные растения"**

**Аннотация.** Однодольные растения Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, главные порядки и семейства, важнейшие представители, хозяйственное значение.

**Ключевые слова.** Однодольные растения. Лилииды. Лилейные. Мятликовые. Злаки. Бамбуковые. Просовидные.

**Вопросы лекции**

16.1. Класс Однодольные — <i>Monocotyledoneae</i> .....	340
16.2. Подкласс Лилииды ( <i>Liliidae</i> ).....	340
16.2.1. Семейство Лилейные ( <i>Liliaceae</i> ).....	340
16.2.2. Семейство Мятликовые ( <i>Poaceae</i> ), или Злаковые ( <i>Gramineae</i> ).....	341
16.2.2.1. Подсемейство Бамбуковые ( <i>Bambusoideae</i> ).....	343
16.2.2.2. Подсемейство Мятликовые ( <i>Pooideae</i> ).....	344
16.2.2.3. Подсемейство Просовидные ( <i>Panicoideae</i> ).....	349
Вопросы для самоконтроля.....	352
Резюме.....	352

## 16.1. Класс Однодольные — *Monocotyledoneae*

В классе четыре подкласса, 104 семейства, 3000 родов и около 63000 видов. Зародыш с одной семядолей. Семядоли обычно с двумя главными проводящими пучками. Листья простые с параллельным жилкованием, реже дуговидным; еще реже жилкование пальчатое или перистое. Листья обычно сидячие, часто с влагалищным основанием, реже более или менее дифференцированы на черешок и пластинку. Однодольные представлены главным образом однолетними и многолетними травами, часто с развитыми корневищами, луковицами, клубнями и клубнелуковицами. Иногда — вторичнодревовидные формы (первичнодревесные растения отсутствуют). Цветки обычно трехчленные.

Однодольные распространены по всему земному шару и, хотя число видов их составляет 1/2 двудольных, по количеству особей на лугах, в степях и саваннах они превосходят последние и часто господствуют в растительном покрове огромных территорий.

Происхождение однодольных, по-видимому, связано с какими-то примитивными двудольными, но они представляют обособленный ряд развития.

## 16.2. Подкласс Лилииды (*Liliidae*)

Самый обширный подкласс однодольных, значительно превосходящий остальные подклассы. В него входит наиболее крупное среди однодольных семейство — Орхидные. Среди лилиид имеются как группы относительно архаичные, так и группы очень продвинутые и высокоспециализированные, а некоторые семейства (в том числе Орхидные и Мятликовые) достигли очень высокого уровня эволюционного развития.

Систематика подкласса находится в стадии разработки. У разных авторов имеются значительные расхождения в объеме и числе семейств.

**16.2.1. Семейство Лилейные (*Liliaceae*).** Насчитывает 45 родов и около 1300 видов. Лилейные встречаются во всем мире. Особенно заметную роль они играют в растительном покрове степей, полупустынь и субтропических областей с периодическими засухами. В основном это многолетние травы, обычно с хорошо развитыми подземными запасными органами в виде корневищ, луковиц и клубнелуковиц. Листья простые, часто сидячие, влагалищные. Листовая пластинка от линейной до яйцевидной. Листорасположение очередное, часто двухрядное. Цветки яркоокрашенные, насекомоопыляемые, от мелких до довольно крупных — в разного рода соцветиях: кисть, зонтик или реже одиночные; обоеполые, редко однополые, правильные трехчленные. Околоцветник простой, венчиковидный. Листки околоцветника свободные или сросшиеся. Тычинок шесть в двух кругах. Гинецей синкарпный из трех плодолистиков. Завязь верхняя с многочисленными, большей частью анатропными семязачатками. Семена с эндоспермом, содержащим белки, жиры, редко крахмал и запас-

ную целлюлозу. Зародыш маленький, прямой или согнутый. Строение цветка в типе соответствует формуле  $*P_{3+3}A_{3+3}C_{(3)}$  или  $*P_{(3+3)}A_{3+3}G_{(3)}$ . Плод — коробочка или ягода. К лилейным относятся многие первоклассные декоративные растения: лилия (*Lilium*), тюльпан (*Tulipa*), рябчик (*Fritillaria*), гиацинт (*Hyacinthus*), сцилла (*Scylla*), гадючий лук (*Muscari*), безвременник (*Colchicum*), ландыш (*Convallaria*), майник (*Majanthemum*), купена (*Polygonatum*) и др.

Лук (*Allium*) — род объединяет около 400 видов многолетних трав с трубчатыми или плоскими листьями. У большинства видов имеются луковичы, образованные утолщенными влагалищами листьев, у некоторых — кроме лукович развиваются и корневища. Как правило, луки обладают резким запахом.

Лук репчатый (*A. cepa*) в диком виде неизвестен, но повсеместно распространен в культуре. Луковича простая пленчатая, листья трубчатые, соцветие шаровидное. Ценное пищевое растение, содержит сахара до 5 % и витамины В, С. Острый запах лука обусловлен наличием лукового эфирного масла (0,03...0,06%). В луковичных чешуях содержатся вещества, действующие антисептически. Лук обладает хорошими антицинготными свойствами.

Чеснок (*A. sativum*) — растение с плоскими линейными листьями, розовыми цветками и сложной луковичей, состоящей из многих луковичек (деток). Важная пищевая и лекарственная культура. Содержит 0,1...0,3 % эфирного масла (аллицина), оказывающего сильное бактерицидное действие.

Лук медвежий (*A. ursinum*) — растение с простой пленчатой луковичей, почти трехгранным стеблем и двумя прикорневыми эллиптически-ланцетными длинночерешчатыми листьями. Растет в лесах Украины и Кавказа. Содержит эфирное масло сходного с чесноком состава. Применяется как чеснок. Широко используется в пищу местным населением.

Черемша, или Лук победный (*A. victorale*), с многочисленными некрупными (1,5 см) луковичами, развивающимися на вертикальном корневище, с двумя широкоэллиптическими длинночерешчатыми листьями; широко распространен на территории России. Растение содержит до 730 мг% аскорбиновой кислоты, используется местным населением в свежем и маринованном виде. Применяют как хорошее противцинготное средство.

В России наиболее широко культивируют лук репчатый и чеснок, происходящие из Средней Азии. В мировом сельском хозяйстве возделывают также лук-порей (*A. porrum*), шнитт-лук (*A. schoenoprasum*), родина которых Западная Европа, и лук-батун (*A. fistulosum*) родом из Китая.

Среди луковых много красивоцветущих растений, популярных в садоводстве: агпантус (*Agapanthus*), тульбагия (*Tulbaghia*), бродиея (*Brodiaea*) и др.

**16.2.2. Семейство Мятликовые (*Poaceae*), или Злаковые (*Gramineae*).** Объединяет около 900 родов и до 11 000 видов; в нашей флоре 146 родов (1000 видов). Злаки распространены по всему земному шару и господствуют на лугах, в степях, прериях и саваннах. Преобладающая жизненная форма — травы, хотя есть и растения с более или менее одревесневшим стеблем, но без вторичного роста (бамбуки высотой до 30...40 м).

Полый стебель злаков — цилиндрическая соломина с хорошо выраженными узлами и междоузлиями с участками интеркалярной меристемы в их основании. Редко сердцевина его в междоузлиях выполнена паренхимой (кукуруза, сорго, сахарный тростник).

Листорасположение двухрядное, очень редко трехрядное. Листья простые, сидячие, влагалищные, редко черешчатые (бамбуки). Влагалища у большинства незамкнутые (открытые). У костра, ежи, перловника и некоторых других влагалища замкнутые (закрытые). Листовая пластинка линейная или узколанцетная. В месте перехода влагалища в листовую пластинку обычно имеется пленчатый или представленный рядом волосков язычок, редко он отсутствует, и иногда находятся ушки, охватывающие стебель. Влагалище надежно защищает интеркалярную меристему, а язычок препятствует затеканию воды.

Побеги ветвятся или в области соцветия, или в нижней их части (над или под поверхностью земли). Ветвление в зоне укороченных междоузлий оснований побегов называется кущением, а место возникновения боковых побегов — зоной кущения. В зоне кущения у хлебных злаков образуется 3...5, реже 10... 12 побегов, у луговых — до 30 и более. Эти побеги называются побегами кущения. Они могут иметь подземную горизонтальную часть (корневище) разной длины: длинные корневища характерны для корневищных злаков, короткие — для рыхлокустовых. В тех случаях, когда побеги не имеют выраженной горизонтальной части и растут сразу вертикально, почти параллельно материнскому побегу, злаки называются плотнокустовыми. Наиболее распространенные корневищные злаки — пырей ползучий, кострец безостый, тростник; рыхлокустовые — тимофеевка луговая, ежа сборная, овсяница луговая; плотнокустовые — щучка, белоус, ковыль.

Цветки злаков анемофильные, мелкие, невзрачные, с очень сильно редуцированным околоцветником, обоеполые, реже однополые. Они собраны всегда в простые моноподиальные соцветия — колоски. Число цветков в колоске от одного до 30 и более. Колоски, в свою очередь собраны в сложные соцветия: сложный колос, метелку или остиами. В пазухах колосковых чешуи цветки не развиваются. На оси колоска в пазухах вышерасположенных прицветников (нижние цветковые чешуи) располагаются цветки. Колосковые и нижняя цветковая чешуи имеют листовое происхождение: тело чешуи гомологично влагалищу листа, а ее ость — редуцированной до главной жилки пластинке. Хотя исходной моделью цветка злаков является трехмерный цветок однодольных, он характерен лишь для очень немногих тропических злаков. У подавляющего большинства видов наружный круг околоцветника состоит из двух сросшихся листочков. Они образуют двухкилевую верхнюю цветковую чешую. Внутренний круг околоцветника также состоит из двух, но не сросшихся маленьких бесцветных листочков (пленок), которые называются лодикулами. Во время цветения лодикулы, набухая, раздвигают нижнюю и верхнюю чешуи (и этим вызывают раскрытие цветка). У некоторых видов их может быть три (бамбук, ковыль), редко они отсутствуют (кукуруза, лисохвост). В цветке такого рода, как бамбук, сохранились три относительно крупных сегмента внутреннего кру-

га околоцветника, достаточно хорошо развитых и больших; в отличие от остальных мятликовых они еще не превратились в типичные лодикулы и не набухают. Из двух кругов тычинок, характерных для однодольных, сохраняются обычно лишь три наружного круга, однако их число может быть меньше (одна — у цинны, две — у душистого колоска) или больше вследствие расщепления. Если тычинок шесть (бамбук, сахарный тростник), они располагаются в два круга. Тычинки свободные с качающимися пыльниками, прикрепленными к длинным нитям серединой. У злаков наблюдается как перекрестное опыление (рожь, тимофеевка, кострец, лисохвост и др.), так и самоопыление (пшеница, ячмень, овес, рис, просо). Гинецей паракарпный из двух, реже трех плодolistиков. Рыльце перистое, чаще двухлопастное, реже (у бамбуков) трехлопастное. Завязь верхняя одногнездная с одним семязачатком. Семязачатки анатропные, кампилотропные или ортотропные.

У некоторых представителей подсемейства Бамбуковые плоды ореховидные, иногда плод ягодовидный с мясистым околоплодником и сильно редуцированной семенной кожурой. Семена с обильным мучнистым эндоспермом, содержащим главным образом крахмал: зародыш небольшой, прямой, прилегающий сбоку к эндосперму.

В результате параллельного развития на пути приспособления к ветроопылению у мятликовых и осоковых выработался ряд сходных черт строения, затрудняющих их различение, особенно в нецветущем состоянии.

Значение злаков в жизни человека огромно. Они составляют основу нашего питания (хлеб, крупа, сахар) и корма для скота. Первые места по площадям и урожаю в мировом земледелии занимают рис, пшеница и кукуруза. За ними следуют ячмень, овес, сорго, рожь. Исключительное значение хлебных растений в питании человека связано с необычайно благоприятным химическим составом их зерновок с точки зрения содержания в них трех основных компонентов пищи: крахмала, белка и жира. Наиболее распространенные и важные кормовые злаки у нас пырей, овсяницы, костры и мятлики; за ними следуют лисохвосты, тимофеевки и др.

Злаки используются как прядильные растения, в строительной и химической промышленности, а также для закрепления песков. Многие злаки — распространенные сорняки (овсюг, пырей ползучий, куриное просо, щетинник, плевел опьяняющий). Некоторые злаки используют как лекарственные растения.

**16.2.2.1. Подсемейство Бамбуковые (*Bambusoideae*)** — распространены в тропиках, субтропиках и в зонах с теплоумеренным климатом обоих полушарий. Центр видового разнообразия — Юго-Восточная Азия. Очень широко интродуцированы по всему земному шару. Бамбуковидные — наиболее древняя группа злаков (ископаемые представители известны с третичного периода). Это корневищные многолетние растения, большей частью с одревесневающими стеблями. Стебель — соломина высотой 30 м и более, быстро одревесневающая, очень прочная. Листья, как правило, широколанцетные, черешчатые.

Соцветие метельчатое, верхушечное или пазушное. В колосках один—тридцать цветков. Колосковых чешуи две или больше. Цветки самые примитивные среди злаков, наименее редуцированные. Они обоеполые; лодикул две-три; тычинок от шести до 30 и более, расположены они в два круга. Пестик с одним-двумя, редко тремя рыльцами. Часто плод ягодовидный или ореховидный.

У мелокании ягодовидные зерновки имеют обратногрушевидную форму и достигают в поперечнике 3...6 см. У них есть одна особенность, отсутствующая у всех других злаков: в ходе развития зародыша эндосперм семени полностью усваивается зародышем и в зрелой зерновке от него остается только сухая пленка между семенной кожурой и сильно разросшимся щитком.

Бамбуковые отличаются быстрым ростом побегов (75... 100 см в сутки) за счет деятельности интеркалярных меристем. Среди них есть монокарпики, зацветающие на десятый год жизни или позднее, или поликарпики. Они широко культивируются и дают прежде всего легкий и прочный строительный и отделочный материал (роды *Bambusa*, *Dendrocalamus*, *Gigantochloa* и др.). Кроме того, служат сырьем для изготовления бумаги высокого качества, медицинских препаратов, графического угля для художников и т. д. Молодые побеги отваривают (для удаления ядовитых веществ) и используют как овощи. Съедобны также и семена. Листья можно использовать на корм животным. Наиболее важное значение имеют следующие представители бамбуковых.

Арундинария альпийская (*Arundinaria alpina*) известна с давних времен в культуре. Ее необыкновенно прочные и гибкие стебли достигают 12 м высоты при диаметре до 5 см. Употребляется для изготовления снаряжения рыболовов и лыжников. Растение монокарпичное.

Бамбук обыкновенный (*Bambusa vulgaris*) известен только в культуре. Стебли высотой до 20 м, прочные, отличаются высоким содержанием целлюлозы. Древесинная пульпа идет на изготовление бумаги. Молодые побеги съедобны. Растения монокарпичные.

Дендрокаламус прямой (*Dendrocalamus strictus*) — наиболее распространен в Индии. Высота стебля 15 м, диаметр 5...7 см. Цветение с интервалами в 20...40 лет или происходит спорадически. Имеет универсальное использование. В междоузлиях стебля этого и предыдущего видов образуется кремнистое кристаллоподобное вещество (табашир), которое ценится в тропической Азии как народное лекарственное средство от желтухи.

Дендрокаламус гигантский (*D. giganteus*) — очень крупное растение (высота до 40 м, диаметр стебля свыше 25 см). Каждая особь растет в виде компактной группы из 300...400 побегов.

Мелоканна ягодная (*Melocanna baccifera*) — родина — Восточная Бенгалия и Мьянма. Высота стебля до 20 м. Монокарпик. Зацветает на 30...40-й год жизни. Используют для строительных целей. Плоды ягодовидные, съедобные.

**16.2.2.2. Подсемейство Мятликовые (*Pooideae*).** К нему принадлежит значительное большинство внетропических злаков. Это растения травянистые, одно- и многолетние. Язычок пленчатый или из волосков. Соцветия — метелка,



султан, сложный колос. Колосковых чешуи иногда более двух, редко одна. Колоски с одним- двумя или большим числом цветков.

