

Е. И. Барабанов, С. Г. Зайчикова

Ботаника

<http://www.studentlibrary.ru/book/ISBN9785970425893.html>

ISBN 978-5-9704-2589-3.

Год издания 2013

Оглавление

ПРЕДИСЛОВИЕ	4
ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. ЦИТОЛОГИЯ	6
ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ УЧЕНИЯ О КЛЕТКЕ	6
ДЕЛЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК	30
Глава 2. РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ	38
КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ	38
ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ	39
ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ	43
ОСНОВНЫЕ ТКАНИ	52
МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ	53
ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ	63
Глава 3. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ	66
КОРЕНЬ И КОРНЕВАЯ СИСТЕМА	67
ПОБЕГ И СИСТЕМА ПОБЕГОВ	83
ФОРМИРОВАНИЕ ТКАНЕЙ СТЕБЛЯ	93
ЛИСТ - БОКОВОЙ ОРГАН ПОБЕГА	106
Глава 4. ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ - МУСНОТА. ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ - PROTOSTISTA. ЦАРСТВО ГРИБЫ - МУСОТА (FUNGI)	119
ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ И ТАКСОНЫ. БИНАРНАЯ НОМЕНКЛАТУРА	119
ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ - МУСНОТА	120
ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ - PROTOSTISTA	127
ЦАРСТВО ГРИБЫ - МУСОТА (FUNGI)	144
Глава 5. ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ - PLANTAE, EMBRYOPHYTA, PHYTOBIOTA. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ	161
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ	162
ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ - BRYOPHYTA	163
ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ - LYCOPODIOPHYTA	168
ОТДЕЛ ПСИЛОТОВИДНЫЕ - PSILOTORPHYTA	170
ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ - EQUISETOPHYTA	170
ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ - POLYPODIOPHYTA	172

Глава 6. СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ. ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ - PINOPHYTA	177
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	178
КЛАСС СЕМЕННЫЕ ПАПОРОТНИКИ - LEGINOPTERIDOPSISIDA.....	183
КЛАСС САГОВНИКИ - CYCADOPSISIDA	184
КЛАСС БЕННЕТТИТОВЫЕ - BENNETTITOPSISIDA	185
КЛАСС ГИНКГОВЫЕ - GINKGOOPSISIDA.....	185
КЛАСС ГНЕТОВЫЕ - GNETOPSISIDA.....	187
КЛАСС ХВОЙНЫЕ - PINOPSISIDA. ПОДКЛАСС ХВОЙНЫЕ - PINIDAE	188
Глава 7. ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ - ANGIOSPERMAE, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ - MAGNOLIOPHYTA.....	193
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	193
ЦВЕТОК	198
СЕМЯЗАЧАТОК	210
СОЦВЕТИЯ	213
ПЛОД.....	217
СЕМЯ.....	223
Глава 8. ГЛАВНЕЙШИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ОТДЕЛА ЦВЕТКОВЫЕ - MAGNOLIOPHYTA.....	231
КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ - DICOTYLEDONES, ИЛИ МАГНОЛИОПСИДЫ - MAGNOLIOPSISIDA.....	231
КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ - MONOCOTYLEDONES, ИЛИ ЛИЛИОПСИДЫ - LILIOPSISIDA.....	351
Глава 9. ОСНОВЫ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ.....	380
ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ.....	380
ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ.....	382
ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОБОТАНИКИ.....	393
РАСТИТЕЛЬНЫЕ ЗОНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН	395
КЛИМАТИЧЕСКИЕ ЗОНЫ И ИНТРАЗОНАЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ	402
Глава 10. ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ.....	406
ВОДООБМЕН И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВЕЩЕСТВ	407
КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ	412
РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ	416
ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ	422
ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ	454

ПРЕДИСЛОВИЕ

Первый учебник по ботанике для студентов фармацевтических факультетов был написан в 1959 г. заведующим кафедрой ботаники ММА им. И.М. Сеченова академиком А.Р. Жебраком. В настоящее время он значительно устарел и не используется студентами. Учебники других авторов, выпущенные позднее, отличаются большим объемом излагаемого материала, который не включен в программу обучения студентов фармацевтических факультетов.

Настоящий учебник написан в соответствии с действующей программой по курсу ботаники 2000 г. для студентов фармацевтических академий и фармацевтических факультетов медицинских вузов. Его авторы - заведующий кафедрой ботаники Первого МГМУ им. И.М. Сеченова профессор Е.И. Барабанов и доктор фармацевтических наук, профессор кафедры ботаники С.Г. Зайчикова. При отборе учебного материала авторы ориентировались на свой многолетний опыт преподавания ботаники на фармацевтическом факультете Первого МГМУ им. И.М. Сеченова и стремились в краткой форме изложить программный материал.

Ботаника представляет базовую дисциплину для фармакогнозии, которая, в свою очередь, занимает одно из ведущих мест в системе подготовки провизора. В учебнике основное внимание уделено таким разделам ботаники, как анатомия, морфология, систематика и география растений, через которые осуществляется непосредственная связь с разделами фармакогнозии. С учетом современных данных составлены разделы, посвященные анатомии, морфологии и систематике растений.

В учебнике в разделах по анатомии растений приводятся оригинальные цветные фотографии микропрепаратов, иллюстрирующие топографию тканей осевых органов растений (корня, стебля, корневища), которую необходимо знать будущему провизору. Другие рисунки заимствованы из ранее опубликованных учебных пособий.

Материал по систематике растений изложен традиционно, но в новой трактовке рассматриваются два царства: протоктисты и грибы.. Описание семейств представлено в эволюционной последовательности. На каждое семейство, кроме характеристики, включающей медицинское значение, составлен паспорт семейства. В характеристике семейств выделены лекарственные растения средней полосы России, что позволит студенту на летней полевой практике ориентироваться в местной флоре, рассмотрены также и представители отдельных тропических семейств.

Строение растительной клетки изложено конспективно, поскольку этот материал изучают студенты в курсе биологии. В учебник не включен и материал о процессах фото-, биосинтеза, энергетического обмена, поскольку его также изучают в курсе биологии.

При создании учебника авторы стремились повысить качество иллюстрируемого материала. Данный учебник отличается от всех других учебников по ботанике своей наглядностью. Впервые, учебник для ВПО имеет цветные иллюстрации по всем разделам анатомии и систематике растений. Отвечая современным требованиям, учебник, помимо изложения теоретического материала, содержит вопросы для самоподготовки студентов и тестовые задания по всем разделам ботаники.

Авторы надеются, что учебник принесет значительную пользу будущим фармацевтам и специалистам-провизорам в их дальнейшей профессиональной деятельности.

Материал учебника можно использовать в медико-биологических лицеях, классах с углубленным изучением биологии, фармацевтических училищах.

Авторы благодарят весь коллектив кафедры ботаники Первого МГМУ им. И.М. Сеченова за критические замечания и полезные советы в процессе подготовки учебника.

ВВЕДЕНИЕ

Ботаника - наука о растениях. Она возникла и развивалась в связи с практическими запросами человека. В жизни людей растения играют огромную роль, поскольку служат пищевыми, лекарственными, техническими и садоводческими культурами. Ботаника всесторонне изучает строение, жизненные функции, распространение, происхождение, эволюцию растений на разных уровнях организации.

Из ботаники раньше других выделилась *морфология* - наука о внешнем и внутреннем строении органов растений и становлении структур органов в процессе эволюции. То, что можно увидеть невооруженным глазом (например, различные органы растения), изучает *макроскопическая морфология*. К ней относится *органография* - учение об органах растения. То, что можно увидеть с помощью микроскопа, изучает *микроскопическая морфология*. Она включает *цитологию* - учение о клетке, *гистологию* - учение о тканях, *анатомию* - учение о строении внутренних органов растения, *эмбриологию* - учение об образовании и закономерностях развития растения. Позже выделились такие разделы ботаники, как *систематика*, изучающая классификацию растений; *геоботаника* - наука о растительных сообществах; *география* растений, изучающая распределение растений на земном шаре; *экология* растений, рассматривающая взаимодействие растений с окружающей средой; *палеоботаника*, изучающая прежний облик растительности Земли. В ботанику входят также *микология* (наука о грибах), *альгология* (наука о водорослях) и *фитопатология* (наука о болезнях растений).

Изучение растений ведется по нескольким уровням их организации. Первый уровень - *молекулярный*, где выявляют критерии и отличия между живой и неживой материей. Следующий уровень - *клеточный*, на котором выявляют структуру клетки, биохимические процессы, способы деления клеток. Далее - *организменный* уровень. На этом уровне изучают процессы, происходящие в особи, будь то одноклеточная водоросль, гриб или покрытосеменные растения с момента их зарождения до прекращения жизни. *Онтогенез* (или индивидуальное развитие) изучает изменения, происходящие в течение всей жизни растения. *Популяционно-видовой* уровень характеризуется элементарной единицей - популяцией, т.е. совокупностью особей данного вида, населяющих определенную территорию и способных скрещиваться между собой. *Биосферно-биогеоценотический* уровень характеризуется биогеоценозом, представляющим собой его элементарную единицу. *Биогеоценоз* - сложная система взаимодействия всего живого (растений, животных и микроорганизмов) с элементами неживой природы (атмосферой, гидросферой и литосферой).

Глава 1. ЦИТОЛОГИЯ

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ УЧЕНИЯ О КЛЕТКЕ

Клетка представляет собой основную структурно-функциональную единицу животных, растений и грибов. Понятие о клетке и ее строении возникло благодаря изобретению микроскопа в 1590 г. голландскими мастерами - братьями Янсен.

Впервые увидел и описал клетку английский естествоиспытатель Роберт Гук в 1665 г. Рассматривая в микроскоп тонкий срез бутылочной пробки, Р. Гук обнаружил, что она состоит из многочисленных камер, которые он назвал клетками.

В 1671 г. М. Мальпиги, а затем в 1682 г. Н. Грю впервые описали микроскопическое строение органов растений, подтвердив их клеточное строение.

В 1676 г. А. Левенгук открыл мир микроскопических растений и описал окрашенные включения в клетках высших растений и водорослей.

До XIX в. существовало представление, что основные функции клетки связаны с ее стенкой, а содержимому клетки отводилась второстепенная роль. С усовершенствованием микротехники расширялись и познания о внутреннем содержимом клетки. Так, в 1831 г. Р. Браун обнаружил клеточное ядро и описал его как важнейшее образование. В 1839 г. Ян Пуркинье ввел новый термин - «протоплазма», т.е. живое содержимое клетки.

Обобщив все накопленные знания о клетке, ботаник М. Шлейден (1838) и зоолог Т. Шванн (1839) сформулировали *клеточную теорию*, согласно которой клетка есть единая элементарная и функциональная структура всех живых организмов.

В 1858 г. Р. Вирхов добавил новое положение к клеточной теории, обосновав принцип преемственности клеток путем деления (каждая клетка происходит из клетки).

В течение 350 лет для изучения клетки применяли световой, или оптический, микроскоп.

С 1946 г. стали использовать электронный микроскоп, разрешающая способность которого почти в 400 раз больше, чем у светового. Это позволило установить тонкую структуру - ультраструктуру клетки и сделать множество крупнейших открытий.

СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК

Все растения относятся к эукариотам, поскольку имеют оформленное ядро. Более примитивные организмы - бактерии, в частности цианобактерии (сине-зеленые водоросли), называемые *прокариотами* (доядерными организмами), отличаются от эукариот по ряду признаков (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Основные особенности прокариот и эукариот

Признак	Прокариоты (бактерии)	Эукариоты (грибы, водоросли, растения)
Размер клеток, мкм	1-10	10-100 и более
Внешний вид организма	Одноклеточные, колониальные, нитчатые, подвижные и неподвижные	Одноклеточные, колониальные, подвижные и неподвижные, нитчатые, многоклеточные

Особенности строения ядра	Ядерная мембрана отсутствует	Ядерная мембрана имеется
ДНК	Кольцевая ДНК в цитоплазме	Очень длинная линейная молекула ДНК, организованная в хромосомы и окруженная ядерной мембраной
Деление клеток	Равновеликое бинарное деление	Митоз, мейоз
Плоидность	Гаплоидные организмы	Гаплоидные и диплоидные организмы; в цикле развития идет чередование гаплоидной и диплоидной фаз
Органеллы цитоплазмы	Мезосомы, рибосомы, газовые вакуоли, разные гранулы	<i>Двумембранные:</i> митохондрии, пластиды. <i>Одномембранные:</i> эндоплазматическая сеть (ЭПС), диктиосомы (аппарат Гольджи), вакуоли, лизосомы, микротельца. <i>Немембранные:</i> рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты

Окончание табл. 1.1

Признак	Прокариоты (бактерии)	Эукариоты (грибы, водоросли, растения)
Межклеточные связи	Отсутствуют	Клетки растений связаны плазмодесмами
Способы питания	Гетеротрофные и автотрофные (хемо- и фотосинтезирующие) организмы	Гетеротрофные и автотрофные (фотосинтезирующие) организмы
Пигменты фотосинтеза	Бактериохлорофилл, бактериокаротин, хлорофилл, каротин, фикобилины (фикоцианин, фикоэритрин)	Хлорофиллы <i>a, b, c, d</i> , каротин, ксантофилл
Клеточная стенка	Гликопептид муреин	Состоит из полисахаридов: целлюлозы, гемицеллюлозы, пектиновых веществ

Во взрослой растительной клетке (рис. 1.1) выделяют *протопласт* и его производные - *клеточную стенку (оболочку)*, *вакуоль* и *включения*.

Протопласт

Протопласт - живое содержимое растительной клетки. Он включает *цитоплазму* и *клеточное ядро*.

Цитоплазма

В состав цитоплазмы входят *гиалоплазма* - внутренняя жидкая среда клетки и погруженные в нее клеточные *органеллы*.

Для живых растительных клеток характерно движение цитоплазмы, называемое *током цитоплазмы*, или *циклозом*, связанное прежде всего с физико-химическими особенностями гиалоплазмы. Различают два типа движения цитоплазмы: струйчатое и круговое (ротационное). *Струйчатое* движение наблюдают в молодых клетках, где цитоплазма образует пристенный слой и тяжи, а *круговое* - в более старых клетках с центральной вакуолью и пристенным слоем цитоплазмы. Цитоплазма при этом движется по кругу, увлекая за собой клеточные органеллы и ядро. Скорость движения цитоплазмы незначительна (1-2 мм/с), но при повышении температуры до 40 °С, наличии освещения, O₂ и других факторов скорость увеличивается и становится заметной.

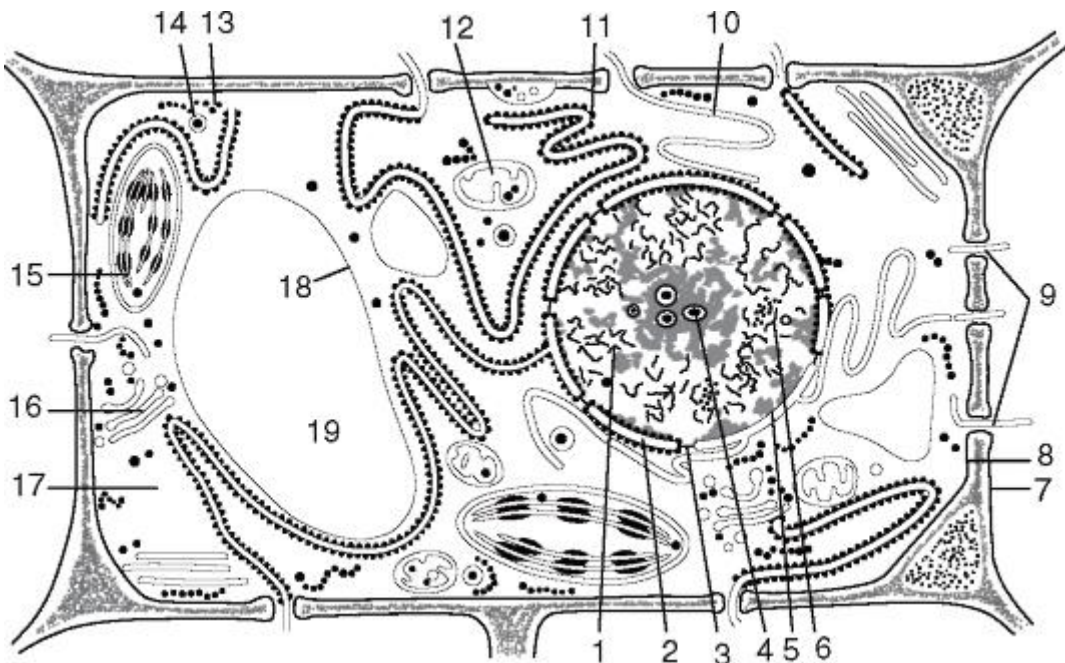


Рис. 1.1. Схема строения растительной клетки (электронная микроскопия): 1 - ядро; 2 - ядерная оболочка (две мембраны - внутренняя и внешняя и перинуклеарное пространство); 3 - ядерная пора; 4 - ядрышко; 5 - конденсированный хроматин; 6 - диффузный хроматин; 7 - клеточная стенка; 8 - плазмалемма; 9 - плазмодесмы; 10 - агранулярная эндоплазматическая сеть; 11 - гранулярная эндоплазматическая сеть; 12 - митохондрии; 13 - свободные рибосомы; 14 - лизосомы; 15 - хлоропласт; 16 - диктиосома аппарата Гольджи; 17 - гиалоплазма; 18 - тонопласт; 19 - вакуоль с клеточным соком

Гиалоплазма

Гиалоплазма представляет собой сложный бесцветный коллоидный раствор слизистой консистенции, напоминающей консистенцию яичного белка. Обычно это *этозоль*, т.е. коллоидная система с преобладанием дисперсионной среды - воды. Золь может переходить в *гель* (более твердое состояние) и обратно - одно из проявлений живого состояния гиалоплазмы. Гиалоплазма содержит 70-90% воды, в которой растворены ионы минеральных солей, играющие важную роль в создании осмотического давления в клетке. В состав гиалоплазмы входят также растворимые белки, рибонуклеиновые кислоты (РНК), полисахариды, липиды.

Вещества, входящие в состав живой клетки, объединяют в понятие «конституционные», т.е. участвующие в строении клетки. Основные классы конституционных органических веществ - белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы.

Белки - вещества, определяющие строение и свойства живой материи. На их долю приходится основная масса органических веществ клетки. Они участвуют в построении структуры и в функциях всех клеточных органелл. Белки выполняют важную ферментативную функцию, постоянно участвуя в процессах синтеза и распада конституционных веществ. Белки могут быть и эргастическими веществами клетки, т.е. откладываться в запас, а также выполнять сократительную и транспортную функции и, кроме того, служить источником энергии.