Пшеница (*Triticum*) насчитывает до 30 видов, из которых лишь четыре дикорастущих. История возделывания пшеницы восходит к каменному веку. В мировом земледелии является второй после риса хлебной культурой, дающей одну треть всей продукции растениеводства. Пшеницу выращивают прежде всего как продовольственную культуру. Муку, полученную при размоле зерновок, употребляют для хлебобулочных, макаронных и других изделий. При более крупном помоле получают крупы. Пшеница — важная техническая (для производства спирта) и кормовая культура. Солому, остающуюся после обмола зерна, применяют в качестве добавки в корм животным, на подстилку животным, как примесь при изготовлении прессованных строительных материалов и т. д.

Центр видового разнообразия пшениц — Закавказье. Ряд диких пшениц произрастает также в северной части Ирака, на юге Турции и на прилегающих территориях Ирана и Сирии. Культурные виды представляют собой результат длительного одомашнивания и гибридизации диких видов с лучшими культурными сортами. В мировом земледелии известно около 4000 сортов пшеницы.

Культивируемые пшеницы — травянистые растения высотой 0,3...0,8 м, однолетние, реже двулетние. В условиях континентального климата высевают весной (яровые, однолетние) или осенью под зиму (озимые, двулетние).

Соцветие пшеницы — сложный колос. Колоски многоцветковые. В колоске до семи цветков, из них плодоносящих лишь два- три нижних. Колоски вздутые, а колосковые чешуи по форме и размерам сходны с нижними цветковыми. Культурные пшеницы — преимущественно самоопылители.

Пшеница мягкая (*T. aestivum*, или *T. vulgare*) занимает основные площади среди пшениц. Возделывают в обоих полушариях от тропиков до 60° с. ш. Зерновка мучнистая.

Пшеницу твердую (*T. durum*) возделывают главным образом в условиях выраженного сезонного климата с мягкой зимой и теплым сухим летом. Культивируют на всех континентах в районах с соответствующим климатом.

Зерновка стекловидная, отличается высоким содержанием белков. Мука, получаемая из твердой пшеницы, обладает высокими хлебопекарными качествами, поэтому ее добавляют к муке из мягких пшениц. Кроме того, ее широко используют для выработки макаронных изделий и манной крупы.

Ячмень (*Hordeum*) насчитывает около 20 видов, распространенных главным образом в зоне умеренного климата. Растения травянистые, однолетние или многолетние высотой 0,5... 1 м. У листьев развиты большие ушки. Соцветие — сложный колос удлинённой формы. На каждом уступе оси сложного колоса располагается по три одноцветковых колоска. Колосковые чешуи шиловидные, короткоостистые. Нижние цветковые чешуи длинноостистые. Растения самоопыляющиеся.

Возделывается как продовольственная и фуражная культура с давних времен в разных странах от экватора до крайних границ земледелия на севере и

юге обоих полушарий. Основное использование в мировом масштабе — производство пива. Ячмень также используется для выработки перловой и ячневой круп.

Ячмень обыкновенный (*H. vulgare*) наиболее широко распространен в культуре. Зерновки образуются в цветках всех колосков.

Ячмень двухрядный (*H. distichon*). В группе из трех колосков, сидящих на одном уступе оси сложного колоса, плодущим является лишь один цветок среднего колоска, а два цветка в боковых колосках стерильны.

Дикорастущий Ячмень луковичный (*H. bulbosum*) имеет значение как пастбищное растение.

Овес (*Avena*) насчитывает около 70 видов, распространенных в странах умеренного климата и горных районах тропиков. Из возделываемых видов важное практическое значение имеет Овес посевной (*A. sativa*). Растения травянистые, однолетние. Листья с длинным язычком. Соцветия — раскидистая метелка, полусжатая, иногда сжатая или однобокая, колоски с двумя цветками, обычно остистые, редко безостые. Овес посевной известен только в культуре. Полагают, что этот вид мог произойти от овсюга (*A. fatua*), который широко распространен как трудноискоренимое сорное растение.

Овес посевной издавна возделывался главным образом как кормовое растение (в основном для лошадей), в меньшей степени как пищевое: раздавленные зерновки — овсяные хлопья, крупа "Геркулес" — для изготовления каш, а размолотые зерновки — для выпечки печенья. Как хороший диетический продукт изделия из овсяной муки и крупы рекомендуется использовать в питании детей и при воспалительных процессах желудочно-кишечного тракта.

Рожь (*Secale*) насчитывает 5... 13 видов. Жизненная форма — однолетние и многолетние травы.

Рожь посевная (*S. cereale*) культивируется главным образом в областях умеренного климата Северного полушария и в небольших количествах в некоторых странах Южного полушария. Вид известен только в культуре.

Возделывается как однолетняя яровая и двулетняя озимая культура. Растения ржи достигают высоты 1...2 м. Соцветия — сложный колос. Колоски двухцветковые. Колосковые чешуи резко отличаются от цветковых — узко ланцетные, заостренные. Нижняя цветковая чешуя остистая. Зерновки по содержанию и качеству пищевых веществ уступают пшенице, однако содержат важные белки, что делает употребление хлеба из ржаной муки очень полезным. Кроме пищевого рожь имеет значение как кормовое растение. Используют также для приготовления напитков (виски, джин, пиво).

Рис (*Oryza*) насчитывает до 25 видов, обитающих в тропических и субтропических районах Африки, Азии, Австралии и Южной Америки. В Африке сосредоточено наибольшее число видов, в том числе девять эндемичных, что дает основание считать этот континент центром происхождения рода. Растения травянистые, однолетние и многолетние. Соцветие — терминальная метелка длиной 14...42 см, раскидистая или более сжатая, однобокая. На каждой веточке метелки по два—семь колосков. Остистые или безостые колоски — одноцвет-

ковые, колосковых чешуи четыре (две хорошо развиты и две недоразвитые), лодикул две, тычинок шесть, в двух кругах. Растения преимущественно самоопыляющиеся. В филогенетическом отношении род близок к бамбуковым.

Из всего многообразия видов риса в культуре выращивают главным образом Рис посевной (*O. sativa*). Рис — одно из древнейших культурных растений, насчитывающих до 2000 сортов. Большинство из них имеют четко выраженные гигрофитные особенности (в том числе воздухоносную ткань — аэренхиму), связанные с возделыванием в условиях затопления. Орошаемая культура риса в условиях теплого климата позволяет получать два-три урожая в течение года. Как важнейшая хлебная культура в мировом земледелии рис занимает первое место. Во многих странах является основным пищевым продуктом. Зерновки употребляют в пищу в разваренном виде, перерабатывают на крупу, муку, крахмал, пудру, спирт, пиво, напитки и др. Крахмал используют не только в пищу, но и в текстильной промышленности (для апретуры тканей). Из соломины изготавливают бумагу высшего качества, плетеные изделия.

Мятлик (*Poa*) — род насчитывает до 200 видов, распространенных главным образом в зонах с умеренным и холодным климатом. Часто приурочен к растительным сообществам лугов, степей и болот, выступая в них в качестве одного из основных компонентов. Виды рода представляют определенный интерес как кормовые травы; некоторые виды культивируют. Это корневищные и рыхлокустовые злаки. Соцветие — метелка. Колоски многоцветковые (два — восемь), яйцевидные, сплюснутые с боков. Иногда в соцветии образуются луковички. Мятлик луговой (*P. pratensis*) — низкорослый корневищный злак. Побеги прямостоячие, высотой 10...60 см, в хороших условиях произрастания — до 1 м. Возделывается как пастбищный злак и на сено.

Ежа сборная (*Dactylis glomerata*) — многолетнее травянистое растение высотой 100... 140 см с мощной корневой системой, образует густые дерновины. Соцветие — лопастная однобокая метелка. Колоски с двумя—пятью цветками, собраны группами на верхушках веточек метелки. Ежа сборная относится к лучшим кормовым злакам. Она произрастает практически во всех зонах и поясах с умеренно теплым климатом.

Тимофеевка луговая (*Phleum pratense*) — многолетний высокорослый (90... 150 см) рыхлокустовый злак, распространенный широко в зоне умеренного климата на лугах заливных и среднего увлажнения. Соцветие — султан, все колоски имеют только один обоеполый цветок. Колосковых чешуи две на верхушке с острием или короткой остью. Используется как сенокосно-пастбищная культура.

Лисохвост луговой (*Alopecurus pratense*) — один из 30 видов рода, встречающихся повсеместно на лугах. Это короткорневищное многолетнее растение с серебристым сверху суженным султаном из одноцветковых колосков. Колосковые чешуи сросшиеся на 7/3 их длины. Единственная цветковая чешуя с мягкой остью. Прекрасная кормовая трава, дает первосортное сено.

Пырей (*Elytrigia*), объединяет около 70 видов, распространенных во вне-тропических областях обоих полушарий. Они представляют собой корневищ-

ные или плотнодерновинные многолетники. Многоцветковые (3...13) колоски прижаты к оси колоса широкой стороной. Пырей ползучий (*E. repens*) — злостный корневищный сорняк и вместе с тем хорошее кормовое растение пойменных и суходольных лугов.

Плевел (*Lolium*) по соцветиям сходен с видами пырея. Род содержит очень ценные кормовые растения, а также злостные сорняки.

Плевел многоцветковый, итальянский (*Lolium multiflorum*) и Плевел многолетний (*L. perenne*), или Райграс английский — двух- или многолетние травянистые растения. Побеги высотой до 1 м, слегка лежащие. Соцветие — сложный колос. Сжатые с боков колоски обращены к оси сложного колоса узкой стороной (ребром). Колоски многоцветковые (10...20 цветков) с одной колосковой чешуей. Лишь самый верхний колосок с двумя колосковыми чешуями. Колоски обычно остистые. Кроме кормового использования эти виды плевела выращивают как газонные. Плевел опьяняющий (*L. temulentum*) и Плевел льяной (*L. remotum*) — вредные сорняки посевов.

Овсяница (*Festuca*) — род содержит до 300 видов, распространенных преимущественно во внетропических странах Северного полушария. Ряд видов представляет кормовую ценность, являясь важным компонентом луговых растительных сообществ. Растения многолетние, интенсивно кустящиеся. Среди них есть виды корневищно-рыхлокустовые, рыхлокустовые и плотнокустовые. Соцветие — метелка. Колоски с 3... 10 цветками, нижняя цветковая чешуя с прямой или извилистой остью. Овсяница красная (*F. rubra*) — хорошее кормовое пастбищное растение, нетребовательное к почве, широко распространенное в зоне умеренного климата и в высокогорьях тропиков и субтропиков. Чаше используется для выпаса овец. Овсяница луговая (*F. pratense*) — многолетний рыхлокустовый злак высотой до 140 см. Нижние ветви метелки отходят от узла по две, из которых одна всего с одним-двумя колосками, а другая значительно длиннее и несет много колосков. Хорошее кормовое растение, используется как на сено, так и для выпаса.

Кострец безостый (*Bromopsis inermis*) — многолетнее корневищное травянистое растение высотой 20... 120 см. Влагалища листьев почти по всей длине сросшиеся краями в трубку. Соцветие — прямостоячая метелка высотой 15...20 см. Колоски безостые, в каждом по пять — девять цветков. Распространен в умеренно холодной зоне обоих полушарий. Это широко культивируемое засухоустойчивое кормовое растение.

Райграс высокий (*Arrhenatherum elatius*) — многолетний злак высотой до 150 см, образующий небольшие дерновинки. Метелки узкие, многоколосковые, с сильно укороченными веточками, на которых располагается по одному—пять колосков. В каждом колоске обычно по два цветка, из которых нижний — тычиночный, верхний — обоеполый. На нижней цветковой чешуе тычиночного цветка длинная, коленчато-изогнутая ость. Относится к лучшим кормовым злакам, давно введен в культуру в качестве одного из компонентов травосмесей.

Ковыль (*Stipa*) — большой род многолетников, образующих плотные дерновины; листья обычно вдоль свернутые; нижняя цветковая чешуя с очень длинной коленчато- согнутой у многих видов в верхней части перистой остью. Колоски одноцветковые в метельчатых соцветиях. Лодикул 3...2, тычинок 3. В России около 60 видов ковылей в степной полосе и на горных степях; некоторые виды до колошения хорошо поедаются скотом. Острые остистые плоды ковылей портят шерсть овец и нередко даже внедряются им в тело. Чий (*Lasiagrostis splendens*), растущий в пустынно- степной полосе Заволжья, Южной Сибири и Средней Азии и достигающий 3 м высоты, применяется для плетения различных изделий (маты, циновки), изготовления бумаги, а корни — щеток.

Доминантами растительных группировок в степях нередко являются тонконог (*Koeleria*) и овсец (*Helictotrichon*), а на лугах — щучка (*Deschampsia*), полевица (*Agrostis*) и вейник (*Calamagrostis*).

Из рода вейник, насчитывающего свыше 150 видов, наиболее распространены длиннокорневищный Вейник наземный (*C. epigeios*) и дерновинный Вейник тростниковидный (*C. orundinacea*), часто в изобилии разрастающиеся на лесных вырубках и препятствующие возобновлению леса.

**16.2.2.3. Подсемейство Просовидные (*Panicoideae*).** Растения травянистые, одно- и многолетние. Язычки листьев волосковидные. Соцветие — метелка, реже ложный колос или султан. Колосковых чешуи более двух. Колоски двух- и одноцветковые, причем чаще бывает лишь один обоеполый цветок, а второй, если он развит, — тычиночный. Он располагается ниже обоеполого. У некоторых видов тычиночный цветок редуцируется до одной чешуи.

Сорго (*Sorghum*) насчитывает более 30 видов одно- и многолетних травянистых растений, произрастающих в тропических, субтропических и умеренных широтах обоих полушарий. Стебель выполненный. Соцветие — метелка, колоски одноцветковые, парные; один всегда сидячий, с обоеполым цветком; другой на ножке, с мужским или стерильным цветком.

Род по происхождению африканский. Растения отличаются сравнительно высокими требованиями к температурным условиям, но вместе с тем многие обладают значительной засухоустойчивостью. Наибольшее число диких видов сосредоточено в странах с жарким климатом. В саваннах и прериях составляют значительную массу злаков.

В качестве зернового хлебного растения сорго широко возделывают во многих районах Африки.

Суданская трава (*S. sudanense*) — однолетнее растение высотой 1,5...3 м. Дикие формы — в Судане. Культурные формы широко распространены в засушливых районах Африки, Южной Америки, Индии. Используют на зеленый корм, на сено, силос и выпас. Употребляют также в смесях с другими видами кормовых растений.

Сорго сахарное (*S. bicolor*) возделывают главным образом в Индии, в других странах посевы незначительные. В зависимости от сорта и условий произрастания содержит в стебле 8... 19,2 % сахара. Используют в крахмалопаточной промышленности.

Сорго хлебное, или дурра (*S. durra*), — однолетнее культурное засухоустойчивое растение. Возделывают главным образом в Судане, Египте и Индии как зерновую культуру. Белозерные сорта используют на муку.

Сорго китайское, или гаолян (*S. chinense*), — однолетнее культурное растение с прямостоячими метелками. Зерновки мелкие, в них много дубильных веществ. Отличается повышенным содержанием белка и жира. Холодоустойчивый вид. Национальное хлебное растение Северного Китая, Кореи, Японии.

Просо (*Panicum*) — один из наиболее полиморфных родов среди злаков, включает до 500 видов. Большая часть видов сосредоточена в Америке и Африке. Распространены главным образом в тропиках и субтропиках и меньше в умеренных зонах земного шара. Преобладают степные и лесостепные виды. Растения засухоустойчивые, однолетние и многолетние. Соцветие — компактная или развесистая метелка. Колоски двухцветковые, безостые. Верхний цветок обоеполый, нижний обычно стерильный. Многие виды имеют важное значение как кормовые, часть видов представляют ценность в качестве пищевых крупяных культур. На корм животным идут надземные побеги, а зерновки используют в птицеводстве.

Просо обыкновенное (*P. miliaceum*) — однолетнее культурное растение высотой 0,5... 1 м. Ценная крупяная культура (пшено). По содержанию белка (до 14 %) зерновки проса занимают первое место среди других круп. В них содержится 69 % углеводов и до 1 % жирного масла.