Белки - биополимеры, состоящие из аминокислот, соединенных пептидными связями. Из известных 40 аминокислот в состав белков входят 20. Простые белки - *протеины* - состоят только из аминокислот и откладываются в клетке в качестве запасных веществ. Простые белки могут соединяться с углеводами (гликопротеиды), нуклеиновыми кислотами (нуклеопротеиды), жирными кислотами (липопротеиды), и тогда их называют сложными белками - *протеидами*. Протеиды представляют собой конституционные белки, поскольку входят в состав цитоплазмы и ядра.

Нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) - важная группа фосфорсодержащих биополимеров, обеспечивающих хранение и передачу наследственной информации. Мономер нуклеиновых кислот - *нуклеотид*, включающий азотистое основание, сахар и остаток фосфорной кислоты. Для каждого вида характерен свой нуклеотидный состав нуклеиновых кислот.

Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных антипараллельных цепей, закрученных в двойную спираль вокруг центральной оси. Цепи выстраиваются по типу комплементарности между азотистыми основаниями, образующими между собой водородные связи. Структуру ДНК описали в 1953 г. Д. Уотсон и Ф. Крик. РНК, в отличие от ДНК, представляет собой одноцепочную молекулу (табл. 1.2). ДНК и РНК могут находиться как в ядре, так и в цитоплазме, а также в митохондриях и хлоропластах.

Липиды (фосфолипиды) - жироподобные вещества, представляющие собой структурные компоненты клетки, т.е. входящие в состав клеточ-

ной мембраны (плазмалеммы, тонопласта). Протопласт растительной клетки содержит липиды:

- простые (жирные масла);
- полимерные (воск, кутин, суберин);
- сложные (липоиды, или жироподобные вещества).

Таблица 1.2. Состав нуклеиновых кислот

Нуклеиновая кислота	Пуриновое основание	Пиримидиновое основание	Сахар	Остаток фосфорной кислоты
ДНК	Аденин, гуанин	Цитозин, тимин	Дезоксирибоза	Имеется
РНК	Аденин, гуанин	Цитозин, урацил	Рибоза	Имеется

Простые липиды состоят из остатков жирных кислот и спиртов. Сложные липиды - комплексы липидов с белками (липопротеиды), фосфорной кислотой (фосфолипиды), сахарами (гликолипиды).

Некоторые пигменты (каротиноиды) также относят к сложным липидам. Липиды служат одним из основных компонентов биологических мембран, а также составляют их энергетический резерв.

Углеводы входят в состав гиалоплазмы в виде:

- моносахаридов - глюкозы и фруктозы;
- дисахаридов - сахарозы, мальтозы и др.;
- полисахаридов - крахмала, гликогена.

У растений моносахариды представляют собой первичные продукты фотосинтеза и используются для биосинтеза полисахаридов, аминокислот, жирных кислот и др. Углеводы запасаются в виде крахмала как энергетический резерв у растений. Некоторые углеводные полимеры служат опорным материалом жестких клеточных стенок (целлюлоза) или выполняют функцию цементирующего материала в межклеточном пространстве (пектины).

Органеллы цитоплазмы

В гиалоплазме находятся различные по своим функциям клеточные органеллы:

- двумембранные - митохондрии и пластиды;
- одномембранные - диктиосома, ЭПС, микротельца, лизосомы;
- немембранные - рибосомы, сферосомы, микротрубочки, микрофиламенты (табл. 1.3), жгутики и ундулоподии;
- ядро.

Таблица 1.3. Структура цитоплазмы

Цитоплазма	Функции
Гиалоплазма	Внутренняя среда клетки
Клеточные органеллы	
<i>Двумембранные:</i>	
Митохондрии (рис. 1.2)	Синтез аденозинтрифосфорной кислоты
Пластиды (рис. 1.3-1.5)	Фотосинтез, запасающая, биологическая
<i>Одномембранные:</i>	
Эндоплазматическая сеть (рис. 1.6)	Синтез липидов, стероидов, белков и транспорт веществ
Диктиосомы (рис. 1.7)	Образование лизосом, секреторная, накопительная, укрупнение белковых молекул, синтез сложных углеводов (целлюлозы)
Микротельца: пероксисомы листьев	Участие в фотодыхании

Глиоксисомы	Метаболизм жиров
Жгутики ундулиподии	и Органоиды движения
<i>Немембранные:</i>	
Рибосомы (рис. 1.8)	Синтез белков
Микротрубочки	Цитоскелет, веретено деления
Микрофиламенты	Цитоскелет

Двумембранные органеллы

Митохондрии - от греч. *mitos* - нить и *chondrion* - зерно (рис. 1.2). Основная функция митохондрий заключается в выработке энергии в виде аденозинтрифосфорной (АТФ) кислоты. Форма митохондрий может быть различной - от овальной, палочковидной до нитевидной. Митохондрия ограничена наружной мембраной, которая имеет в основном то же строение, что и плазматическая мембрана. Внутренняя мембрана митохондрий образует выросты - *кристы*. Во внутреннем содержимом - *матриксе* - находятся рибосомы, РНК, кольцевая молекула ДНК и фосфатные гранулы. При аэробном дыхании на кристах происходят окислительное фосфорилирование и перенос электронов, а в матриксе находятся ферменты, участвующие в цикле Кребса и окислении жирных кислот.

Пластиды представлены хлоропластами, хромопластами и лейкопластами. *Хлоропласт* - крупная двумембранная пластида, в которой происходит фотосинтез (рис. 1.3). Содержит светочувствительные пигменты: хлорофиллы, каротиноиды и ксантофиллы. Хлоропласт заполнен студенистообразным веществом - матриксом, или *стромой*. В строме находится система мембран - *тилакоидов*, собранных в стопки - *граны*. В них может откладываться крахмал. В тилакоидах протекает световая фаза фотосинтеза, включающая процессы циклического и нециклического фосфорилирования и фотолиза воды под действием квантов света. Строма содержит рибосомы, РНК, кольцевую молекулу ДНК и капельки масла. В строме протекает темновая фаза фотосинтеза, т.е. непосредственно синтезируются органические соединения с использованием энергии, полученной в период световой фазы в виде АТФ-кислоты и НАДФН₂. Хлоропласты обладают способностью превращаться в хромопласты (пожелтение листьев) или лейкопласты при помещении растения в темноту.

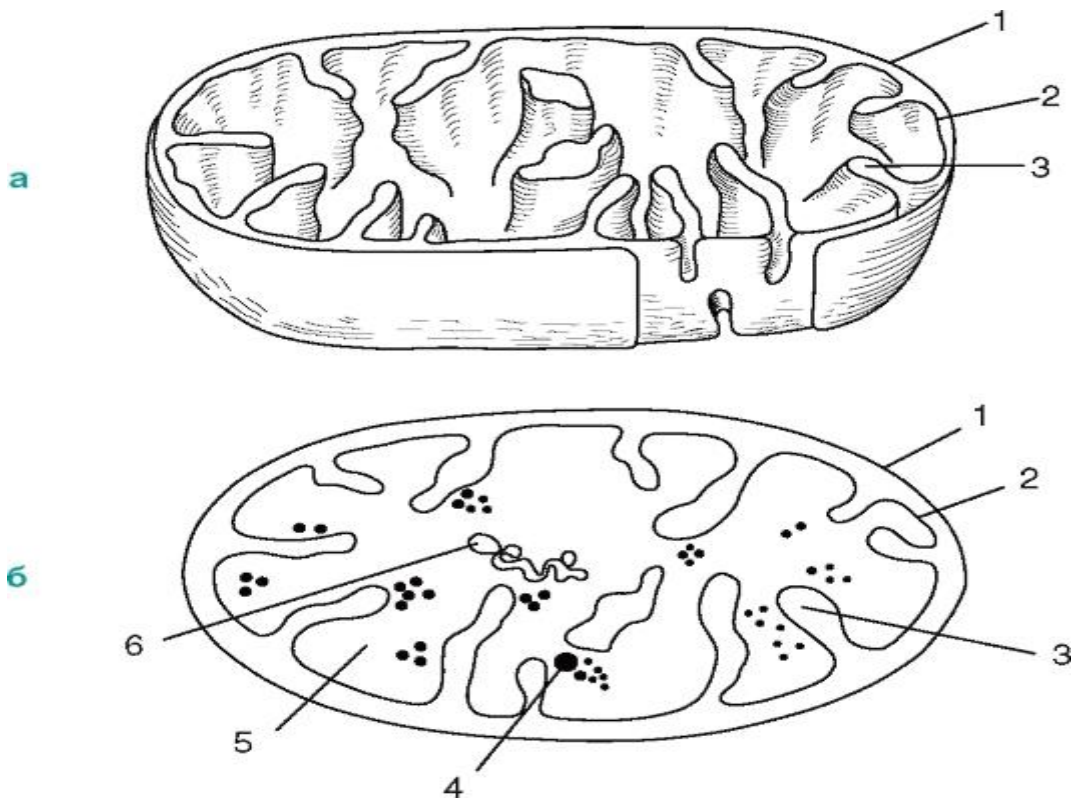


Рис. 1.2. Схема строения митохондрии в трехмерном изображении (а) и на срезе (б): 1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - криста; 4 - рибосома; 5 - матрикс; 6 - кольцевая нить ДНК

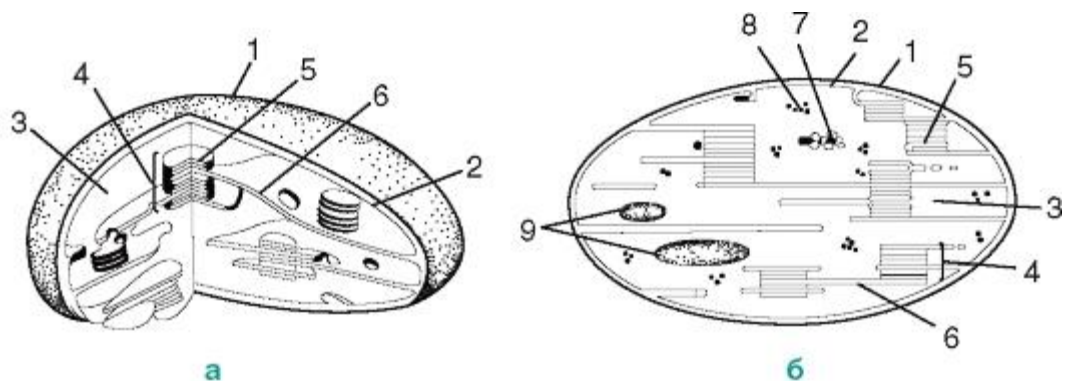


Рис. 1.3. Строение хлоропласта: а - объемная схема; б - схема среза через хлоропласт; 1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - строма; 4 - грана; 5 - тилакоид грани; 6 - ламелла; 7 - ДНК; 8 - рибосомы хлоропласта (отличаются от цитоплазматических рибосом); 9 - крахмальные зерна

Хромопласт - окрашенная пластида, содержащая пигменты каротиноиды (оранжевые) и ксантофиллы (желтые) (рис. 1.4). Хромопласты представляют собой конечный этап в развитии пластид, поэтому у них, как правило, отсутствует внутренняя мембранная система. От хлоропластов они отличаются меньшими размерами и разнообразной формой.

Больше всего хромопластов содержится в плодах томата, красного перца, в цветках, яркая окраска которых служит для привлечения насекомых и птиц, участвующих в опылении растений и распространении семян.

Лейкопласт - бесцветная пластида, не содержащая пигментов. Лейкопласты отличаются от хлоропластов более слабым развитием мембранной системы и редким расположением одиночных тилакоидов. Лейкопласты могут превращаться в хлоро- и

хромопласты. Лейкопласты приспособлены для хранения запасных питательных веществ, поэтому их особенно много в запасяющих органах: корнях, семенах и молодых листьях (рис. 1.5). В амилопластах находится запасной крахмал, в олеопластах - липиды, в протеинопластах - белки. Одномембранные органеллы

ЭПС - система уплощенных одномембранных мешочков - цистерн в виде трубочек и пластинок, образующих единое целое с наружной мембраной ядерной оболочки (рис. 1.6). Различают два типа ЭПС: если на ее поверхности имеются рибосомы, то ее называют *шероховатой*, или *гранулярной*, при отсутствии рибосом - *гладкой*. На мембранах шероховатой ЭПС синтезируются белки, на мембранах гладкой ЭПС - вещества небелковой природы (углеводы, липиды).

Диктиосома (аппарат Гольджи) представляет собой стопку уплощенных одномембранных мешочков - цистерн (рис. 1.7). На одном конце стопки мешочки образуются непрерывно, а с другого - отшнуровываются в виде пузырьков Гольджи. Стопки могут существовать также в виде дискретных диктиосом. Диктиосомы участвуют в процессах секреции и синтеза углеводов (растительная клеточная стенка), в них образуются первичные лизосомы. Многие ферменты, синтезируемые на ЭПС, претерпевают модификацию в цистернах и транспортируются пузырьками Гольджи.

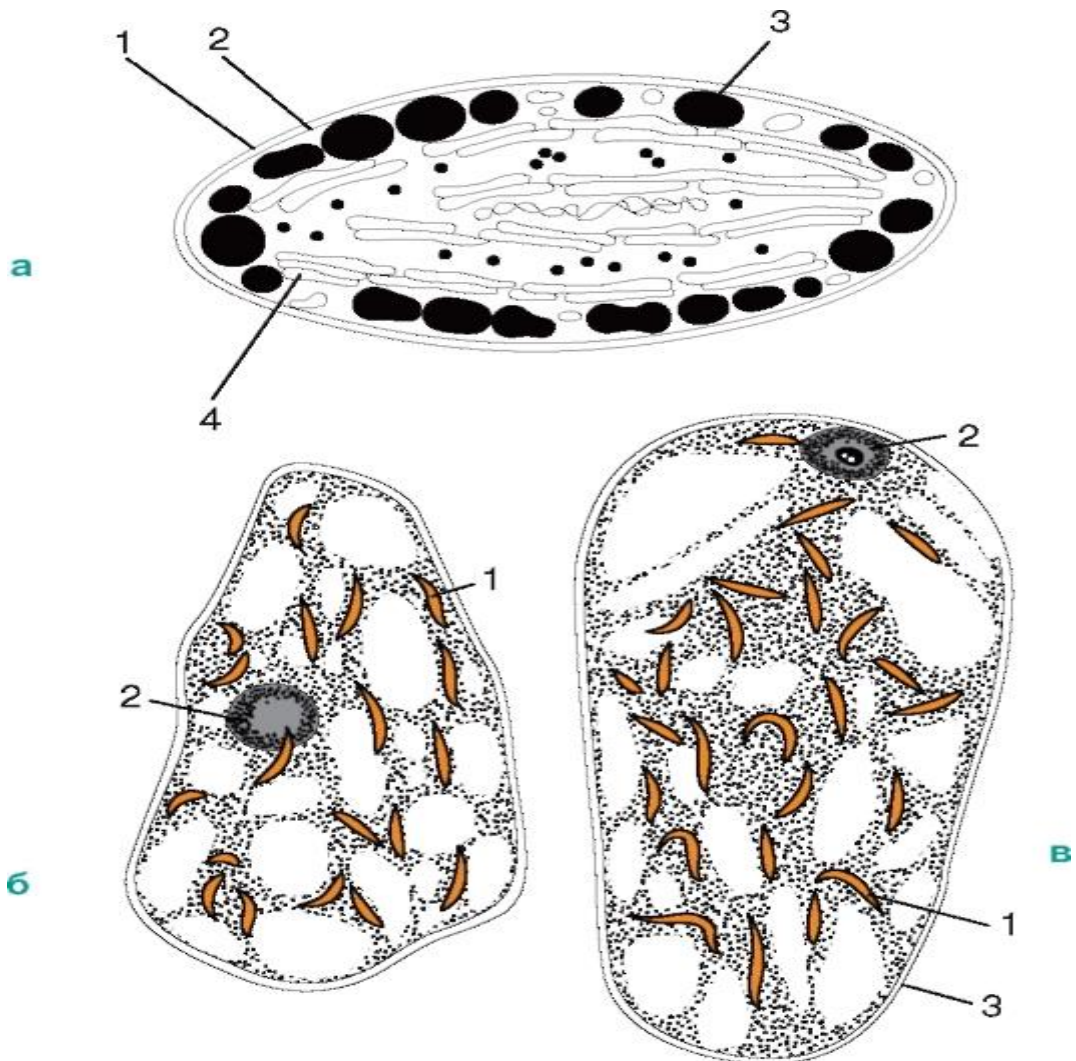
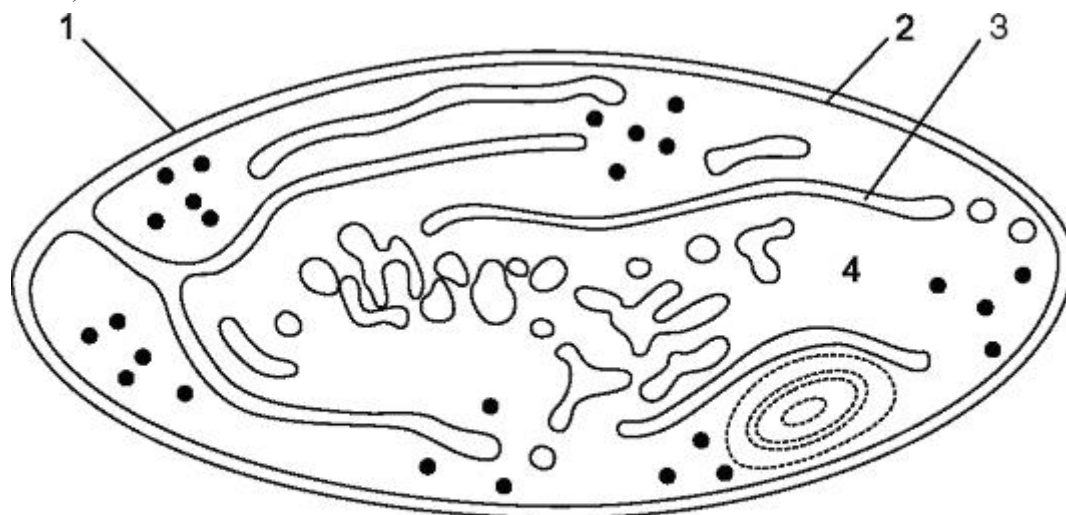