Щетинник (*Setaria*) содержит около 150 видов с характерными густыми колосовидными метелками, часть веточек которых превращена в щетинки, окружающие основания колосков. На юге умеренно-теплой зоны и в субтропиках под названием чумизы, или гоми, часто культивируют Щетинник итальянский (*Setaria italica*).

Чумизу, или гоми, в Азии, Юго-Восточной Европе и в Северной Африке возделывают как пищевую и кормовую культуру. Это однолетнее растение высотой 1...1,5 м; листья опушенные. Чаще всего зерновки употребляют в пищу в виде крупы.

Могар (*S. moharium*) — однолетнее культурное растение, отличающееся от чумизы низкорослостью, тонкой соломиной, нелопастной укороченной метелкой, более крупными колосками и короткими щетинками. Используют преимущественно как кормовое растение.

Кукуруза, или маис (*Zea mays*), — аборигенное травянистое однолетнее растение Америки. Мощная корневая система, значительную часть которой составляют придаточные корни, образующиеся на сближенных базальных узлах главного побега, позволяет растению противостоять засухе. Облиственный, vyplненный стебель достигает высоты 2...3 м, но может быть и короче (до 1 м) и длиннее (до 6 м). Диаметр при основании 3...4 см. Листья линейно-ланцетные (длина 150 см, ширина 5... 15 см). Жилкование параллельное, язычок бесцветный длиной до 5 мм. Мужские и женские цветки кукурузы располагаются в разных соцветиях в пределах одного и того же растения (однодомность). Мужское соцветие — крупная метелка длиной до 40 см венчает верхушку главного

побега. Женские соцветия (початки) развиваются в пазухах нижерасположенных листьев. На одном растении два- три початка. Сверху они покрыты разросшимися влагалищами листьев, которые называют обертками. На каждом початке 8... 13 оберток. Колоски в початке двухцветковые, тесно расположенные. Из двух цветков развивается только один верхний. Нижний цветок редуцирован. Лодикулы обычно отсутствуют. Пестик с крупной завязью, длинным (до 45 см) столбиком и двухлопастным рыльцем. Верхушки столбиков и рыльца выступают из- под оберток и свешиваются наружу.

Кукуруза — важнейшее пищевое, кормовое и техническое растение.

В зерновке маиса отсутствует клейковина, поэтому его не используют для хлебопечения. Из муки или крупы готовят лепешки, каши, национальные блюда. Во многих странах мира зерновки кукурузы используют в пищу в виде консервированного зерна, хлопьев, мучных изделий с добавлением пшеничной муки и т. д. Из кукурузы получают столовый крахмал, растительное масло, кристаллическую глюкозу, декстрин, сиропы, сахар, пиво, этиловый спирт. На корм животным идут зерновки и зеленая масса, которая хорошо силосуется.

Столбики и рыльца, собранные в период созревания початков, используются в медицине.

Сахарный тростник (*Saccharum*) включает до 15 видов многолетних травянистых растений, происходящих из тропиков Юго- Восточной Азии. Распространены в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Растения травянистые, многолетние, корневищные, высотой 1...6 м. Стебель выполненный, диаметром до 5 см. Листовые пластинки широколинейные, длиной 1...2м, шириной 5...7 см. Побеги часто красноватые. Соцветие — крупная раскидистая метелка длиной 20...50 см, оси которой опушены длинными волосками. Колоски одноцветковые, в метелке расположены попарно. Запасным питательным веществом является сахароза, которая накапливается в клеточном соке паренхимы стебля.

Главный вид рода — Сахарный тростник благородный (*S. officinarum*) на протяжении тысячелетий возделывается в культуре и в диком состоянии неизвестен. Растение многолетнее, травянистое, корневищное, развивает мощную корневую систему, проникающую в глубь почвы до 1 м. Стебли высотой до 6 м. Из почек на сближенных базальных узлах образуется до 10... 12 боковых побегов. При вегетативном размножении в культуре преобладающий способ посадки — черенками (главным образом три верхних междоузлия побега). Культивируемые растения обычно не цветут, так как их убирают до его наступления. "Семенами" (плодами- зерновками) размножают только в селекционных целях.

Товарная часть растения — стебель. Сахарный тростник относится к числу технических культур первостепенного экономического значения. Главные источники кристаллического сахара — сахарный тростник и сахарная свекла. Сахарный тростник выращивают практически во всех странах тропического пояса и в прилегающих к нему наиболее теплых субтропических районах. Стебли тростника после соответствующей обработки идут как наполнитель в прессованные упаковочные и строительные материалы.

## Вопросы для самоконтроля

1. Однодольные растения. Лилииды. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, главные семейства, важнейшие представители, хозяйственное значение.

2. Лилейные. Мятликовые. Злаки. Бамбуковые. Просовидные. Особенности строения и филогенетические связи, географическое распространение, важнейшие представители, хозяйственное значение.

### Резюме.

**Класс Однодольные — *Monocotyledoneae*.** В классе четыре подкласса, 104 семейства, 3000 родов и около 63 000 видов. Зародыш с одной семядолей. Семяздоли обычно с двумя главными проводящими пучками. Листья простые с параллельным жилкованием, реже дуговидным; еще реже жилкование пальчатое или перистое. Листья обычно сидячие, часто с влагалищным основанием, реже более или менее дифференцированы на черешок и пластинку. Однодольные представлены главным образом однолетними и многолетними травами, часто с развитыми корневищами, луковицами, клубнями и клубнелуковицами. Иногда — вторичнодревовидные формы (первичнодревесные растения отсутствуют). Цветки обычно трехчленные.

**Подкласс Лилииды (*Liliidae*).** Самый обширный подкласс однодольных, значительно превосходящий остальные подклассы. В него входит наиболее крупное среди однодольных семейство — Орхидные. Среди лилиид имеются как группы относительно архаичные, так и группы очень продвинутые и высокоспециализированные, а некоторые семейства (в том числе Орхидные и Мятликовые) достигли очень высокого уровня эволюционного развития.

Систематика подкласса находится в стадии разработки. У разных авторов имеются значительные расхождения в объеме и числе семейств.

**Семейство Лилейные (*Liliaceae*).** Насчитывает 45 родов и около 1300 видов. Лилейные встречаются во всем мире. Особенно заметную роль они играют в растительном покрове степей, полупустынь и субтропических областей с периодическими засухами. В основном это многолетние травы, обычно с хорошо развитыми подземными запасными органами в виде корневищ, луковиц и клубнелуковиц. Листья простые, часто сидячие, влагалищные. Листовая пластинка от линейной до яйцевидной. Листорасположение очередное, часто двухрядное. Цветки яркоокрашенные, насекомоопыляемые, от мелких до довольно крупных — в разного рода соцветиях: кисть, зонтик или реже одиночные; обоеполые, редко однополые, правильные трехчленные. Околоцветник простой, венчиковидный. Листки околоцветника свободные или сросшиеся. Тычинок шесть в двух кругах. Гинецей синкарпный из трех плодолистиков. Завязь верхняя с многочисленными, большей частью анатропными семязачатками. Семена с эндоспермом, содержащим белки, жиры, редко крахмал и запасную целлюлозу. Зародыш маленький, прямой или согнутый.



**Семейство Мятликовые (*Poaceae*), или Злаковые (*Gramineae*).** Объединяет около 900 родов и до 11 000 видов; в нашей флоре 146 родов (1000 видов). Злаки распространены по всему земному шару и господствуют на лугах, в степях, прериях и саваннах. Преобладающая жизненная форма — травы, хотя есть и растения с более или менее одревесневшим стеблем, но без вторичного роста (бамбуки высотой до 30...40 м).

Полый стебель злаков — цилиндрическая соломина с хорошо выраженными узлами и междоузлиями с участками интеркалярной меристемы в их основании. Редко сердцевина его в междоузлиях выполнена паренхимой (кукуруза, сорго, сахарный тростник).

Листорасположение двухрядное, очень редко трехрядное. Листья простые, сидячие, влагалищные, редко черешчатые (бамбуки). Влагалища у большинства незамкнутые (открытые). У костра, ежи, перловника и некоторых других влагалища замкнутые (закрытые). Листовая пластинка линейная или узколанцетная. В месте перехода влагалища в листовую пластинку обычно имеется пленчатый или представленный рядом волосков язычок, редко он отсутствует, и иногда находятся ушки, охватывающие стебель. Влагалище надежно защищает интеркалярную меристему, а язычок препятствует затеканию воды.

Цветки злаков анемофильные, мелкие, невзрачные, с очень сильно редуцированным околоцветником, обоеполые, реже однополые. Они собраны всегда в простые моноподиальные соцветия — колоски. Число цветков в колоске от одного до 30 и более. Колоски, в свою очередь собраны в сложные соцветия: сложный колос, метелку или остями. В пазухах колосковых чешуи цветки не развиваются. На оси колоска в пазухах вышерасположенных прицветников (нижние цветковые чешуи) располагаются цветки. Колосковые и нижняя цветковая чешуи имеют листовое происхождение: тело чешуи гомологично влагалищу листа, а ее ость — редуцированной до главной жилки пластинке.

**Подсемейство Бамбуковые (*Bambusoideae*)** — распространены в тропиках, субтропиках и в зонах с теплоумеренным климатом обоих полушарий. Центр видового разнообразия — Юго-Восточная Азия. Очень широко интродуцированы по всему земному шару. Бамбуковидные — наиболее древняя группа злаков (ископаемые представители известны с третичного периода). Это корневищные многолетние растения, большей частью с одревесневающими стеблями. Стебель — соломина высотой 30 м и более, быстро одревесневающая, очень прочная. Листья, как правило, широколанцетные, черешчатые.

Соцветие метельчатое, верхушечное или пазушное. В колосках один—тридцать цветков. Колосковых чешуи две или больше. Цветки самые примитивные среди злаков, наименее редуцированные. Они обоеполые; лодикул две-три; тычинок от шести до 30 и более, расположены они в два круга. Пестик с одним-двумя, редко тремя рыльцами. Часто плод ягодовидный или ореховидный.

**Подсемейство Мятликовые (*Pooideae*).** К нему принадлежит значительное большинство внетропических злаков. Это растения травянистые, одно- и многолетние. Язычок пленчатый или из волосков. Соцветия — метелка, султан,

сложный колос. Колосковых чешуи иногда более двух, редко одна. Колоски с одним- двумя или большим числом цветков.

**Подсемейство Просовидные (*Panicoideae*).** Растения травянистые, одно- и многолетние. Язычки листьев волосковидные. Соцветие — метелка, реже ложный колос или султан. Колосковых чешуи более двух. Колоски двух- и одноцветковые, причем чаще бывает лишь один обоеполый цветок, а второй, если он развит, — тычиночный. Он располагается ниже обоеполого. У некоторых видов тычиночный цветок редуцируется до одной чешуи.

**Учебный модуль 4 "Основы геоботаники"**  
**Модульная единица 8 "Флористическая география"**  
**Учебный элемент 17 "Флора "**

**Аннотация.** Флора. Ареалы растений и типы ареалов. Космополиты, эндемики, реликты. Понятие о флористическом районировании Земного шара. Культурная флора. Центры происхождения культурных растений. Антропофиты: культурные, сорные, рудеральные и другие растения.

**Ключевые слова.** Флора. Ареал. Флористическое районирование. Культурные растения. Сорные растения. Рудеральные растения.

**Аннотация.** Флора. Ареалы растений и типы ареалов. Понятие о флористическом районировании Земного шара. Антропофиты: культурные, сорные, рудеральные и другие растения. Растительность. Распределение растительности в зависимости от климатических условий. Понятия зональной и интразональной растительности.

**Ключевые слова.** Растительность. Зональная растительность. Интразональная растительность. Агрофитоценоз.

**Вопросы лекции**

17.1. Растительное сообщество .....	356
17.2. Биоценоз .....	357
17.3. Агрофитоценоз.....	358
17.3.1. Видовой состав агрофитоценоза.....	359
17.3.2. Ярусность.....	360
17.3.3. Мозаичность .....	360
17.3.4. Смены агрофитоценозов.....	360
17.4. География растительности .....	361
17.5. Флора .....	365
17.5.1. Культурная флора.....	367
Вопросы для самоконтроля.....	369
Резюме. ....	370

### 17.1. Растительное сообщество

География растений изучает распространение растений на земной поверхности и закономерности этого распространения. Изучение размещения видов или других систематических таксонов (родов и т.д.) по земному шару является предметом флористической географии. Закономерности взаимосвязи растений и среды их обитания изучает экологическая география, или экология растений.

Растения образуют определенные закономерные сочетания, составляющие растительный покров (растительность). Изучение географии растительных сочетаний, их связей со средой и взаимовлияния видов является предметом геоботаники (фитоценологии).

**Растительность** – совокупность растительных сообществ (фитоценозов) Земли или отдельных ее регионов. Можно говорить о растительности Евразии, России, Московской области или Лосиноостровского национального парка.

Растительным сообществом или фитоценозом называется исторически сложившаяся устойчивая совокупность растений на однородном участке территории, характеризующаяся определенными взаимоотношениями растений друг с другом и с условиями среды.

Для фитоценоза характерны определенный видовой состав и структура, сформировавшиеся в результате отбора видов, способных существовать совместно в определенных условиях. Разберем такой упрощенный пример. На каком-то участке на достаточно близком расстоянии друг от друга выросли дубы. Кроны дубов сомкнулись, и под их пологом могут существовать лишь кустарники, выносящие такое затенение (например, орешник), а еще ниже — теневыносливые травы (например, сныть).

Видовой состав сообщества обусловлен флорой данной местности, но зависит он не от систематического положения растений, а от их экологических особенностей и конкурентоспособности. Виды, входящие в состав сообщества, экологически разнородны. Каждый из них занимает особую, свойственную ему экологическую нишу.

Роль видов в сообществе неравноценна. Виды, представленные большим числом особей (имеющие большее *обилие*) и занимающие большую площадь (имеющие высокое *покрытие*), играют в сообществе ведущую роль и называются доминантами. Доминанты, определяющие особенности среды сообщества, называются эдификаторами (строителями). В снытевой дубраве дуб — доминант и эдификатор, а сныть — только доминант.

Структура сообщества — еще один его важный признак. Она может выражаться в его *ярусности*, вертикальном расчленении. Особенно четко она выражена в лесу. Сосняк беломошник имеет двухъярусное строение: сосна — в

первом ярусе, лишайники — во втором. А в сосняке- черничнике бывает и пять ярусов: сосна — в первом ярусе, орешник — во втором, черника — в третьем, кислица — в четвертом и зеленые мхи — в пятом. Ярусность возникает в процессе естественного отбора для совместной жизни растений в условиях конкуренции за свет. Сложна и подземная структура сообщества. Она связана с конкуренцией за почвенную влагу и питательные вещества, способствует их более полному использованию.

Помимо ярусности существует и горизонтальное расчленение фитоценоза — *мозаичность*, обусловленная гетерогенностью условий: большим затенением под кронами или меньшей увлажненностью на болотных кочках.

Развитие растений фитоценоза идет неодинаково: одни уже цветут, другие в это время лишь вегетируют. Соответственно аспект (внешний вид сообщества в течение вегетационного периода) меняется.

Смена аспектов отражает сезонную изменчивость фитоценоза. Одновременно с подвижностью в природе наблюдается и устойчивость сообществ, которые, будучи нарушены, более или менее полно возвращаются к своему исходному типу. Восстанавливается после распахки степь. На месте вырубленного ельника появляется березняк или осинник, но постепенно их снова заменит ельник. Устойчивость и способность к самовозобновлению — свойства природных фитоценозов.

Природный фитоценоз — это закономерное сочетание растений, обусловленное историческим развитием, экологическими условиями, взаимодействием видов и обладающее известной структурой, способностью к восстановлению и определенному воздействию на среду (по В. В. Алехину).

## 17.2. Биоценоз

Растительное сообщество связано с обитающими в нем животными и другими организмами.

Растения, образующие фитоценоз, и обитающие на этой территории остальные организмы объединены между собой круговоротом веществ и энергии.

Растительное сообщество вместе с его обитателями образуют биоценоз. Биоценозы имеют определенный видовой состав и биомассу — общее количество живого органического вещества, выраженное в единицах массы. Биоценозы существуют в неразрывной связи с абиотической средой.

Биоценоз и его среда обитания (соответствующий участок земной поверхности с его атмосферой, почвой и водным режимом) представляют собой биогеоценоз. Границы биогеоценоза совпадают с границами растительного сообщества, являющегося его основой.

Биотические (авто- и гетеротрофные организмы) и абиотические (климат, почвы, водный режим) компоненты биогеоценоза связаны взаимодействием, осуществляющимся в процессе обмена веществ и энергии.

Биогеоценоз — это однородный участок земной поверхности с определенным составом живых (биоценоз) и косных (приземный слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.) компонентов, объединенных обменом веществ и энергии в природный комплекс.

Понятие "биогеоценоз" получило распространение главным образом в отечественной литературе; за рубежом чаще используется термин "экосистема". Биосфера Земли также является гигантской экосистемой.

### 17.3. Агрофитоценоз

Рост потребностей человечества, не удовлетворяющийся продуктивностью естественного растительного покрова, привел к созданию искусственных растительных сообществ — агрофитоценозов (от греч. *агрос* — поле). Первые растительные сообщества, созданные человеком, появились примерно 10...15 тысячелетий назад. Это были посевы хлебных злаков. Наряду с возделываемыми видами на полях сохранялись и некоторые растения, жившие здесь ранее, а также поселялись другие виды, для которых вновь создавшиеся условия оказались благоприятными. Некоторые из таких видов приспособились к жизни среди сельскохозяйственных растений и стали сорняками. Так возникли искусственные, создаваемые и регулируемые человеком агрофитоценозы. Увеличение численности человечества и рост потребностей обеспечивают неуклонное расширение занятых ими площадей.

Агрофитоценозы — это все растительные сообщества, где применяются агротехнические мероприятия: не только поля, искусственные пастбища и сенокосы, но и плантации чая, винограда, фруктовые сады и парки. Их высокая продуктивность обеспечивается интенсивной технологией, подбором высокоурожайных растений, внесением удобрений, мелиорацией (осушением или орошением), правильной агротехникой.

Агрофитоценозы — это экосистемы, которые создает, поддерживает и контролирует человек.

Агрофитоценозы — неотъемлемая часть современного растительного покрова. Доминантами и эдификаторами агрофитоценозов являются культурные растения, их состав формируется человеком, они — основные продуценты. Человек не только подготавливает территорию к созданию на ней необходимого ему агрофитоценоза, но и высевает семена доминанта — культурного растения. Остальные компоненты обычно появляются в составе сообщества независимо и часто вопреки желанию человека. Все компоненты агрофитоценоза, автотрофные и гетеротрофные, связаны определенными взаимоотношениями, и воздействие человека на посев (агрофитоценоз) всегда преломляется через эти взаимосвязи. Прямое воздействие растений друг на друга имеет место при паразитизме (повилика льняная — лен; заразиха ветвистая — подсолнечник); симбиозе (бобовые растения и клубеньковые бактерии; растения и микоризообразующие грибы); механическом давлении (вьюнок полевой на пшенице); вы-

делении физиологически активных веществ корнями (корневые выделения овса угнетают мак- самосейку, ржи — горчицу полевую; доказан взаимный обмен корневыми выделениями между культурными и сорными растениями).

Агрофитоценоз характеризуется определенным флористическим составом, структурой, взаимоотношениями растений друг с другом и с окружающей средой. От естественных фитоценозов его отличает целенаправленный подбор доминирующих растений, более простая структура, преднамеренная смена другими агрофитоценозами (севооборот), кратковременность существования, отсутствие способности к самовозобновлению.

**17.3.1. Видовой состав агрофитоценоза** включает культурные растения и сорняки. Культурные растения, посеянные человеком, доминируют. Сорные растения появились вместе с земледелием. В Центральной Европе — это каменный век (5...6 тыс. лет назад). Культурные растения и сорняки — растения вторичных местообитаний, эволюция которых шла при непосредственном участии человека — *агрофиты*. Наиболее древние сорняки, известные по археологическим находкам в качестве сорных еще с доисторического времени, — *археофиты*. Это василек синий, куколь обыкновенный, маки, костер ржаной, живокость полевая, ромашка непахучая, ярутка полевая, дымянка лекарственная — распространились на территории нашей страны вместе с возделываемыми растениями из Передней Азии или Средиземноморья. Среди сорняков есть и *неофиты* — заносные растения, появившиеся в агрофитоценозах в исторически недавнее время. Например, мелколепестник канадский, попавший в Европу в 1655 г. из Северной Америки; Галинзога мелкоцветная из Мексики (в 1880 г.) и др. Число неофитов растет все быстрее в связи с развитием земледелия, транспорта, увеличением перевозок грузов и перемещения людей.

Часть сорняков — местные виды (*аборигены*), которые нашли на полях подходящие условия. Это пырей, осот, Яснотка пурпуровая, мокрица, Мари белая и многосеменная.

На территории России широко распространены около 400 видов сорняков. Среди них двудольных больше, чем однодольных. Особенно богаты сорняками семейства Капустные, Мятликовые, Бобовые, Гвоздичные, Маревые.

Среди сорняков наиболее многочисленными как по числу видов, так обычно и по числу особей являются однолетники, у которых выработалась очень высокая семенная продуктивность.

За время совместного существования сорняки приспособились к тем условиям внутренней среды, которые формируют доминанты посева — культурные растения, а также к экстремальным условиям пашни, агротехническим, а к настоящему времени и химическим приемам борьбы с ними.

Широкое распространение получили виды:

- обладающие одинаковыми с культурными растениями требованиями к окружающей среде;
- с коротким периодом вегетации;
- с повышенной энергией семенного и вегетативного размножения;
- с ранним созревaniem и осыпанием семян задолго до уборки (в резуль-

тате чего семена остаются в почве);

- с семенами, которые всходят при температуре ниже 10 °С, могут прорасти без периода покоя (хотя максимальная всхожесть обычно после перезимовки);

- с растянутым (до десятков лет) периодом прорастания (всходы обычно составляют менее 1 % запасов семян в почве).

Структура и динамика агрофитоценоза проще, чем у природных сообществ в тех же условиях.

**17.3.2. Ярусность** — вертикальное расчленение агрофитоценоза выражена тем отчетливее, чем сильнее засоренность поля. Чистые одновидовые посевы, свободные от сорняков, представляют собой одноярусные сообщества. В присутствии сорняков верхний ярус занимают культурные растения, но в него могут входить и сорные растения такой же высоты (овсюг, бодяк, осот, чертополох). Они могут сформировать и свой ярус над ярусом культурных растений. Средний ярус включает виды, превышающие половину высоты культурных растений (например, василек синий на ржаном поле или марь белая и щирица в посевах кукурузы). Нижний ярус (до 25 см) включает низкие и стелющиеся сорняки типа фиалки полевой, ярутки, незабудки, пастушьей сумки. Вьющиеся сорняки (вьюнок, горец вьюнковый) — внеярусные растения.

**17.3.3. Мозаичность** на хорошо обработанном поле не выражена, *аспективность* зависит только от фенологии культурного растения. Однако при плохой агротехнике — невыровненное поле, неравномерное внесение удобрений, орошение, высева семян — мозаичность может развиваться.

Между культурными и сорными растениями возникает межвидовая конкуренция за свет, влагу, питательные вещества. Бодяк полевой для образования 36 ц зеленой массы потребляет из почвы такое количество питательных веществ, которого хватило бы для получения 31,8 ц зерна или около 200 ц корнеплодов свеклы.

Регулируя сроки посева и норму высева, можно повысить конкурентоспособность культурных растений. Создаваемое густым травостоем затенение ведет к изреживанию и гибели сорняков. Правильная агротехника и интенсивный сорт (т.е. быстро развивающийся, с мощной, затеняющей почву листвой) в ряде случаев обеспечивают достаточно эффективный контроль за численностью сорняков и высокий урожай.

- Задача агрофитоценологии — оптимизация и экологизация сельскохозяйственного производства, создание агрофитоценозов высокой продуктивности и стабильности.

**17.3.4. Смены агрофитоценозов** связаны с севооборотами, их осуществляет агроном. Агрофитоценозы не способны к самовосстановлению. Они обладают малой устойчивостью, их процветание и сохранение всецело связаны с деятельностью человека. Если она прекращается, искусственное растительное сообщество сменяется природной растительностью. Например, заброшенная пашня в лесной зоне быстро зарастает кустарником и мелколесьем, которые со временем сменяются настоящим лесом.



Перспективная задача растениеводства — создание агрофитоценозов высокой продуктивности и экологической устойчивости, способных к саморегуляции.

#### 17.4. География растительности

Распределение растительности на земном шаре тесно связано с природными условиями и прежде всего с климатом. С изменением климата от полюса к экватору наблюдается смена зон растительности (широтная зональность). Существование ее было отмечено еще А. Гумбольдтом (1769—1859). Для территории России зональность растительности и почв впервые была показана В. В. Докучаевым (1846—1903), который рассматривал каждую зону как результат взаимодействия всех факторов живой и неживой природы, как исторически формирующееся явление.

Помимо широтной зональности наблюдается и вертикальная зональность, или поясность, связанная с изменением климата и почв в зависимости от высоты над уровнем моря. При подъеме в горы температура снижается в среднем на 0,6...0,7 °С каждые 111 м; при продвижении же от экватора к полюсу такое же падение температуры наблюдается лишь через 100 км. Следовательно, смена климатических условий при изменении высоты происходит в тысячу раз быстрее и также обуславливает смену растительности. Вертикальные зоны называют поясами растительности.

Широтная зональность прослеживается лучше всего на равнинных территориях. На территории России выделяют следующие основные растительные зоны: полярных пустынь, тундры, лесотундры, тайги, широколиственных лесов, лесостепи, степи, полупустыни и пустыни.

Растительные сообщества, наиболее полно отражающие условия зоны и в других зонах не встречающиеся, называют зональными (например, еловые леса встречаются только в зоне лесов). Сообщества, которые встречаются в разных зонах, называют интразональными (например, сообщества болот встречаются в зоне тундр и в зоне тайги, сообщества солончаков — в зоне пустынь и полупустынь).

Зона полярных пустынь включает острова Шпицберген, Северная Земля и другие острова Северного Ледовитого океана, а также северную оконечность полуострова Таймыр. Это зона льдов и вечных снегов. Растительность развивается лишь на узкой прибрежной полосе, на каменистых склонах и вершинах скал. Сплошной растительный покров отсутствует, развиты отдельные куртины мхов и лишайников (в основном накипных и корковых). Встречаются отдельные экземпляры камнеломок, крупок, лютиков, маков, а также некоторых злаков и осок.

Зона тундр занимает около 3117 тыс. км<sup>2</sup>. Ее северная граница идет примерно по Полярному кругу, южная совпадает с 14°-ной изотермой июля. Средняя годовая температура 0°С. Осадков мало — 200...300 мм в год. Снег

держится 280 дней в году. Лето короткое и холодное. За лето почвы успевают оттаять на 30...50 см не глубже 1...1,5 м). Ниже залегают многолетнемерзлые грунты (вечная мерзлота).

Суровый климат обусловил флористическую бедность зоны. Общее число видов не превышает 400. Ведущая роль принадлежит мхам и лишайникам.

Широко распространены многолетние травы и кустарнички (багульник, брусника, толокнянка, подбел, куропаточья трава, морошка, клюква, крупки, ястребинки и т. д.). Большинство — низкие кустарнички (5...15 см) с жесткими ксероморфными листьями и крупными яркоокрашенными цветками. Развиты стланиковые формы карликовых ив и берез.

Характернейшая черта растительного покрова тундры — ее безлесье. Моховые тундры занимают пониженные территории с тяжелыми почвами. Здесь господствуют зеленые мхи. На легких песчаных и супесчаных почвах, по каменистым участкам развиваются лишайниковые тундры. Южнее, на более богатых почвах, формируются кустарничковые тундры.

Лишайниковые и кустарничковые тундры являются основной кормовой базой оленеводства. Кустарничковые сообщества с господством багульника, карликовой березки, ив, брусники, с участием осок, пушиц, злаков и разнотравья служат летними пастбищами. Лишайниковые тундры — зимние пастбища. Особенно ценны хорошо поедаемые ягельники (*Cladonia rangiferina*, *Cetraria islandica*), распространенные в западной части зоны, до Енисея. Оленеводство — основная отрасль сельского хозяйства зоны.

На юге тундра постепенно переходит в лесотундру. По берегам рек, на каменистых, хорошо прогреваемых склонах появляются отдельные деревья и редколесье из березы, осины, ели сибирской и лиственницы. Климат этой подзоны несколько мягче, здесь развивается земледелие. Выращивают картофель, овощи (горох, лук, салат, редис), кормовые травы. В отдельные годы вызревают озимая рожь, овес, ячмень.

Зона тайги — самая большая растительная зона России. Это около трети покрытой лесом площади Земли, около четверти мировых запасов древесины. Широкой полосой протянулась данная зона в северной части территории страны. Лесная зона характеризуется умеренным климатом: сравнительно теплым летом и суровыми зимами. Средняя годовая температура в лесной зоне 2...5°C. Осадков выпадает 500...700 мм в год. Почвы в основном подзолистые.

Господствуют хвойные леса. Основными лесообразующими породами здесь являются ель, лиственница, сосна, пихта. Ельники и пихтачи образуют темнохвойную тайгу, сосняки и лиственничники — светлохвойную. Береза и осина создают мелколиственные леса. Они первыми поселяются на гарях и вырубках, но затем вытесняются теневыносливыми хвойными. В более светлых лесах развивается подлесок из мелкоствольных деревьев и разнообразных кустарников — рябины, орешника, бересклета, крушины, жимолости, калины, малины, ежевики и др. Травостой нижнего яруса отличается большим видо-

вым разнообразием. В темных еловых и пихтовых лесах подлесок почти не развит, а травянистый покров более беден. Здесь преобладают вечнозеленые кустарнички и травы: брусника, грушанки, плауны и др. У многих растений — кислицы, седмичника, майника — цветки белые, хорошо заметные в темном лесу.

Для зоны тайги характерно развитие *лугов* и *болот*. По речным долинам развиты пойменные луга, а на водоразделах — суходольные. Суходольные луга своим возникновением обязаны деятельности человека (вырубка леса, косьба, пастьба). Ведущая роль в луговых растительных сообществах принадлежит злакам, хотя разнотравье также представлено достаточно широко. В лесной зоне расположены основные сенокосные угодья.

Растительные сообщества болот являются *интразональными* — 70 % болот сосредоточено в тундровой зоне, 30 % — в лесной. Болота характеризуются пересыщением поверхностных слоев водой, с чем связан особый ход почвообразовательного процесса, приводящий к образованию торфа.

Различают болота низинные и верховые. Болота, которые возникают на месте водоемов при их зарастании, — это *низинные* болота, богатые минеральными веществами. Для них характерны растительные сообщества черной ольхи, березы, ивы, различных осок. Здесь растут вахта болотная, белокрыльник, сабельник болотный, зеленые мхи. На плоских понижениях водоразделов, подстилаемых водонепроницаемыми глинами и суглинками, в условиях застаивания поверхностных вод формируются *верховые* болота, бедные минеральными веществами. Для растительного покрова верховых болот характерно господство сфагновых мхов. Именно из-за их биологических особенностей — высокой водоудерживающей способности и бактерицидных свойств — на верховых болотах образуется торф. Накопление торфа приводит к повышению поверхности болота, оно становится выпуклым. Широко развиты здесь и кустарнички: вереск, багульник, клюква, голубика и др.; могут встречаться болотные формы сосны, очень низкие, искривленные.

Заболачивание территории — нежелательное явление, так как затрудняет освоение земли, строительные работы, вызывает подъем уровня грунтовых вод в прилегающей местности. Но к осушению болот нужно подходить осторожно, с учетом их влияния на все окружающие угодья. Падение уровня грунтовых вод, иссушение многочисленных ручьев, питаемых болотом, может вызвать обмеление рек.

В зоне тайги развито многоотраслевое сельское хозяйство.

Зона широколиственных лесов прослеживается южнее зоны тайги на западе европейской части страны. Здесь господствуют буковые, дубовые, грабово-буковые и липовые леса; встречаются травяные болота, заболоченные заросли ольхи черной. Широколиственные леса есть и на юге Дальнего Востока.

В южной части обеих лесных зон узкой полосой протянулась лесостепь, почти не выраженная в Восточной Сибири. Здесь злаково-разнотравные лу-

говые степи и остепненные луга сочетаются с островами дубрав, березняков и осинников.