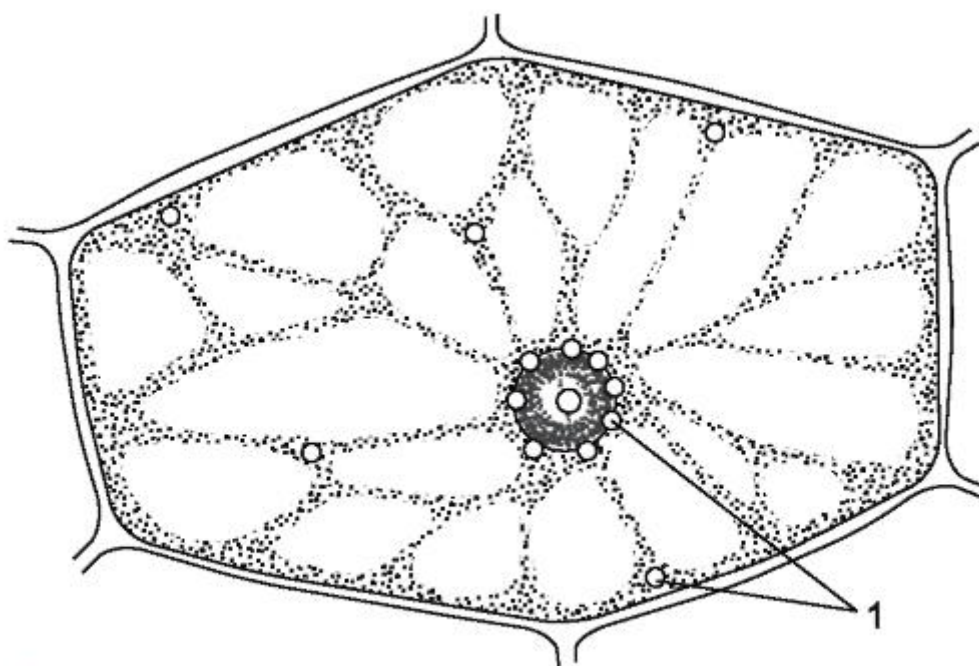
Рис. 1.4. Строение хромопласта: а - внешний вид: 1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - жировые капли; 4 - ламеллы; б, в - хромопласты в клетках мякоти зрелых плодов рябины (*Sorbus aucuparida*) и боярышника (в) (*Crataegus sanguinea*) соответственно: 1 - ядро; 2 - хромопласты; 3 - стенка клетки

Микротельца - органеллы, имеющие не совсем правильную сферическую форму и содержимое зернистой структуры, но иногда в них встречаются кристаллоиды или скопление нитей.

Глиоксисомы участвуют в метаболизме глиоксилата и превращении липидов в сахарозу в некоторых богатых маслами семенах (например, в эндосперме семени клещевины).



а



б

Рис. 1.5. Строение лейкопласта: а - внешний вид: 1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - ламелла; 4 - строма; б - лейкопласты (1) в клетках листа традесканции

Пероксисомы содержат фермент каталазу, катализирующую разложение пероксида водорода на воду и кислород. Пероксид водорода представляет собой побочный продукт некоторых окислительных процессов, протекающих в клетке. Он очень токсичен и должен немедленно удаляться из клетки. Пероксисомы листьев тесно связаны с процессом фотодыхания при участии хлоропластов и митохондрий.

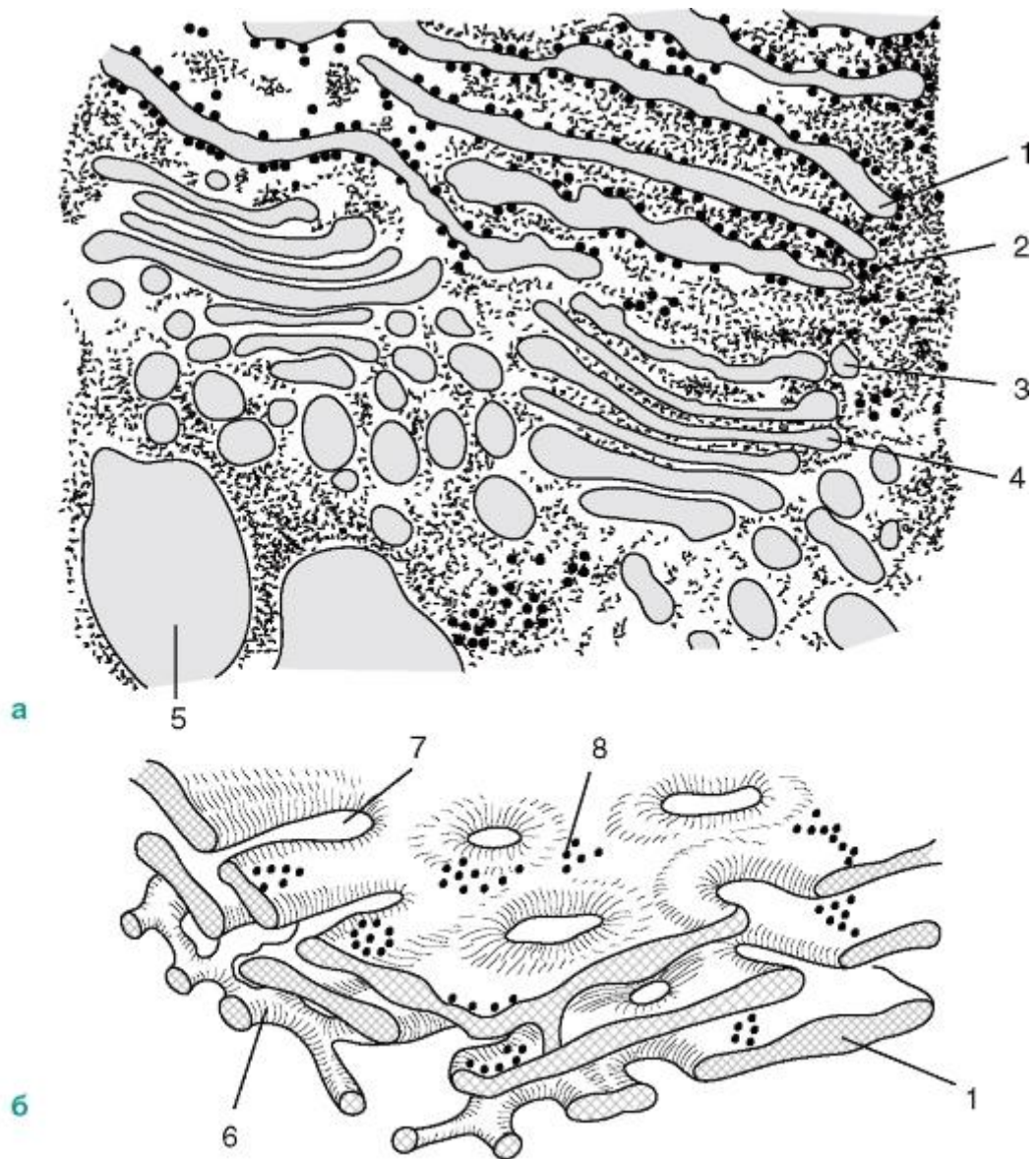


Рис. 1.6. Строение эндоплазматической сети: а - цистерны гранулярной ЭПС; б - система цистерн гранулярной ЭПС и трубок агранулярной ЭПС; 1 - цистерна гранулярной ЭПС; 2 - рибосома; 3 - пузырек Гольджи; 4 - цистерны диктиосомы; 5 - вакуоль; 6 - трубка агранулярной ЭПС; 7 - окна в ретикулярной цистерне; 8 - прикрепленная полисома

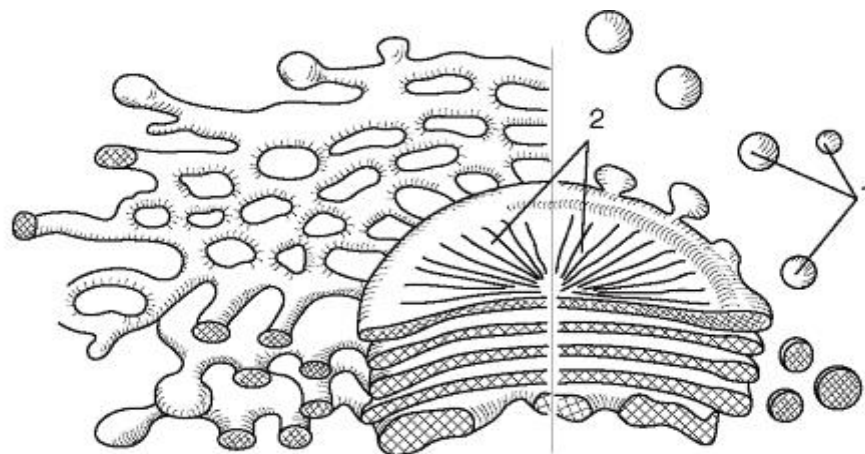


Рис. 1.7. Строение диктиосомы (аппарата Гольджи): 1 - пузырек Гольджи; 2 - цистерна диктиосомы в плане

Жгутики и ундулиподии. *Жгутики, реснички, фимбрии* - двигательные приспособления прокариот. Расширенную в основании часть жгутиков называют *базальным тельцем*.

У определенной части эукариотических клеток двигательными приспособлениями служат ундулиподии, отличающиеся по строению от жгутиковидных образований. Ундулиподии имеются у многих водорослей и у части грибоподобных протоктист, особенно на одноклеточных стадиях их жизненного цикла. У таких растений, как мхи, папоротники, и у части голосеменных ундулиподиями снабжены только мужские половые клетки. Ундулиподии имеют единый план строения: покрывающая их мембрана образует единое целое с плазматической мембраной клетки. На поперечном срезе ундулиподии видно кольцо из 9 пар микротрубочек, а 2 дополнительные микротрубочки расположены в центре кольца (организация 9+2). Ундулиподии отходят от цилиндрических структур, называемых *кинетосомами*. У них на поперечном срезе заметно лишь периферическое кольцо микротрубочек, собранных по три (организация 9+0). Движение ундулиподиев может также осуществляться автономно: они способны двигаться и после отделения от клетки.