Зона степи простирается сплошной полосой от западных границ России до р. Оби. Здесь сплошная полоса степей заканчивается, к востоку расположены лишь отдельные степные участки.

Климат степной зоны резко континентальный, засушливый, с жарким летом (средняя температура июля 21...23 °С) и холодной зимой. Осадков недостаточно, в среднем 250...470 мм в год. Выпадают они большей частью зимой. Длительное отсутствие осадков в разгар вегетации часто приводит к засухам. Ветры сильные, нередки суховеи. Рельеф равнинный. Почвы черноземные и каштановые.

Большая часть степей распахана. В степной зоне возделывают пшеницу, кукурузу, а также подсолнечник, сахарную свеклу, картофель, зерновые и кормовые бобовые культуры. На бахчах выращивают арбузы и дыни. В садах вызревают хорошие сорта яблони, груши, сливы, вишни, черешни, абрикоса, шелковицы. Характернейшей чертой степей является их безлесье, связанное с сухостью климата. Господствуют многолетние ксерофитные травы — злаки и разнотравье. На севере зоны развиты луговые степи, на юге — ковыльные. Луговая разнотравная степь отличается высокой видовой насыщенностью. На 1 м<sup>2</sup> насчитывается 40...60 видов. Преобладает разнотравье: шалфей, лабазник, горицвет, крестовник, астрагал, клевер и т. д. Злаки — корневищные и рыхлодерновые: Кострец береговой, овсец, вейник, полевица. Луговые степи очень красочны. За лето здесь может смениться более 10 аспектов. По оврагам и западинам встречаются заросли степных кустарников — терна, вишни степной, спиреи и т. д. В ковыльных степях 80 % травостоя составляют дерновинные злаки — ковыль, типчак, тонконог и др. Однолетников мало. Весной, когда в почве еще сохранился запас влаги, развиваются эфемеры и эфемероиды — тюльпаны, луки и т. д.

Степи сменяются полупустыней. Она занимает междуречье Волги и Дона, север Прикаспийской низменности, выходит на юг Оренбургской области и идет далее на восток до Алтая. Климат здесь более сухой и континентальный, чем в степной зоне. На смену холодной зиме (средняя температура января —10...—20°С) приходит долгое жаркое и сухое лето (средняя температура июля 22...27°С). Осадков 200...300 мм в год. Испаряемость в 4...7 раз превосходит количество выпадающих осадков.

Растительный покров разрежен. Широко встречаются степные злаки (ковыль, типчак) и пустынные ксерофитные полукустарники (полынь, камфоросма, прутняк, солянки). Весной многочисленны эфемеры. Отличительная черта природы полупустынь — комплексность почвенно-растительного покрова. На небольших площадях чередуются разные растительные сообщества, характерные для разных условий микрорельефа и почв. Этот комплексный растительный покров включает как южностепные сообщества западин, так и пустынные сообщества полукустарников на солонцах.

Полупустыня используется как зимнее пастбище для овец. При чрезмерном выпасе злаки замещаются полынями.

Зона пустынь на территории России представлена в Калмыкии. Это северные пустыни, где господствуют полыни, галофитные кустарнички, псаммифитные кустарники эфемеры. Климат сухой, резко континентальный. Летние температуры очень высокие (27...32°C в среднем). Зима холодная, температура в январе может падать до —33...—36 °С. Температура резко колеблется от дня к ночи. Осадков выпадает чрезвычайно мало (80...250 мм в год), преимущественно зимой. Количество осадков колеблется от года к году, а иногда их не бывает совсем. Испарение обычно в 7...8 раз и более превышает годовую сумму осадков. Основной источник влаги — грунтовые воды.

Вегетация эфемеров заканчивается в течение недолгой весны. Ксерофиты же, несмотря на свою приспособленность к этим крайним условиям, летом впадают в так называемый жаропокой, когда все процессы жизнедеятельности очень сильно замедляются. На засоленных почвах распространены галофиты.

**17.5. Флора** — это совокупность систематических таксонов растений на определенной территории. Можно изучать флору земного шара, материка, страны или Московской области.

Каждый вид растений представлен на Земле огромным количеством особей, которые распространены на определенной территории. Площадь обитания вида — это его ареал. Можно говорить о географическом ареале родов, семейств или иных систематических таксонов.

Размеры ареалов варьируют очень сильно. Есть виды (роды, семейства и т. д.), имеющие предельно широкое распространение, которые обитают на всех, кроме Антарктиды, континентах. Это растения-космополиты. Больше всего космополитов среди водных, прибрежно-водных (ряска малая, тростник обыкновенный, виды рдеста) и сорных (мокрица, осот огородный, одуванчик лекарственный, крапивы, марь белая и др.) растений. Формирование космополитных ареалов связано с однородностью среды обитания этих растений на всех континентах (пресные водоемы или пашня) и более легкими путями расселения.

Виды (роды, семейства и т. п.), имеющие ограниченный ареал, называют эндемиками. Эндемики встречаются только в одном определенном регионе и не встречаются в других. Размеры эндемичного ареала могут быть разными: континент (эвкалипты в Австралии), остров или вершина горы. Примерами эндемичных растений могут служить *эльдарская сосна* (*Pinus eldarica*), распространенная в полупустынной зоне Азербайджана на площади около 300 га, *пицундская сосна* (*P. pithiusa*), растущая на Черноморском побережье Кавказа (мыс Пицунда) на площади около 50 га, *камчатская пихта* (*Abies gracilis*), образующая единственную в мире рощу на восточном побережье Камчатки. Ограниченность ареала может быть результатом сокращения некогда обширного ареала (палеоэндемизм) или обусловлена недавним возникновением не успевшего распространиться более широко вида (неоэндемизм). Примерами палеоэндемиков могут служить реликты.

Реликты — виды и другие таксоны растений, сохранившиеся от исчезнувших, широко распространенных в прошлом флор. Их различают по геологическому возрасту флор, от которых они сохранились: юрские (гинкго), третичные (секвойя, метасеквойя), ледниковые (карликовая березка — *Betula nana*).

Число эндемиков находится в прямой зависимости от возраста территории и ее изолированности. В таких условиях древняя флора может сохраниться, не смешиваясь с сопредельными флорами и развиваясь самостоятельно. Древние острова очень богаты эндемиками. В Новой Зеландии они составляют 72 % видов, на острове Св. Елены, Галапагосских островах — 82...90 % флоры.

Различают ареалы сплошные, когда вид имеет целостную площадь обитания, и несплошные, или дизъюнктивные, когда ареал распадается на несколько разобщенных территорий, настолько удаленных друг от друга, что обмен семенами или спорами между растениями невозможен.

Под влиянием человеческой деятельности естественные ареалы претерпевают усиливающиеся изменения. Вырубка лесов, распашка степей, осушение болот ведут к исчезновению местообитаний большого числа растений и, следовательно, к сокращению их ареалов, а иногда и к гибели местных видов. Одновременно создаются местообитания, доступные чуждым видам, пришельцам, т. е. идет расширение их ареалов. Сознательное — интродукция (например, кокосовой пальмы или клевера) и бессознательное (занос сорняков) распространение также ведет к расширению ареалов видов-пришельцев.

В основе изучения флоры лежит выявление ее видового состава, т. е. ее инвентаризация.

Богатство флоры отражает число слагающих ее видов. Наиболее богаты тропические флоры, что связано с их древностью и благоприятными климатическими условиями. На огромной территории России распространены менее 12 тыс. видов семенных растений, в Индии — 21 тыс. видов, в Бразилии — 40 тыс. Господствующие семейства в разных регионах различны.

На основании современного распределения семейств и родов на Земле выделено шесть флористических царств: Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Австралийское, Капское и Антарктическое. Они сформировались в юрский период, когда покрытосеменные имели возможность распространиться по всем континентам, представлявшим собой единую сушу (Пангею). В результате ее расщепления и разделения континентов эта возможность уменьшилась, что привело к дифференциации флористических царств. В Южном полушарии это произошло раньше, поэтому расстояния между континентами и степень изоляции были здесь более значительными. Отсюда существование трех царств в Южном полушарии, двух тропических царств по экватору и единого флористического царства (Голарктики) в Северном полушарии.

Территория России находится в Голарктическом царстве. Оно самое крупное и охватывает всю внетропическую часть Северного полушария, около половины суши Земли. В его флоре более 30 эндемичных семейств (в основном состоящих из одного рода, часто монотипного). Богато представлены семейства

Сосновые, Буковые, Березовые, Ивовые, Лютиковые, Маревые, Осоковые и др., содержащие большое количество эндемичных родов и множество эндемичных видов. Характерно отсутствие представителей тропических семейств.

Флора России насчитывает 11 400 видов семенных растений; 1137 моховидных, около 9000 видов водорослей, 3000 лишайников, 159 папоротников. Среди покрытосеменных преобладают виды семейства Астровые, — их около 2 тыс. Семейство Бобовые включает около 1,6 тыс., Мятликовые — около 1 тыс., Сельдереиные, Капустные и Розовые — около 700, Гвоздичные, Яснотковые — около 600, Осоковые и Лютиковые — около 500 видов.

Под влиянием деятельности человека произошло и происходит изменение флоры земного шара. Антропогенное давление приводит к унификации флор, утрате ими своеобразия. Это связано с усилением роли видов, приспособленных к обитанию в условиях, создаваемых человеком, и вымиранию аборигенных (местных видов), в том числе эндемичных, обычно мало конкурентоспособных. В большинстве материковых районов Земли виды-пришельцы (аллохтоны) составляют сейчас 10...20 % видового состава флоры, на островах их доля выше, может достигать 80 %.

Темпы вымирания ускоряются. В тропиках, где наблюдается основное разнообразие видов цветковых (155 тыс. из 235 тыс.), около 1/3 находится под угрозой вымирания, в умеренной зоне — 5,3 %, т. е. 4,5 тыс. из 85 тыс.

В Красную Книгу России (1999) занесены 533 вида, нуждающихся в охране: 444 вида покрытосеменных, 11 — голосеменных, 10 — папоротников, 4 — плаунов, 22 — мхов, 29 — лишайников, 17 — грибов.

Знание флоры необходимо для поисков новых перспективных сельскохозяйственных растений или диких сородичей для улучшения уже существующих.

### 17.5.1. Культурная флора.

Растения, выращиваемые человеком для удовлетворения своих потребностей, образуют в совокупности *культурную флору* Земли. Это в первую очередь пищевые, затем прядильные, кормовые, лекарственные, декоративные и другие культурные растения. Число их видов превышает 2,5 тыс. (около 10 % всех видов высших растений), относящихся почти к 50 семействам. Однако более 80 % растительных продуктов питания дают всего 6 из 235 тыс. существующих видов покрытосеменных. За всю историю человечества широко культивировались лишь около 150 видов. Используются в пищу чуть больше 20 видов, причем 14 из них относятся к злакам и бобовым.

Окультуривание растений началось в каменном веке и было одним из самых ранних достижений человека. Отбирая особи более крупных размеров и лучшего вкуса, сохраняя эти признаки избирательным размножением, человек вел бессознательный искусственный отбор. Затем полезные растения начали разводить около жилищ, т. е. от собирательства человек перешел к земледелию. Прimitивное земледелие развилось к бронзовому веку. Непрерывный отбор

привел к созданию культурных растений, так как отбирались семена с более продуктивных растений, с признаками, облегчающими сбор урожая, его хранение и использование. Невскрывающиеся бобы гороха, неосыпающиеся зерновки у пшеницы, початок кукурузы, плотно завернутый в листья обертки, одновременное прорастание семян — признаки культурных растений, удобные для человека, но снижающие жизнеспособность вида. Гипертрофированные размеры корнеплодов моркови и свеклы, кочанов капусты, клубней картофеля, плодов яблони или тыквы, очень высокое содержание в них Сахаров или других запасных веществ не нужны растению.

Это результат селекции. Формы, созданные искусственным отбором, не могли бы возникнуть в природе, они были бы неконкурентоспособны. Хотя отбор шел по фенотипическим признакам, человек, еще не понимая этого, сохранял гены, желательные для его целей, устраняя те, которые его не устраивали. Почти все современные культурные растения одомашнены (окультурены) более чем за 6 тыс. лет до н. э.

Древние очаги формообразования сельскохозяйственных растений Н. И. Вавилов (1887—1943) назвал *центрами происхождения культурных растений*. Это области, где произошло первичное видообразование большинства важнейших культурных растений. Вне этих центров введены в культуру лишь немногие растения и при том в новейшее время. Эти очаги возникали автономно, развивались изолированно в областях с благоприятными почвенно-климатическими условиями и богатой естественной флорой, давшей исходные формы для селекции. Н. И. Вавилов установил восемь самостоятельных центров происхождения культурных растений.

1. Китайский, или Восточноазиатский (горы Центрального и Западного Китая с прилегающими к ним низменными районами), — родина сои, трех видов проса, гречихи, голозерных и безостых ячменей, некоторых луков, баклажана, нескольких видов груш, яблонь, слив, хурмы, опийного мака. Здесь возникло около 20 % мирового многообразия культурных растений.

2. Индийский, или Южноазиатский (Индостан, Индокитай, Малайский архипелаг, Филиппинские острова), — рис, сахарный тростник, зерновые бобовые (нут, маш), цитрусовые (лимон, виды апельсина и мандарина), многие тропические плодовые (манго, банан и др.). Родина около половины известных культурных растений.

3. Среднеазиатский (Северо- Западная Индия, Афганистан, Таджикистан, Узбекистан, Западный Тянь-Шань) — пшеницы (карликовые и круглозерные), зерновые бобовые (горох, чечевица, конские бобы).

4. Переднеазиатский, или Западноазиатский (Западная Азия, включая внутреннюю Малую Азию, все Закавказье, Иран и горная Туркмения), — 9 видов пшениц (однозернянка, двузернянка, безостые мягкие), рожь, виноград, черешня, алыча, гранат, айва, инжир, миндаль, грецкий орех, дыня, важнейшие кормовые травы (люцерна, виды эспарцета, вики и др.).

3- й и 4- й центры в ряде случаев не разделяют. Они дали мировому земледелию 14 % видов культурных растений.



5.Средиземноморский — маслина, большое число овощных (свекла, капуста, петрушка, репа, луки репчатый и порей) и кормовых культур.

6.Абиссинский — твердые пшеницы, ячмень, кофе.

7.Центральноамериканский (включая Антильские острова) — кукуруза, виды фасоли, тыквы, перца, какао, длинноволокнистый хлопчатник — всего около 900 видов культурных растений.

8.Южноамериканский — картофель, табак (перувиано-экваторо-боливийский очаг), арахис, ананас, маниок (чилоанский очаг), подсолнечник (бразильско- парагвайский очаг).

Первоначальная география культурных растений сильно изменилась. За последние 500 лет важнейшие сельскохозяйственные культуры распространились по всему миру, их стали выращивать повсюду, где они дают хороший урожай. Пшеница занимает огромные площади в США, Китае, Аргентине, а подсолнечник и картофель — в России и Белоруссии; мировым производителем аравийского кофе стала Бразилия; южноамериканские какао и арахис наибольшие площади занимают в Африке и т. д. Такие государства, как США, Канада, Аргентина, Австралия, построили свое сельское хозяйство почти полностью на интродукции растений Старого Света.

Культурные растения отличаются некоторыми особенностями, не свойственными дикорастущим видам. Они не имеют естественного ареала, широко распространены по разным странам и континентам независимо от места их возникновения; естественная эволюция уступила место селекции, которая направлена на улучшение полезных для человека свойств (урожайность, увеличение содержания белка, сахара и т. д.). Культурные растения утратили способность к естественному распространению, и их существование обеспечивается только возделыванием. Для них характерны полиморфизм и гигантизм тех частей, которые имеют хозяйственную ценность.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Что такое растительное сообщество (фитоценоз)?
2. В чем проявляется устойчивость природного фитоценоза?
3. Что такое биоценоз и биогеоценоз?
4. Как называют растительные сообщества, создаваемые и регулируемые человеком? Приведите примеры таких сообществ.
5. Чем отличается агрофитоценоз от природного сообщества?
6. Что такое растительность? Сравните это понятие с понятием флора.
7. С чем связана зональность растительного покрова?
8. Какие сообщества называют интразональными?
9. Какие почвенно- растительные зоны выделяют на территории России?
10. Что такое болото? Где они встречаются? Каково их значение?
11. Что такое флора?