Немембранные органеллы

Рибосомы - очень мелкие немембранные органеллы, состоящие из двух субчастиц (единиц): большой и малой. РНК и белок содержатся в рибосомах приблизительно в равных долях. Рибосомы располагаются в цитоплазме свободно либо прикрепляются к мембранам ЭПС (рис. 1.8). Рибосомы могут образовывать полисому, в которой они нанизаны на единую нить информационной РНК. В рибосомах происходит синтез белка.

Микротрубочки - тонкие цилиндрические структуры, состоящие из субъединиц белка *тубулина*. Микротрубочки контролируют упаковку целлюлозных микрофибрилл при формировании клеточной стенки, а также участвуют в формировании веретена деления.

Микрофиламенты - длинные нити, состоящие из сократительного белка актина. Пучки микрофиламентов играют определяющую роль в токах цитоплазмы. Микрофиламенты вместе с микротрубочками образуют гибкую сеть, называемую *цитоскелетом*.

Ядро

Ядро - самая крупная органелла, заключенная в оболочку из двух мембран и пронизанная ядерными порами. В ядре присутствует хроматин: *гетерохроматин* (компактный, менее активный) и *эухроматин* (диффузный, активный) - в такой форме раскрученные хромосомы находятся в интерфазе. Хромосомы содержат нуклеиновую кислоту ДНК, отвечающую за наследственность. ДНК эукариот образует комплекс с гистоновыми белками и содержит информационно-функциональные участки - *гены*. Деление ядра лежит в основе размножения клеток. Внутри ядра находится хорошо заметная округлая структура - *ядрышко*, в нем происходит синтез рибосомальной РНК (рРНК). В ядре может быть одно или несколько ядрышек.

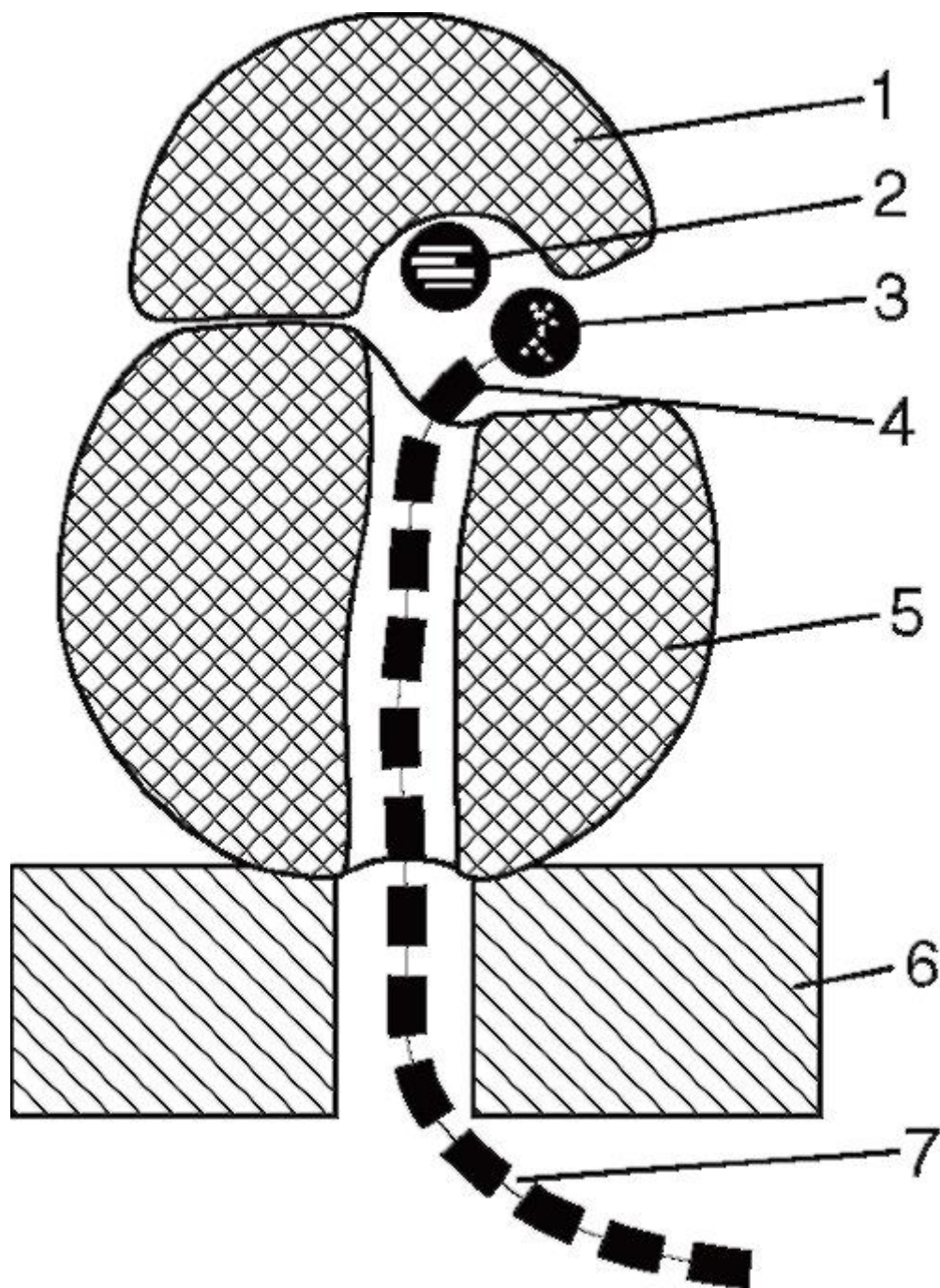


Рис. 1.8. Схема строения рибосомы, сидящей на мембране ЭПС: 1 - малая субъединица; 2 - иРНК; 3 - аминоацил тРНК; 4 - аминокислота; 5 - большая субъединица; 6 - мембрана ЭПС; 7 - синтезируемая полипептидная цепь

Плазматическая мембрана

Цитоплазма отделена от клеточной стенки *плазмалеммой* (плазматической мембраной), а от вакуоли - элементарной мембраной, называемой *тонопластом*.

Строение плазматической мембраны

В настоящее время цитологи придерживаются жидкостно-мозаичной модели мембраны (рис. 1.9), согласно которой мембрана состоит из бислоя липидных молекул (фосфолипидов) с гидрофильными головками и двумя гидрофобными хвостами, обращенными внутрь слоя. Помимо липидов, в состав мембран входят белки. Различают три типа мембранных белков, плавающих в билипидном слое:

- *интегральные*, пронизывающие всю толщю бислоя;

- *полуинтегральные*, пронизывающие бислоем не полностью;
- *периферические*, прикрепляющиеся с внешней или внутренней стороны мембраны к другим мембранным белкам.

Мембранные белки выполняют различные функции: одни представляют собой ферменты, другие служат переносчиками специфических молекул через мембрану или образуют гидрофильные поры, через которые могут проходить полярные молекулы.

Одно из основных свойств клеточных мембран - их полупроницаемость: они пропускают воду, но не пропускают растворенные в ней вещества, т.е. обладают избирательной проницаемостью.

Транспорт веществ через мембрану

В зависимости от затрат энергии транспорт веществ и ионов через мембрану может быть пассивным, не требующим затрат энергии, и активным, связанным с потреблением энергии.

К *пассивному транспорту* относят диффузию, облегченную диффузию и осмос.

Диффузия - процесс проникновения молекул через липидный бислой по градиенту концентраций (из области большей концентрации в область меньшей концентрации). Чем молекула меньше и более неполярна, тем быстрее она диффундирует через мембрану. Малые неполярные молекулы (например, кислород) быстро диффундируют через липидный бислой. Незаряженные полярные молекулы также проходят через мембрану с большой скоростью, если они достаточно малы (CO_2 , этанол, мочевины). Однако если молекула заряжена, то на ее транспорт влияет как градиент концентраций, так и общий электрический градиент по обе стороны мембраны (электрохимический градиент). В растительных клетках обычно существуют электрохимические градиенты через плазматическую мембрану и тонопласт. Основное вещество заряжено отрицательно по отношению как к водной среде, окружающей клетку, так и к содержимому вакуоли.

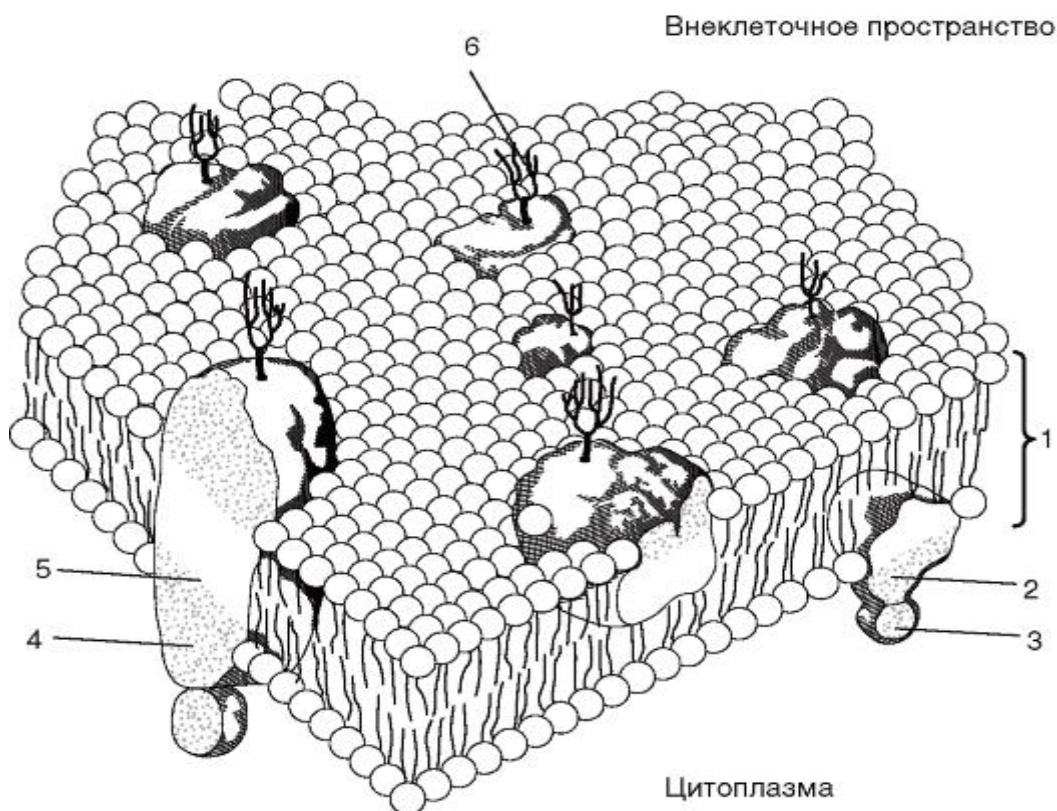


Рис. 1.9. Строение плазматической мембраны: 1 - бимолекулярный слой липидов; 2 - белковая молекула; 3 - периферическая белковая молекула; 4 - гидрофильная часть

белковой молекулы; 5 - гидрофобная область погруженной белковой молекулы; 6 - углеводная цепь

Облегченная диффузия - разновидность диффузии, при которой пройти веществу через мембрану помогает какой-либо транспортный белок. Транспортный белок высокоизбирателен и может взаимодействовать только с молекулами одного типа и не принимать другие, даже если они почти идентичны. Таким способом в клетку поступают различные полярные молекулы: сахара, аминокислоты, нуклеотиды и др.

Существует два основных класса мембранных транспортных белков: белки-переносчики и каналообразующие белки. *Белки-переносчики* связывают молекулу переносимого вещества, что вызывает их конформационное изменение, позволяющее переместиться этой молекуле через мембрану. *Каналообразующие белки* формируют заполненные водой поры, пронизывающие липидный бислой. Когда эти поры открыты, молекулы специфических веществ проходят сквозь них.

Осмоз - диффузия воды через полупроницаемые мембраны: вода переходит из раствора, имеющего высокий водный потенциал, в раствор с низким водным потенциалом. Диффузия воды при осмосе будет происходить из области низкой концентрации растворенного вещества (и высокой концентрации воды) в область высокой концентрации растворенного вещества (и низкой концентрации воды) до тех пор, пока водный потенциал с обеих сторон мембраны не станет одинаковым.

Активный транспорт - перенос молекул и ионов через мембрану, сопровождаемый энергетическими затратами. Активный транспорт идет против градиента концентрации и электрохимического градиента, используя энергию АТФ-кислоты. В процессе транспорта белки-переносчики не претерпевают изменений наподобие ферментов и не вызывают химических изменений транспортируемых веществ в отличие от ферментов. В основе механизма активного транспорта веществ у растений и грибов лежит работа протонного насоса (H^+ и K^+), сохраняющего внутри клетки высокую концентрацию K^+ и низкую H^+ (Na^+ и K^+ у животных). Энергия, необходимая для работы этого насоса, поставляется в виде АТФ-кислоты, синтезируемой в процессе клеточного дыхания.

Транспорт H^+ и K^+ осуществляется специальным белком, у которого существуют две альтернативные формы. Одна форма имеет полость, открываемую внутрь клетки, в которую может входить H^+ (1). При этом АТФ-кислота расщепляется до аденозиндифосфорной (АДФ) кислоты, а высвободившийся фосфат присоединяется к белку (2). Фосфорилируемый белок меняет конформацию, H^+ переносится на наружную сторону мембраны и высвобождается (3). Высвободившийся транспортный белок захватывает ион K^+ (4), что ведет к отсоединению фосфата от белка (5) и возвращению белка к первоначальной форме (6). При этом ион K^+ высвобождается внутрь клетки. Так создается градиент H^+ и K^+ по обе стороны мембраны (рис. 1.10).

Известна еще одна разновидность активного транспорта: эндоцитоз. Это два активных процесса, с помощью которых различные молекулы транспортируются через мембрану в клетку - *эндоцитоз* или из клетки - *экзоцитоз*. При эндоцитозе вещества попадают в клетку в результате инвагинации (впячивания) плазматической мембраны. Образующиеся при этом пузырьки переносятся в цитоплазму вместе с заключенными в них веществами. Поглощение больших частиц, таких как микроорганизмы или отломки клеток, называют *фагоцитозом*. В этом случае образуются крупные пузырьки - вакуоли.

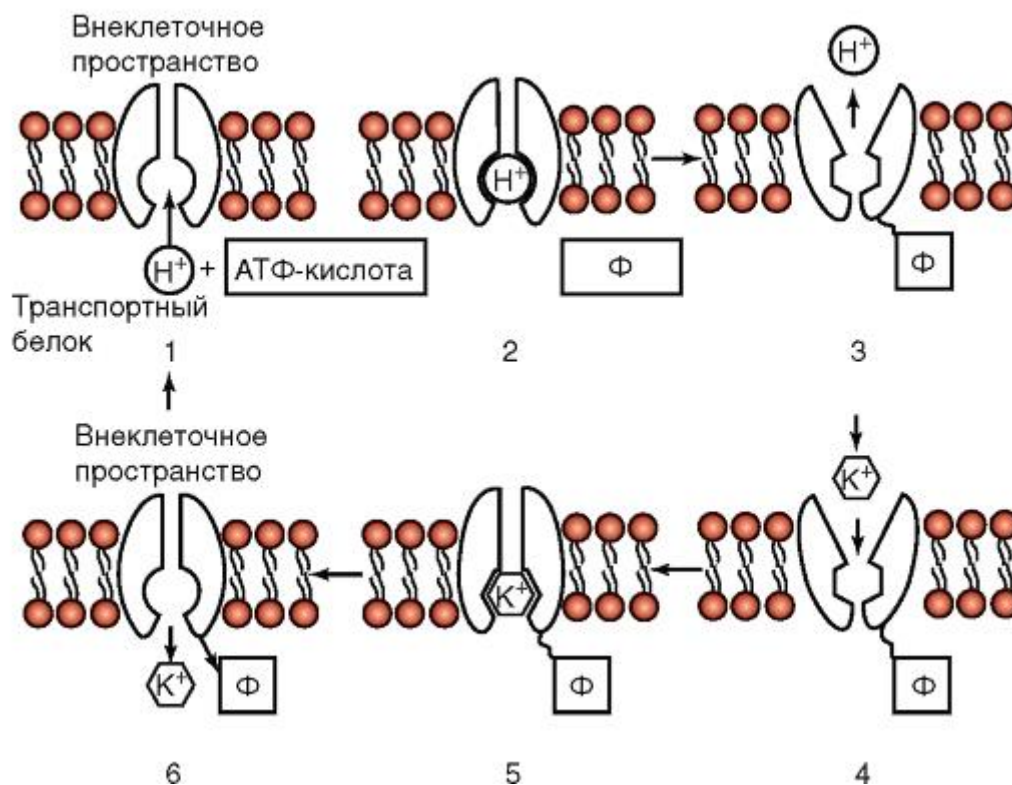


Рис. 1.10. Модель работы протонного насоса (пояснения см. в тексте)

Поглощение жидкостей (суспензий, коллоидных растворов) или растворенных веществ с помощью небольших пузырьков называют *пиноцитозом*. При экзоцитозе вещества выводятся из клетки в специальных пузырьках или вакуолях. Типичные примеры - вывод секрета из железистых клеток и участие пузырьков диктиосом в формировании клеточной оболочки.

В многоклеточных организмах минеральные и органические вещества транспортируются от клетки к клетке по особым тяжам цитоплазмы - *плазмодесмам*, обеспечивающим связь между протопластами соседних клеток. Это *симпластический транспорт*.

Перенос воды и неорганических веществ - *апопластический транспорт* - осуществляется по системе клеточных оболочек. Для транспорта воды существует также прерывистая *транспортная система вакуолей*.

Производные протопласта

Как упоминалось ранее, к производным протопласта относят вакуоль с клеточным соком, различные включения и клеточную стенку.

Вакуоль

Вакуоль представляет собой резервуар, ограниченный одинарной мембраной - *тонопластом*. Вакуоль заполнена *клеточным соком* - концентрированным раствором различных веществ, таких как минеральные соли, сахара, пигменты, органические кислоты и ферменты. В зрелых клетках вакуоли сливаются в одну, центральную. В вакуолях хранятся различные вещества, в том числе и конечные продукты обмена.

От содержимого вакуоли существенно зависят осмотические свойства клетки. В связи с наличием в вакуоли крепких растворов солей и других веществ клетки растений постоянно осмотически поглощают воду. Это создает гидростатическое давление на клеточную стенку, называемое *тургорным*. Тургорному давлению противостоит равное ему по величине давление клеточной оболочки, направленное внутрь клетки.

Большинство растительных клеток обычно существует в гипотонической среде. Однако если такую клетку поместить в гипертонический раствор, то вода по законам осмоса начнет выходить из клетки для выравнивания водного потенциала с обеих сторон мембраны. При этом вакуоль уменьшится в объеме, соответственно уменьшится ее давление на протопласт, и мембрана начнет отходить от клеточной стенки. Такой процесс называют *плазмолизом* (рис. 1.11). В природных условиях при потере тургора в клетках растения увядают, листья и стебель опускаются. Однако процесс обратим, если обеспечить поступление воды в клетку (например, при поливе). Процесс, обратный плазмолизу, получил название *деплазмолиза*.