12. Что такое ареал?
13. Какие растения называют эндемиками, а какие — космополитами?
14. Что такое центр происхождения культурных растений?
15. Какие особенности отличают культурные растения от дикорастущих?
16. Где сформировались основные возделываемые злаки — пшеница, рис, кукуруза, ячмень, сахарный тростник?
17. Каковы центры происхождения сои, гороха, чечевицы, арахиса, фасоли?
18. Откуда пришли к нам картофель, свекла, капуста, подсолнечник?
19. Где родина кофе, какао, табака, цитрусовых?
20. С каким центром связано окультуривание винограда, грецкого ореха, дыни?
21. Флористические царства Земли.
22. Растительность зональная и интразональная.
23. Широтная зональность и поясность растительного покрова.
24. Основные растительные зоны на территории России.

### **Резюме.**

География растений изучает распространение растений на земной поверхности и закономерности этого распространения.

Изучение размещения видов или других систематических таксонов (родов и т.д.) по земному шару является предметом флористической географии.

Закономерности взаимосвязи растений и среды их обитания изучает экологическая география, или экология растений.

Растительным сообществом или фитоценозом называется исторически сложившаяся устойчивая совокупность растений на однородном участке территории, характеризующаяся определенными взаимоотношениями растений друг с другом и с условиями среды.

Виды, представленные большим числом особей (имеющие большее *обилие*) и занимающие большую площадь (имеющие высокое *покрытие*), играют в сообществе ведущую роль и называются доминантами. Доминанты, определяющие особенности среды сообщества, называются эдификаторами и (строителями).

Структура сообщества — еще один его важный признак. Она может выражаться в его *ярусности*, вертикальном расчленении.

Помимо ярусности существует и горизонтальное расчленение фитоценоза — *мозаичность*, обусловленная гетерогенностью условий.

Развитие растений фитоценоза идет неодинаково: одни уже цветут, другие в это время лишь вегетируют. Соответственно аспект (внешний вид сообщества в течение вегетационного периода) меняется. Смена аспектов отражает сезонную изменчивость фитоценоза.

Растительное сообщество вместе с его обитателями образуют биоценоз. Биоценозы имеют определенный видовой состав и биомассу — общее количество живого органического вещества, выраженное в единицах массы. Биоценозы существуют в неразрывной связи с абиотической средой.

Биоценоз и его среда обитания (соответствующий участок земной поверхности с его атмосферой, почвой и водным режимом) представляют собой биогеоценоз. Границы биогеоценоза совпадают с границами растительного сообщества, являющегося его основой.

Биогеоценоз — это однородный участок земной поверхности с определенным составом живых (биоценоз) и косных (приземный слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.) компонентов, объединенных обменом веществ и энергии в природный комплекс.

Искусственные растительные сообщества называют агрофитоценозами. Агрофитоценозы — это экосистемы, которые создает, поддерживает и контролирует человек. Видовой состав агрофитоценоза включает культурные растения и сорняки. Смены агрофитоценозов связаны с севооборотами, их осуществляет агроном.

Распределение растительности на земном шаре тесно связано с природными условиями и прежде всего с климатом. С изменением климата от полюса к экватору наблюдается смена зон растительности (широтная зональность). Помимо широтной зональности наблюдается и вертикальная зональность, или поясность, связанная с изменением климата и почв в зависимости от высоты над уровнем моря.

Флора — это совокупность систематических таксонов растений на определенной территории. Площадь обитания вида — это его ареал. Виды (роды, семейства и т. п.), имеющие ограниченный ареал, называют эндемиками. Реликты — виды и другие таксоны растений, сохранившиеся от исчезнувших, широко распространенных в прошлом флор. В основе изучения флоры лежит выявление ее видового состава, т. е. ее инвентаризация.

На основании современного распределения семейств и родов на Земле выделено шесть флористических царств: Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Австралийское, Капское и Антарктическое.

Растения, выращиваемые человеком для удовлетворения своих потребностей, образуют в совокупности *культурную флору* Земли. Древние очаги формирования сельскохозяйственных растений Н. И. Вавилов (1887—1943) назвал *центрами происхождения культурных растений*. Н. И. Вавилов установил восемь самостоятельных центров происхождения культурных растений.

**Учебный модуль 4 "География и экология растений"**  
**Модульная единица 9 "Экология растений"**  
**Учебный элемент 18 "Группы растений по отношению к экологическим факторам"**

**Аннотация.** Общая экология и экология растений. Разделы экологии (аутэкология, экология популяций, синэкология). Стенотопные и эвритопные виды. Классификация экологических факторов. Абиотические и биотические факторы. Климатические факторы. Свет. Температура. Вода. Воздух. Почва. Биотические факторы. Антропогенные (антропические) факторы. Жизненные формы как результат приспособления растений к экологическим факторам. Понятие о типах стратегии жизни у растений. Структура и динамика фитоценозов. Классификация фитоценозов. Агроценозы.

**Ключевые слова.** Общая экология. Экология растений. Аутэкология. Экология популяций. Синэкология. Стенотопные виды. Эвритопные виды. Абиотические факторы. Биотические факторы. Климатические факторы. Свет. Температура. Вода. Воздух. Почва. Биотические факторы. Антропогенные (антропические) факторы. Жизненные формы. Стратегии жизни. Структура фитоценозов. Динамика фитоценозов. Классификация фитоценозов. Агроценозы.

**Вопросы лекции**

18.1. Экология растений Основные понятия .....	373
18.2. Экологические факторы. ....	373
18.3. Абиотические экологические факторы.....	375
18.3.1. Свет как экологический фактор.....	375
18.3.2. Температура как экологический фактор.....	377
18.3.3. Вода как экологический фактор .....	378
18.3.4. Воздух как экологический фактор.....	383
18.4. Почвенные факторы.....	384
18.5. Орографические (топографические) факторы .....	386
18.6. Биотические факторы .....	386
18.6.1. Конкуренция .....	386
18.6.2. Зоогенные факторы. ....	387
18.7. Антропогенные факторы.....	387
Вопросы для самоконтроля.....	387
Резюме .....	388

## **18.1. Экология растений Основные понятия**

Экология (от греч. ойкос — дом, жилище и - логия) — наука об отношениях растительных и животных организмов и образуемых ими сообществ между собой и с окружающей средой.

Термин "экология" предложен в 1866 г. немецким зоологом Эрнстом Геккелем. Объектами экологии могут быть организмы, популяции организмов, виды, их сообщества и биосфера в целом. Экология изучает их строение и функционирование.

Прикладное значение экологии трудно переоценить. Человечеству предстоит решить такие жизненно важные экологические проблемы, как обеспечение потребностей в воде и пище в условиях возрастающей численности населения Земли. Академик В. Л. Комаров писал, что повышение урожайности полей, сенокосов, пастбищ — это в первую очередь грандиозные экологические проблемы. Не зная экологии, не изучив, как в природе образуются сообщества растений и животных, дающих в данных климатических и почвенных условиях максимум органического вещества, иначе "максимальный урожай", человек не может создать такие условия, в которых они развивались бы наиболее успешно. Применяя разные агротехнические приемы — вспашку, осушение, орошение, внесение удобрений, — агроном направленно изменяет среду обитания растений, стремясь создать такие экологические условия, в которых возделывание растений стало бы наиболее эффективным.

Экологические исследования охватывают разные уровни организации живого. Экология сообществ - синэкология, или биогеоценология, изучает многообразие, строение и свойства растительных сообществ и экосистем всех рангов. Один из ее разделов – экология сельскохозяйственных сообществ.

Экология популяций рассматривает структуру и свойства популяций, количественные отношения, связи с другими популяциями и видами. Особое внимание уделяется закономерностям колебаний численности популяций.

Экология организмов – аутэкология рассматривает пути влияния среды на организмы; их адаптивные (приспособительные) способности, которые проявляются в форме анатомо- морфологических и физиологических приспособлений, обеспечивающих возможность жить и развиваться в конкретных условиях. Экология организмов изучает также ритмы жизни и жизненные формы организмов, являющиеся свидетельством их приспособленности к комплексному действию среды.

Все, что окружает растение, обеспечивает всем необходимым для жизни, является его средой обитания.

## **18.2. Экологические факторы.**

Среда обитания — сложный комплекс условий, многообразно воздействующих на организм. Элементы среды, прямо или косвенно влияющие на форму и функции организма, называются экологическими факторами. По про-

исхождению различают факторы абиотические, биотические и антропогенные (их можно отнести к биотическим). Абиотические факторы — факторы неорганической (неживой) природы; биотические — факторы, связанные с воздействием живых организмов; антропогенные (антропические) — обусловленные деятельностью человека.

По характеру воздействия различают прямодействующие экологические факторы — свет и связанное с ним тепло, вода, и косвенные, действие которых проявляется опосредовано, через среду обитания, через перераспределение других факторов — рельеф, гранулометрический состав почв. Например, северный склон возвышенности будет более холодным, чем южный; песчаные почвы более сухими, чем глинистые при одинаковом количестве осадков.

Воздействие экологического фактора зависит от его интенсивности. Для каждого организма (популяции, вида) существует оптимальное значение фактора; уменьшение или увеличение его интенсивности угнетает жизнедеятельность. Оптимальное значение фактора неодинаково для каждого из Максимальное и минимальное значения фактора, при которых еще возможна жизнедеятельность, называют пределами выносливости. Одни виды выдерживают значительные отклонения от оптимального значения фактора, т. е. обладают широким диапазоном выносливости (эвритопные виды), другие — узким (стено-топные виды). Сосна растет и на сухих перках, и на болоте, где стоит вода, а кувшинка гибнет, как только окажется вне воды.

Реакция растения на экологический фактор может меняться в течение его индивидуальной жизни, или онтогенеза. Так, всходы ели повреждаются прямым солнечным светом, взрослые же деревья к нему нечувствительны.

На распределение и развитие растений сильнее прочих воздействуют те факторы среды, которые находятся в недостатке или избытке. Такие факторы получили название лимитирующих (ограничивающих) факторов. В тундре таким лимитирующим фактором является тепло, в тайге — богатство почвы, в степи или пустыне — влага. Ограничительное действие лимитирующего фактора проявляется и при благоприятном уровне остальных факторов среды. Сочетание условий среды, обеспечивающее наиболее успешный рост, развитие и размножение каждого организма (популяции, вида и т. д.), называют биологическим оптимумом.

Приспособление организмов к условиям их существования называется адаптацией. В процессе адаптации у растений возникают разнообразные экоморфы, т. е. специфические жизненные формы, отражающие их приспособленность к определенным условиям среды (например, водные растения — гидрофиты; растения засоленных почв — галофиты). Жизненная форма — внешний облик растения (его габитус), структура его надземных и подземных органов. Одинаковые жизненные формы возникают конвергентно в неродственных систематических группах под влиянием одинаковых условий (например, форма стеблевого суккулента у кактусов и некоторых молочаев).

### 18.3. Абиотические экологические факторы.

**18.3.1. Свет как экологический фактор.** Экологически значимы интенсивность света, его спектральный состав, продолжительность воздействия, а также суточная и сезонная периодичность.

По требовательности к интенсивности света различают световые, теневые и теневыносливые растения.

*Световые растения (гелиофиты)* — растения нормально развиваются только при полном освещении и плохо переносят даже незначительное затенение. Они широко распространены в сухих степях и пустынях, где растительный покров изрежен и растения не затеняют друг друга. Из растений лесной зоны к гелиофитам можно отнести растущие на открытых местах очиток едкий, молодило, иван-чай и некоторые другие. К гелиофитам относится большинство сельскохозяйственных культур — хлебные злаки, сахарная свекла, картофель и др. Особенно требователен к свету рис, при его недостатке он явно задерживает свое развитие.

*Теневыносливые растения (сциофиты)* лучше растут на полном свету, однако способны выносить и затенение. К ним принадлежат основные лесобразующие породы. По возрастанию теневыносливости они образуют следующий ряд: лиственница, береза, осина, сосна, дуб, ель, бук. Минимальная освещенность для лиственницы —  $1/6$  полного дневного света, для бука —  $1/60$

*Теневые растения (сциофиты)* - не переносят полного освещения и нормально развиваются только в условиях затенения при рассеянном свете. Это лесные папоротники, мхи, кислица.

Свет оказывает определяющее воздействие на форму роста. Невысокие, приземистые деревья с раскидистой кроной (например, сосна или дуб на открытом месте), розеточные травы (подорожник, одуванчик и др.) обычно растут на открытых, освещенных местах. В условиях затенения в лесу сосны интенсивно растут в высоту, теряя боковые ветви (самоочищение ствола), формируя цилиндрический ствол, высоко очищенный от сучьев, с небольшой кроной (корабельные сосны).

При отсутствии света образуются этиолированные (бесхлорофилльные) побеги с очень длинными междоузлиями (побеги, вырастающие на клубне картофеля в темноте). Слабые удлинённые междоузлия образуются путем растяжения клеток при уменьшении числа клеточных делений. Такое явление наблюдается в загущенных посевах зерновых и вызывает полегание хлебов, затрудняющее их уборку.

Направляющее действие света проявляется в образовании листовой мозаики, расположении листьев ребром (эвкалипт) или под определенным углом к солнечным лучам.

Анатомическое строение листьев также отражает адаптацию растений к свету. Листья гелиофитов имеют хорошо развитый многослойный столбчатый

мезофилл, большее число устьиц на единицу поверхности, хорошо развитую сеть жилок. Обычно они с толстостенной эпидермой, кутикулой с восковым налетом, часто с покровом из мертвых волосков и погруженными устьицами. Кутикула и волоски, отражая солнечные лучи, предохраняют листья от перегрева и иссушения. У теневыносливых и теневых растений листья с тонкой пластинкой, так как столбчатый мезофилл развит очень слабо.

Проводящие и механические ткани у световых растений развиты лучше, чем у остальных.

Величина хлоропластов у световых и теневых листьев различна. У гелиофитов хлоропласты в клетках мезофилла более мелкие и многочисленные, чем у теневых и теневыносливых растений. Это обеспечивает им увеличение суммарной фотосинтетической поверхности. Хлоропласты у теневых растений крупнее, чем у световых, и содержат больше хлорофилла. Это обеспечивает возможность фотосинтеза при слабой освещенности.

Значительное влияние на освещенность оказывает запыленность. В городах из-за загрязнения атмосферы выбросами заводов и машин освещенность может снижаться до 15 % и более.

Изменение длины дня в течение года оказывает влияние на растения. Реакция организма на продолжительность дня, выражающаяся в изменении процессов роста и развития, получила название фотопериодизма.

Это общее важное приспособление, регулирующее сезонные изменения. Оно играет роль пускового механизма сезонного ритма — от весеннего пробуждения до зимнего покоя.

Совпадение периодов жизненного цикла с соответствующим временем года (сезонный ритм) носит приспособительный характер и имеет огромное значение для формирования вида, так как обеспечивает использование наиболее благоприятных условий для роста и развития. Фотопериодизм регулирует физиологические процессы, приводящие к росту и цветению растений весной, сбрасыванию ими листвы и обезвоживанию клеток осенью. У растений нашей флоры удлинение дня ведет к образованию цветков, поэтому в ней преобладают длиннодневные растения, их цветение наступает при продолжительности светлого периода суток 12 ч и более. К ним относятся и культурные растения: рожь, овес, большинство сортов пшеницы, ячмень, картофель, лен. Растения преимущественно тропического происхождения переходят к цветению, когда день становится коротким (менее 12 ч). Это короткодневные растения: соя, просо, кукуруза, рис, подсолнечник, конопля, георгины, зацветающие лишь в конце лета или осенью.

Реакция растений на длину дня и ночи должна учитываться при возделывании сельскохозяйственных растений. Известно, например, что у льна и конопли в условиях короткого светового дня повышается содержание масла в семенах, а в условиях длинного — убыстряется формирование лубяных волокон.



### 18.3.2. Температура как экологический фактор

Температура – один из важнейших экологических факторов. Тепло – необходимое условие роста и развития. От него зависят уровень и интенсивность биохимических и физиологических процессов (обмен веществ, фотосинтез), а вслед за ними процессов роста и размножения.

Растения — пойкилотермные организмы, т.е. температура тела у них непостоянная, определяемая температурой окружающей среды. Она в значительной степени обуславливает прорастание семян, фотосинтез, дыхание, рост и другие процессы.

Для оценки тепловых ресурсов вегетационного периода широко используют такой показатель, как сумма активных температур, который состоит из суммы положительных среднесуточных температур за период вегетации, превышающих 10 °С. Этот показатель не только характеризует потребность растений в тепле, но и дает возможность определить район возделывания той или иной сельскохозяйственной культуры. В районах, где сумма активных температур составляет 1000... 1400 °С, можно возделывать ранние сорта картофеля, корнеплоды; там, где эта сумма достигает 1400...2200 °С, — зерновые культуры, картофель, лен и др.; сумма активных температур 2200...3500 °С соответствует зоне интенсивного плодоводства; при сумме активных температур более 4000 °С успешно возделывают субтропические культуры (чай, цитрусовые и др.).

Приспособление растений к различным термическим условиям происходит на уровне клетки, ткани и организма. Холодостойкость обусловлена свойствами цитоплазмы, способностью ее к обезвоживанию и накоплению сахаров и глицерина, которое происходит в результате снижения содержания ауксинов и ослабления дыхания. При медленном снижении температур растения успевают перестроиться и не страдают от морозов, в то время как неожиданные заморозки приводят их к гибели.

От перегрева растения защищает транспирация: за счет испарения происходит понижение температуры листьев.

Для нормального развития разные органы нуждаются в неодинаковых температурах. Например, лен хорошо растет, если температура корня примерно в два раза ниже (10 °С), чем побега (22 °С).

Воздействие низких температур приводит к формированию стелющихся форм (стлаников) у древесных и кустарниковых растений (кедровый стланник, можжевельник туркменский в горах, береза карликовая в тундре). В горах или других местообитаниях, где перепады дневных и ночных температур очень велики, часто развиваются подушковидные формы. Встречаются они и в тундре. Многолетние кустарнички- подушки с мелкими листьями характеризуются очень слабым годичным приростом своих побегов, прижатых к земле и сильно

разветвленных. Внутри плотных растений- подушек температура может значительно отличаться от температуры окружающей среды ее колебания менее выражены. Днем внутри подушки прохладнее, ночью — теплее, чем вокруг. Отличия могут достигать 10 °С и более.

Приспособлением к переживанию сухого жаркого или холодного периодов являются втягивающие контрактильные корни. Они втягивают под землю почки возобновления, луковицы и корневища, где в состоянии покоя они защищены от неблагоприятных условий.

### **18.3.3. Вода как экологический фактор**

Вода необходима для жизни растения. Тело его на 50...98 % состоит из воды. Все физиологические процессы протекают при ее участии. Вода — один из наиболее существенных экологических факторов, оказывающих влияние на распространение растений.

Условия водообеспечения накладывают глубокий отпечаток на внешний облик и внутреннюю структуру растения. По отношению к условиям увлажнения различают пять основных эколого- морфологических групп растений: гидро-, гело-, гигро-, мезо- и ксерофиты.

Гидрофиты — водные растения, погруженные в воду или плавающие на ее поверхности (пузырчатка обыкновенная, ряска трехдольная и др.) и подводные укореняющиеся, часть листьев которых находится на поверхности воды (кувшинка, кубышка, рдесты, элодея, или водяная чума, и др.).

Водная среда обитания имеет ряд особенностей. Света здесь меньше, так как часть лучей отражается поверхностью воды. С глубиной изменяется и его спектральный состав: верхние слои воды поглощают красные лучи, более глубокие — зеленые, синие и ультрафиолетовые. Высшие водные растения поэтому редко обитают на глубине более 1...2 м.

Колебания температуры, связанные с сезоном года и временем суток, сглажены высокой теплоемкостью воды. Тепловой режим здесь более выравнен и постоянен. В связи с медленным прогреванием воды весеннее пробуждение растений запаздывает по сравнению с наземными. Вода значительно плотнее воздуха, она поддерживает тело растений. Воздуха в воде мало, особенно кислорода, необходимого для аэробного дыхания.

По содержанию питательных веществ, подвижности (приливы, отливы, течение и др.) и тепловому режиму водоемы очень отличны, что обуславливает и разнообразие набора растений. Они принадлежат к разным семействам и родам, но имеют общие черты строения, связанные с приспособлением к жизни в воде.

Большинство погруженных и плавающих растений обладают очень большой поверхностью тела по отношению к его общей массе. Они поглощают воду, растворенные в ней питательные вещества и газы через эпидерму. Чем больше площадь соприкосновения растения с окружающей водой, тем благо-

приятнее условия его питания и дыхания. Относительно плотная водная среда позволяет развивать такую поверхность. Эти растения обычно имеют длинные и гибкие побеги, листья их тонкие или рассеченные на многочисленные мелкие доли (у видов водяных лютиков, урути, роголистника и др.). Они хорошо омываются проточной водой, не подвергаясь при этом разрыву.

Другой характерный признак водных растений — упрощение и даже редукция корневой системы. Она служит в основном для закрепления на дне. Всасывание необходимых веществ осуществляется всей поверхностью тела.

Многие многолетние водные растения имеют хорошо развитую систему корневищ, которые выполняют функцию запасающих органов и служат для возобновления. Таковы сильно ветвящиеся тонкие корневища рдестов, толстые, достигающие большой длины и богатые запасным крахмалом корневища кувшинок и т. д.

Для анатомического строения гидрофитов характерен ряд приспособительных признаков, связанных со спецификой роста в водной среде.

На погруженных в воду листьях и стеблях эпидерма лишена устьиц, кутикулы, волосков, воскового налета; через нее идет всасывание воды и газов. Эпидерма способна ослизниться. Слизь уменьшает трение при колебании побегов в текучей воде. Ослизнение клеточных стенок защищает протопласт от выщелачивания окружающей водой. У плавающих на поверхности воды листьев кувшинки или кубышки кутикула выражена. Она плохо смачивается, и устьица, развитые на верхней стороне листа, не заполняются водой. Устьиц много, они постоянно открыты, что свидетельствует об очень интенсивной транспирации.

У гидрофитов чрезвычайно развита система межклетников, заполненных воздухом, т.е. аэренхима. Она обеспечивает растению запас газов, аккумулируя кислород фотосинтеза днем, а ночью используя его для дыхания и накапливая углекислый газ. Аэренхима увеличивает плавучесть листьев, они поднимаются вверх, где условия более благоприятны для фотосинтеза. Механические ткани развиты слабо — вода сама поддерживает тело растения. Извлеченное из воды растение сразу поникает, листья его обвисают, оно не способно сохранять вертикальное положение. Проводящие ткани очень сильно редуцированы. Осмотическое давление в клетках низкое, не превышает 8 атм.

Семенное размножение у гидрофитов часто затруднено. Рдесты и водные лютики лишь во время цветения поднимают над водой цветки, а наяды и роголистники даже цветут под водой. После опыления и оплодотворения цветки втягиваются в воду, плоды и семена созревают под водой. Распространяются они водой, ветром и водоплавающими птицами, а также другими способами.

Водные растения легко размножаются вегетативно.

Гигрофиты — "земноводные", "амфибии" — прибрежно- водные растения, живущие в условиях избыточного или переменного увлажнения. Растут частично погруженными в воду, выносят как временное полное затопление, так и выход на сушу. К этой группе принадлежат стрелолист, сусак, частуха подорожниковая, тростник, рогоз, камыш озерный, ежеголовник. По своему строению они близки к гидрофитам, однако способны выдерживать некоторую поте-

рю воды, не теряя форму. Их механические и проводящие ткани лучше развиты. Осмотическое давление 8—12 атм.

Для некоторых гигрофитов характерна *гетерофиллия* (разнолистность), связанная с изменением экологических условий в течение онтогенеза растения.

Гелофиты — это группа гигрофитов — обитателей сырых или болотистых переувлажненных почв. Среди них такие лесные и луговые травы, как недотрога, калужница, белокрыльник, пушица, многие осоки. Гелофиты слабо регулируют свою транспирацию, устьица у них всегда открыты. Излишняя вода выводится через гидатоды (водяные устьица).

Гигрофиты — переходная группа от типичных водных растений- гидрофитов к сухопутным — мезофитам и ксерофитам.

Мезофиты — растения, живущие в условиях достаточного увлажнения. Мезофиты широко распространены на земной поверхности. Большинство растений лугов и лесов относится к этой группе. К мезофитам относятся растения разных жизненных форм: наши лиственные деревья и кустарники, большинство луговых трав, многие многолетние травянистые лесные виды, полевые сорняки. В строении мезофитов сочетаются черты гигрофитов и ксерофитов. Для них характерно нормальное развитие покровных тканей, среднее число устьиц и жилок. Листья обычно довольно крупные, тонкие. Осмотическое давление не превышает 25 атм.

В средних условиях теплового и водного режима мезофиты быстро растут и дают высокие урожаи. Вследствие этого человек отбирал и культивировал именно мезофиты. К ним принадлежат основные сорта пшеницы, гречиха, лен, клевер луговой, овощные и плодовые растения. Их мезофитные свойства в культуре усиливаются.

Ксерофиты — растения, живущие в условиях недостаточного увлажнения. Они способны переживать атмосферную и почвенную засуху, оставаясь физиологически активными.

Большинство ксерофитов — растения степей, полупустынь и пустынь. Встречаются они и в лесной зоне умеренного климата, главным образом в местах, сильно прогреваемых солнцем и мало- орошаемых, например на южных склонах гор, обрывах, песчаных откосах и т. д.

Ксерофиты очень разнообразны по строению и облику. По характеру приспособлений среди них могут быть выделены эуксерофиты, суккуленты, а также эфемеры и эфемероиды.

*Эуксерофиты* — собственно ксерофиты, настоящие ксерофиты, или склерофиты — растения разных жизненных форм, относящиеся к разным родам и семействам. Преобладают многолетние травы (ковыль, типчак, свиной) и полукустарники (полыни, прутняк), есть кустарники (эфедра) и небольшие деревья (саксаул). Из культивируемых растений к ним относятся сорго, суданская трава, маслина.

Внешний облик эуксерофитов очень характерен: суховатые твердые стебли, мелкие жесткие листья. Такая структура позволяет им переносить засуху,

высокие температуры, сухие почвы, горячие иссушающие ветры. Склерофиты могут терять до 25 % содержащейся в них воды, сохраняя жизнеспособность.

Уменьшение транспирации и накопление воды в растении обеспечивают как физиологическими, так и морфолого-анатомическими приспособлениями. Повышенное осмотическое давление (40...60 атм., а у мезофитов оно ниже 20 атм.) позволяет эуксерофитам извлекать воду из достаточно сухой почвы.

Морфологические и анатомические особенности эуксерофитов очень разнообразны.

Сокращение расхода воды прежде всего связано с уменьшением транспирации. Это достигается ограничением испаряющей поверхности листьев. Одни из склерофитов безлистны (афиллы); листья их редуцированы или рано опадают. Другие же имеют мелкие, нерасчлененные жесткие листья. В засушливый период часто происходит листо- или ветвепад.

Важную роль играет и строение эпидермы с толстой кутикулой, восковым налетом или сильным опушением, что придает листьям тускло-серую окраску. Густое опушение мертвыми волосками задерживает увлажненный воздух на поверхности, чем замедляется испарение. Часто кутикула блестящая, что способствует отражению солнечных лучей и уменьшает нагрев листьев. Устьица немногочисленные, погруженные, иногда закрыты восковыми крупинками.

Плотное сложение мезофилла, небольшие межклетники, слабое развитие губчатой ткани также задерживают потерю воды.

Важная особенность эуксерофитов — мощное развитие механических тканей. Склеренхима поддерживает в воздухе листья и стебли при подвядании растения, позволяет им сохранить форму и жизнеспособность.

Наряду с приспособлениями к экономии воды эуксерофиты обладают способностью активно поглощать ее из почвы.

*Суккуленты* — сочные мясистые многолетние растения, способные накапливать много воды и очень медленно ее расходовать.

Мощная водозапасающая паренхима сосредоточена или в стеблевой части видоизмененных побегов — стеблевые суккуленты (кактусы, кактусовидные молочаи) или в листьях — листовые суккуленты (столетники, агавы, очитки).

Суккуленты широко распространены в пустынях Африки, Америки, Австралии. Среди растений нашей флоры встречаются листовые суккуленты — очитки и молодило.

Суккуленты способны переносить нагревание и длительную засуху. Преобладающая ткань суккулентов — основная паренхима, накапливающая воду. Это живые клетки, богатые слизями и сахарами, что повышает их водоудерживающую способность. Обводненность клеток достигает 95 %. Запас воды может быть очень велик. Так, кактусы в пустынях Северной Америки накапливают 1000...3000 л воды. Осмотическое давление низкое — 5...7 атм.

Корни поверхностные, быстро вырастающие и быстро впитывающие воду после дождя. В сухое время большая часть корней отмирает, успевая обеспечить растение влагой на длительное время.

Суккуленты очень экономно расходуют воду. Уменьшение транспирации достигается целым рядом приспособлений. У стеблевых суккулентов листья редуцированы, часто превращены в колючки или шипы. Стебли утолщены, имеют форму столбовидную (некоторые достигают 10... 15- метровой высоты), шаровидную, лепешковидную (у кактуса опунции). Такая форма — способ сокращения испаряющей поверхности: у шара наименьшее отношение площади поверхности к объему. Колонновидные и шаровидные стебли кактусов обычно ребристые, что увеличивает ассимилирующую поверхность.

Эпидерма толстостенная, часто многослойная с толстой кутикулой и восковым налетом. Устьиц мало, днем они обычно закрыты. Это снижает транспирацию, но затрудняет фотосинтез, преграждая доступ углекислого газа в светлое время. С этим связан особый тип фотосинтеза у суккулентов, при котором они используют углекислый газ, выделяющийся при дыхании.

Листовые суккуленты нашей лесной зоны — очиток и молодило, растения солнечных, песчаных и известковых склонов, сухих сосновых боров. Размножаясь вегетативно, часто образуют целые куртины. По обводненности тела очиток едкий не уступает кактусам. Как и у агав, у очитка утолщен лист, где развита мощная водозапасающая паренхима. За счет увеличения объема листьев происходит уменьшение общей испаряющей поверхности.

*Эфемеры и эфемероиды* — травы с очень коротким периодом вегетации, переживающие неблагоприятные условия в состоянии покоя. Это растения, которые приспособились к перенесению периодической сухости в состоянии покоя — резкого снижения обменных процессов.

*Эфемеры* — однолетние травы, завершающие полный цикл развития (от семени до семени) за очень короткий срок (обычно несколько недель). Это в основном растения пустынь и полупустынь, реже степей. Развиваются ранней весной и до наступления засухи успевают дать жаростойкие семена (бурачок пустынный, крупка весенняя, мак, виды костреца, житняка).

*Эфемероиды* — многолетние травы. Их период вегетации также очень недолог. Цветут рано весной. Летом надземные побеги полностью отмирают, остаются лишь подземные запасающие органы с почками возобновления — корневища, луковицы, клубнелуковицы, клубни. Характерны для пустынь и полупустынь (некоторые ирисы, тюльпаны, мятлик живородящий, ферула и др.), а также для широколиственных лесов, где используют короткий светлый и влажный период до распускания листьев на деревьях (Пролеска сибирская, хохлатки, гусиные луки, Ветреница лютичная, Чистяк весенний). Лесные травы к такому образу жизни вынуждают недостаток освещения летом под деревьями.

Эфемеры и эфемероиды — это беглецы, спасающиеся от недостатка воды или света переходом в состояние покоя. По сравнению с ними эуксерофиты — это борцы с засухой, а суккуленты — терпеливцы.

#### 18.3.4. Воздух как экологический фактор

Газовый состав воздуха, который служит средой обитания наземных растений, примерно одинаков на земном шаре. Преобладает свободный азот (около 78 %), экологическое влияние которого невелико; содержание углекислого газа в среднем 0,03 %, кислорода — около 21 %.

В крупных городах и промышленных районах воздух часто загрязнен ядовитыми газами, а также копотью и сажой. Они плотным слоем оседают на листьях, резко снижая интенсивность фотосинтеза и дыхания. Наиболее вредны сернистый газ, фтор, фтористый водород, хлориды, аммиак, оксид азота, они вызывают нарушение нормального роста и развития.

Сильно страдают от вредных газов хвойные, листья которых подвергаются воздействию промышленного загрязнения в течение круглого года, особенно пихта, ель, несколько меньше сосна. Чувствительны к нежелательным примесям в воздухе также дуб, остролистный клен, черный тополь, граб, липа, береза. Лиственные деревья легче, чем хвойные, переносят загрязнение воздуха, что объясняется ежегодной листопадностью, дающей им возможность регулярно выводить ядовитые вещества. Однако и у них при неблагоприятном газовом составе атмосферы нарушается ритм сезонного развития: задерживается распускание почек, значительно раньше времени наступает листопад.

Особенно чувствительны к загрязненности воздуха лишайники. Они погибают при наличии в воздухе даже следов оксида серы и служат чутким индикатором его накопления в воздухе.

Для озеленения городов и промышленных центров рекомендуют такие выносливые к загрязнению воздуха растения, как Тополь дельтовидный, Клен американский (ясенелистный), тую, лиственницу, снежноягодник. Из декоративных травянистых растений — агератум, эхеверию, петунью, бархатцы, душистый табак. Травы в целом лучше переносят загрязнение воздуха, чем деревья и кустарники.

Большое влияние на растения оказывает ветер. Горячий и сухой ветер усиливает транспирацию и часто приводит к отмиранию почек, завяданию молодых листьев, опадению бутонов, щуплости семян, а следовательно, к резкому снижению урожая.

Зимой ветер, сдувая снег с пашни, резко ухудшает условия зимовки озимых. Посевы гибнут даже от небольших морозов. Сильные ветры могут вызывать пыльные (черные) бури: они выдувают и переносят на большие расстояния весь пахотный слой.

Ветер оказывает на растения и прямое чисто механическое воздействие, ломая стволы (бурелом), выворачивая деревья с корнем (ветровал). Ветры вызывают полегание зерновых культур, особенно при загущенных посевах.

Климат влияет на строение растений, формирует у растений разных систематических групп сходные экологические приспособления и жизненные формы (биоморфы).

По отношению к климату, главным образом к теплу и влаге, может быть выделен ряд жизненных форм. Одна из наиболее распространенных их классификаций предложена датским ботаником К. Раункиером (1905, 1907).

В классификации К. Раункиера использован один признак — положение почек возобновления по отношению к поверхности почвы в неблагоприятных для вегетации условиях (зимой, в летнюю засуху). Им выделены пять основных типов жизненных форм.

- **Фанерофиты** (от греч. фанерос — открытый, явный). Почки возобновления расположены высоко над почвой (выше 30 см) и "открыто" переносят неблагоприятный период (мороз, засуха). У большинства фанерофитов почки защищены почечными чешуями. К этой группе принадлежат главным образом деревья и кустарники, стебли их не отмирают, а листья могут сбрасываться.

- **Хамефиты** (от греч. хаме — низкий). Почки хамефитов расположены на уровне почвы или не выше 20...30 см над ней. В холодном и умеренном климате они защищены не только чешуями, но и снегом. Надземные вегетативные органы иногда частично отмирают; это кустарнички и полукустарники (брусника, черника и др.).

- **Гемикриптофиты** (от греч. геми — полу) — растения, почки возобновления которых расположены на поверхности почвы или в ее поверхностном слое. Они защищены не только чешуями и снегом, но и подстилкой из опавших листьев и отмерших побегов. В неблагоприятный период вся надземная часть отмирает; к этой группе относится большинство многолетних трав.

- **Криптофиты** (от греч. криптос — скрытый) — почки возобновления скрыты под землей или под водой. Это корневищные, луковичные, клубневые и другие многолетние травы.

- **Терофиты** (от греч. терос — лето) — однолетние травы, переживающие неблагоприятный период в виде семян.

#### 18.4. Почвенные факторы

Почвенные (эдафические) факторы имеют крайне важное значение для растений. В одних и тех же климатических условиях растительность может быть очень разнообразной на разных почвах.

На растение оказывают влияние химические (валовой состав, гумус, реакция почвы, солевой режим) и физические (гранулометрический состав, водно-воздушный режим, плотность) свойства почвы. Они действуют на растение не изолированно, а взаимосвязано. Влияние отдельных свойств почвы может быть прямым или косвенным. Например, солевой режим может воздействовать на жизнедеятельность корней и прямо, и косвенно, изменяя реакцию почвы.



Часть растений обладает достаточно высокой приспособляемостью к почвам, другие же имеют настолько узкий экологический диапазон, что могут служить индикаторами (показателями) характера почв.

Растения могут служить показателями плодородия почв. Для богатых плодородных почв характерны эвтрофные растения; для бедных — лиготрофные — белоус, вереск, росянка, сфагновые мхи. Эвтрофные растения — многочисленные виды черноземных степей, а также широколиственных лесов (сныть, пролеска, ясменник). На почвах, богатых азотом, вблизи от жилищ человека развиваются нитрофильные растения (крапива, белена, дурман).

По отношению к кислотности почвы требования растений также разнообразны. Черника, щавель, Ожика волосистая, седмичник, щучка, Хвощ болотный — оксифилы, они растут на кислых почвах. Клевер, люцерна, Вика посевная, Тимофеевка луговая, Кострец безостый предпочитают нейтральные или слабощелочные почвы — это нейтрофилы. Большинство растений степей и пустынь — базифилы, предпочитающие щелочные почвы. Почти все наши культурные растения являются нейтрофильными или базифильными, поэтому при внесении удобрений нужно остерегаться, чтобы почвы не стали кислыми. К нейтрофилам относятся и растения, проявляющие повышенную требовательность к кальцию, — кальцефильные виды. Они хорошо развиваются на известковых обнажениях и на выходах чистого мела. На известковых почвах хорошо растут хлопчатник, виноград, кунжут.

Растения, приспособленные к засоленным почвам, называют галофитами. В пустынных и полупустынных областях они занимают обширные пространства, повсеместно встречаются по берегам морей и океанов. Галофиты характерны для почв с высоким содержанием хлористых, сернокислых и углекислых солей натрия, кальция, магния и калия. В связи с повышенной концентрацией почвенного раствора у галофитов наблюдается высокое осмотическое давление, достигающее 100—150 атм.

Внешний облик галофитов очень характерен. Засоление, как почвенный экологический фактор, оказывает на растения глубокое формирующее влияние.

Галофиты, такие, как солерос, сарсазан, многие солянки и шведки, биоргун, — надежные индикаторы засоленных почв.

Физические свойства почв также имеют важное значение для растения. Гранулометрический состав их воздействует на растение прямо и косвенно, через воздушный и водный режим почв. На песчаных почвах растут псаммофиты (от греч. псаммос — песок). Защитой от погребения песком им служит способность образовывать почки возобновления и придаточные корни на засыпанных побегах. Длинные стержневые корни уходят вглубь, а у поверхности развивается масса мелких корней, использующих конденсационную влагу. Семена и плоды псаммофитов снабжены летучками или сильно вздуты и легко движутся по поверхности песков, не успевающих их засыпать. После дождей они быстро прорастают, закрепляя песок. Псаммофиты — Полынь песчаная, Волоснец пес-

чанный, саксаул, джужгун и др. — используются для закрепления перевеваемых песков.

### **18.5. Орографические (топографические) факторы**

Это рельеф местности, включая высоту над уровнем моря, характер рельефа (выпуклые и вогнутые его формы), направление и крутизну склонов и др.

Рельеф не оказывает на растения прямого воздействия, это косвенно действующий экологический фактор. Влияние рельефа заключается в перераспределении тепла (южные склоны теплее северных), воды (она задерживается в углублениях), света (освещенные и затененные склоны).

Особенно резкое влияние на растительность оказывает макрорельеф. В горах, где высота над уровнем моря изменяет климатические и почвенные условия, наблюдается поясное распределение растительности от основания к вершине.

Для высокогорных растений характерно уменьшение размеров стеблей и листьев, крупные цветки, часто сильное опушение.

Менее крупные формы рельефа — мезо- и микрорельеф — оказывают на растение влияние через перераспределение осадков и питательных веществ.

### **18.6. Биотические факторы**

Биотические, или биогенные, экологические факторы включают все живые компоненты среды. Их взаимодействие влияет на распределение и подбор видов, регулирует численность организмов. Взаимосвязи растений между собой и с другими живыми организмами сложны и многообразны.

18.6.1. Конкуренция — основной тип взаимоотношений растений при их совместном произрастании. На богатых почвах в сомкнутых травостоях растения конкурируют главным образом за свет. На засоленных или сухих почвах, где травостои разрежены, растения конкурируют за воду и элементы питания, поступление которых затруднено. В процессе конкуренции растения изменяют среду друг для друга, оставляя конкуренту меньше света, воды, опылителей. В результате конкуренции менее приспособленные погибают. Так, под пологом елового леса погибают от затенения березы, сосны.

Формы конкурентного воздействия могут быть различными. Например, влияние растений друг на друга путем выделения физиологически активных веществ — аллелопатия (от греч. аллеон — взаимный и патос — страдание). Высшие растения выделяют в воздух колины, действующие на другие растения, и фитонциды, влияющие главным образом на бактерии. Черемуха отличается высокой аллелопатической активностью, большинство культурных растений — слабой. Ряд растений выделяет в почву вещества (органические кислоты, глюкозиды и пр.), подавляющие прорастание семян и развитие проростков других

видов. Например, корневые выделения пырея задерживают прорастание зерновых. Дурнишник тормозит появление всходов кукурузы и подсолнечника. Луговик дернистый, щучка своими выделениями угнетающе действуют на проростки целого ряда видов. Это воздействие столь интенсивно, что вокруг взрослых экземпляров образуется кольцо, где или совсем нет, или очень мало других растений.

Растения, выделяя физиологически активные вещества, и после своей смерти не прекращают благоприятно или отрицательно воздействовать на другие организмы. Их остатки, запаханые в почву, могут, например, задержать развитие посевов. Недаром опытные огородники советуют уносить с поля сорванные сорняки, потому что, оставленные около культурных растений, они снижают урожай.

18.6.2. Зоогенные факторы. Среди биотических они играют факторов особую роль в жизни растений. Животные участвуют в опылении цветков и распространении семян и плодов. Травоядные животные существенно влияют на травостой. Выпас изменяет биологический состав лугов, вызывая угнетение ценных в кормовом отношении растений, способствует разрастанию колючих, пахучих и груботравных видов. Животные утапывают почву и удобряют ее, создавая иные экологические условия. Роющие животные (кроты, суслики, земляные черви) перерывают почву, вынося на поверхность ее нижние горизонты.

## **18.7. Антропогенные (антропические) факторы.**

Эти факторы связаны с деятельностью человека. Сейчас ни один из экологических факторов не оказывает столь существенного и многообразного влияния на природу, как антропогенный, хотя это наиболее "молодой" фактор из всех действующих в природе. Влияние антропогенного фактора с момента появления человека на Земле постепенно усиливалось. Оно стало настолько важным, что в настоящее время на нашей планете практически нет растительных сообществ и целых природных комплексов как сухопутных, так и водных, на которых в той или иной степени не отражалось бы воздействие человека. Воздействие антропогенного фактора приобрело грандиозные, поистине планетарные масштабы.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Что изучает экология?
2. Что такое экологический фактор?
3. Какие экологические группы растений по отношению к свету вам известны? Каковы особенности строения гелиофитов в сравнении со сциофитами?
4. Что такое фотопериодизм? Какие культурные растения относятся к длиннодневным, какие - к короткодневным?

5. По отношению к какому экологическому фактору выделяют такие эколого- морфологические группы растений как гидрофиты, гигрофиты, мезофиты и ксерофиты?

6. К какой эколого- морфологической группе относится большая часть культурных растений?

7. Какие растения называют суккулентами? Приведите примеры.

8. Каковы положительные и отрицательные последствия деятельности человека на природу?

### **Резюме.**

Экология (от греч. ойкос — дом, жилище и - логия) — наука об отношениях растительных и животных организмов и образуемых ими сообществ между собой и с окружающей средой.

Экологические исследования охватывают разные уровни организации живого. Экология сообществ - синэкология, или биогеоценология, изучает многообразие, строение и свойства растительных сообществ и экосистем всех рангов. Один из ее разделов – экология сельскохозяйственных сообществ.

Экология популяций рассматривает структуру и свойства популяций, количественные отношения, связи с другими популяциями и видами. Особое внимание уделяется закономерностям колебаний численности популяций

Экология организмов – аутэкология рассматривает пути влияния среды на организмы; их адаптивные (приспособительные) способности, которые проявляются в форме анатомо- морфологических и физиологических приспособлений, обеспечивающих возможность жить и развиваться в конкретных условиях. Экология организмов изучает также ритмы жизни и жизненные формы организмов, являющиеся свидетельством их приспособленности к комплексному действию среды.

Элементы среды, прямо или косвенно влияющие на форму и функции организма, называются экологическими факторами.

По происхождению различают факторы абиотические, биотические и антропогенные

Воздействие экологического фактора зависит от его интенсивности.

Реакция растения на экологический фактор может меняться в течение его индивидуальной жизни, или онтогенеза.

На распределение и развитие растений сильнее прочих воздействуют те факторы среды, которые находятся в недостатке или избытке.

Приспособление организмов к условиям их существования называется адаптацией.

В процессе адаптации у растений возникают разнообразные экоморфы, т. е. специфические жизненные формы.

По требовательности к интенсивности света различают световые, теневые и теневыносливые растения.

Направляющее действие света проявляется в образовании листовой мозаики, расположении листьев ребром (эвкалипт) или под определенным углом к солнечным лучам.

Анатомическое строение листьев также отражает адаптацию растений к свету.

Температура – один из важнейших экологических факторов. Тепло – необходимое условие роста и развития. Растения — пойкилотермные организмы, т.е. температура тела у них непостоянная, определяемая температурой окружающей среды. Растения — пойкилотермные организмы, т.е. температура тела у них непостоянная, определяемая температурой окружающей среды.

Растения — пойкилотермные организмы, т.е. температура тела у них непостоянная, определяемая температурой окружающей среды. По отношению к условиям увлажнения различают пять основных эколого- морфологических групп растений: гидро- , гело- , гигро- , мезо- и ксерофиты.

Большое влияние на растения оказывает ветер.

Климат влияет на строение растений, формирует у растений разных систематических групп сходные экологические приспособления и жизненные формы (биоморфы).

По отношению к климату, главным образом к теплу и влаге, может быть выделен ряд жизненных форм. В классификации К. Раункиера использован один признак — положение почек возобновления по отношению к поверхности почвы в неблагоприятных для вегетации условиях (зимой, в летнюю засуху). Им выделены пять основных типов жизненных форм: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты, терофиты.

Почвенные (эдафические) факторы имеют крайне важное значение для растений. В одних и тех же климатических условиях растительность может быть очень разнообразной на разных почвах.

Часть растений обладает достаточно высокой приспособляемостью к почвам, другие же имеют настолько узкий экологический диапазон, что могут служить индикаторами (показателями) характера почв.

Орографические (топографические) факторы - это рельеф местности, включая высоту над уровнем моря, характер рельефа (выпуклые и вогнутые его формы), направление и крутизну склонов и др. Рельеф не оказывает на растения прямого воздействия, это косвенно действующий экологический фактор. Особенно резкое влияние на растительность оказывает макрорельеф.

Биотические, или биогенные, экологические факторы включают все живые компоненты среды. Конкуренция — основной тип взаимоотношений растений при их совместном произрастании.

Зоогенные факторы. Среди биотических они играют факторов особую роль в жизни растений. Животные участвуют в опылении цветков и распространении семян и плодов. Травоядные животные существенно влияют на травостой. Выпас изменяет биологический состав лугов, вызывая угнетение ценных в кормовом отношении растений, способствует разрастанию колючих, пахучих и груботравных видов. Животные утаптывают почву и удобряют ее, со-

здавая иные экологические условия. Роющие животные (кроты, суслики, земляные черви) перерывают почву, вынося на поверхность ее нижние горизонты.

Антропогенные (антропические) факторы - эти факторы связаны с деятельностью человека.