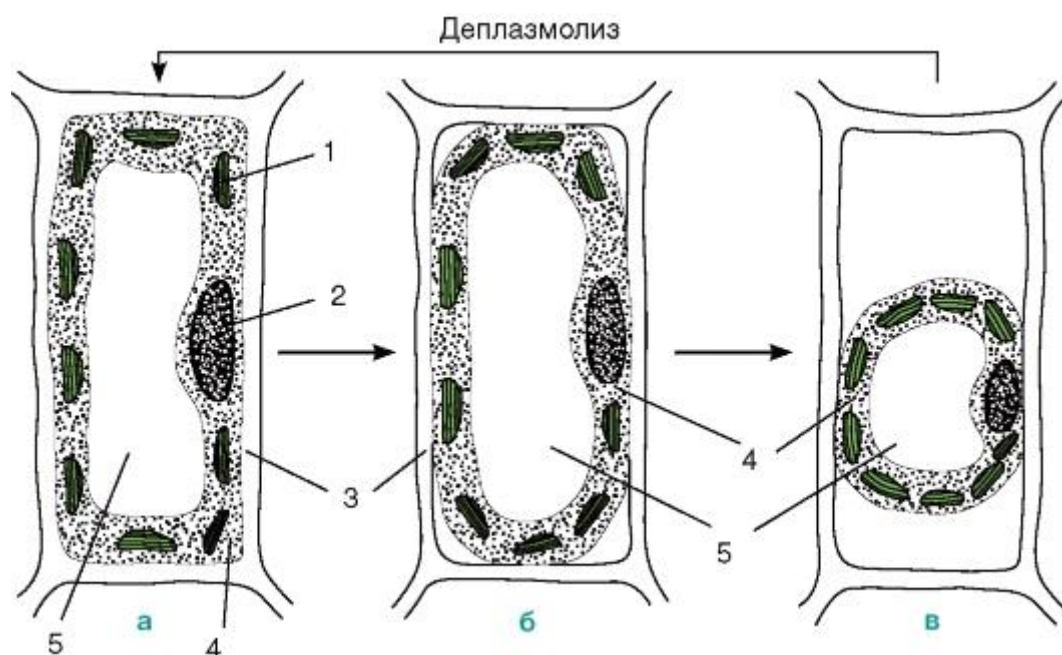


Рис. 1.11. Схема плазмолиза: а - клетка в состоянии тургора (в изотоническом растворе); б - начало плазмолиза (клетка, помещенная в 6% раствор KNO_3); в - полный плазмолиз (клетка, помещенная в 10% раствор KNO_3); 1 - хлоропласт; 2 - ядро; 3 - клеточная оболочка; 4 - протопласт; 5 - центральная вакуоль

Включения

К клеточным включениям относят запасные и экскреторные вещества. *Запасные* (то есть временно выключенные из обмена) и *экскреторные* («отбросы») вещества вместе часто называют *эргастическими веществами* клетки. К запасным веществам относят запасные белки, жиры и углеводы. Эти вещества накапливаются в течение вегетационного периода в семенах, плодах, подземных органах растения и в сердцевине стебля.

Запасные вещества

Запасные белки, относящиеся к простым белкам - протеинам, чаще всего откладываются в семенах. Осаждающиеся белки в вакуолях образуют зерна округлой или эллиптической формы - *алейроновые*. Если алейроновые зерна не имеют заметной внутренней структуры и состоят из аморфного белка, то их называют *простыми*. Если в алейроновых зернах среди аморфного белка встречаются кристаллоподобная структура (*кристаллоиды*) и блестящие бесцветные тельца округлой формы (*глобоиды*), то такие алейроновые зерна называют *сложными* (рис. 1.12). Аморфный белок алейронового зерна представлен гомогенным непрозрачным белком желтоватого цвета, набухающим в воде. Кристаллоиды имеют характерную для кристаллов ромбоэдрическую форму, но в отличие от истинных кристаллов составляющий их белок набухает в воде. Глобоиды

состоят из кальциево-магниевои соли, содержат фосфор, нерастворимы в воде и не дают реакции на белки.

В зависимости от строения различают следующие типы алейроновых зерен:

- зерна с глобоидами (характерны для семян бобовых и зерновых злаков);
- зерна с глобоидами и кристаллоидами (характерны для семян льна и клеццевины);
- зерна с кристаллами оксалата кальция (характерны для семян зонтичных и винограда).

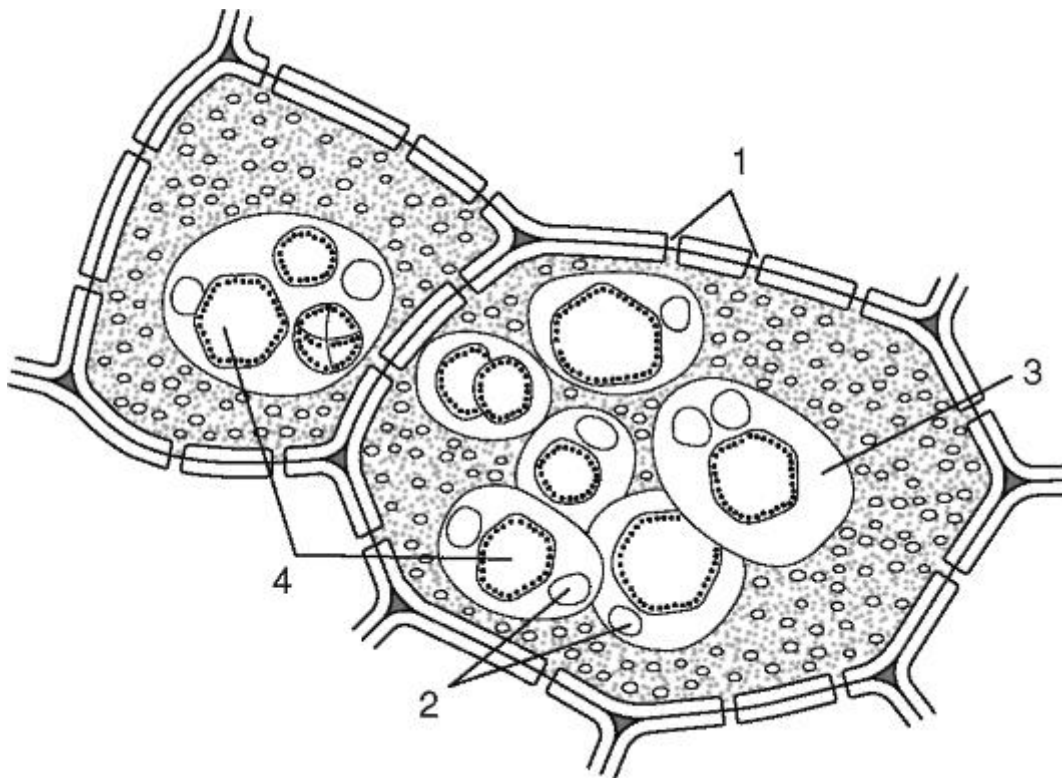


Рис. 1.12. Сложные алейроновые зерна: 1 - поры в оболочке; 2 - глобоиды; 4 - кристаллоиды, погруженные в аморфную белковую массу (3)

Запасные жиры обычно расположены в гиалоплазме в виде капель, они встречаются почти во всех растительных клетках. Это основной тип запасных питательных веществ большинства растений, наиболее богаты ими семена и плоды. Жиры - наиболее калорийное запасное вещество. Например, в семенах подсолнечника, сои или арахиса растительное масло составляет до 50% массы сухого вещества. Масло клеццевины (касторовое масло) используют в медицине, масло подсолнечника, сои и арахиса - в пищевой промышленности.

Реактив на жироподобные вещества - Судан III, окрашивающий их в оранжевый цвет.

Запасные углеводы в виде растворимых в воде сахаров (глюкозы, фруктозы, сахарозы) и нерастворимых в воде полисахаридов (целлюлозы, крахмала) входят в состав каждой клетки. В клетке углеводы играют роль источника энергии для реакций обмена веществ. Сахара, связываясь с другими биологическими веществами клетки, образуют гликозиды, а полисахариды - гликопротеины.

Состав углеводов растительной клетки значительно шире, чем у животных клеток, за счет разнообразного состава полисахаридов клеточной оболочки и сахаров клеточного сока вакуолей.

Главнейший и наиболее распространенный запасной углевод - полисахарид *крахмал*. Первичный ассимиляционный крахмал образуется в хлоропластах. Ночью, при прекращении фотосинтеза, крахмал гидролизуется до сахаров и транспортируется в запасяющие ткани: клубни, луковицы, корневища. Там в особых типах лейкопластов - амилопластах - часть сахаров откладывается в виде зерен вторичного крахмала.

Крахмальные зерна (рис. 1.13) имеют слоистость, которая объясняется различным содержанием воды, обусловленным неравномерным поступлением крахмала в течение суток.

В темных слоях крахмального зерна воды больше, чем в светлых. Если же имеется один центр крахмалообразования в центре амилопласта, то такое зерно называют *простым концентрическим*, если центр смещен - *простым эксцентрическим*.

При наличии нескольких крахмалообразующих центров зерно называют *сложным*. У *полусложных* зерен новые слои откладываются вокруг нескольких крахмалообразующих центров, а затем формируются общие слои и покрывают крахмалообразующие центры (см. рис. 1.13).

Реактивом на крахмал служит раствор йода в йодиде калия, дающий синее окрашивание.

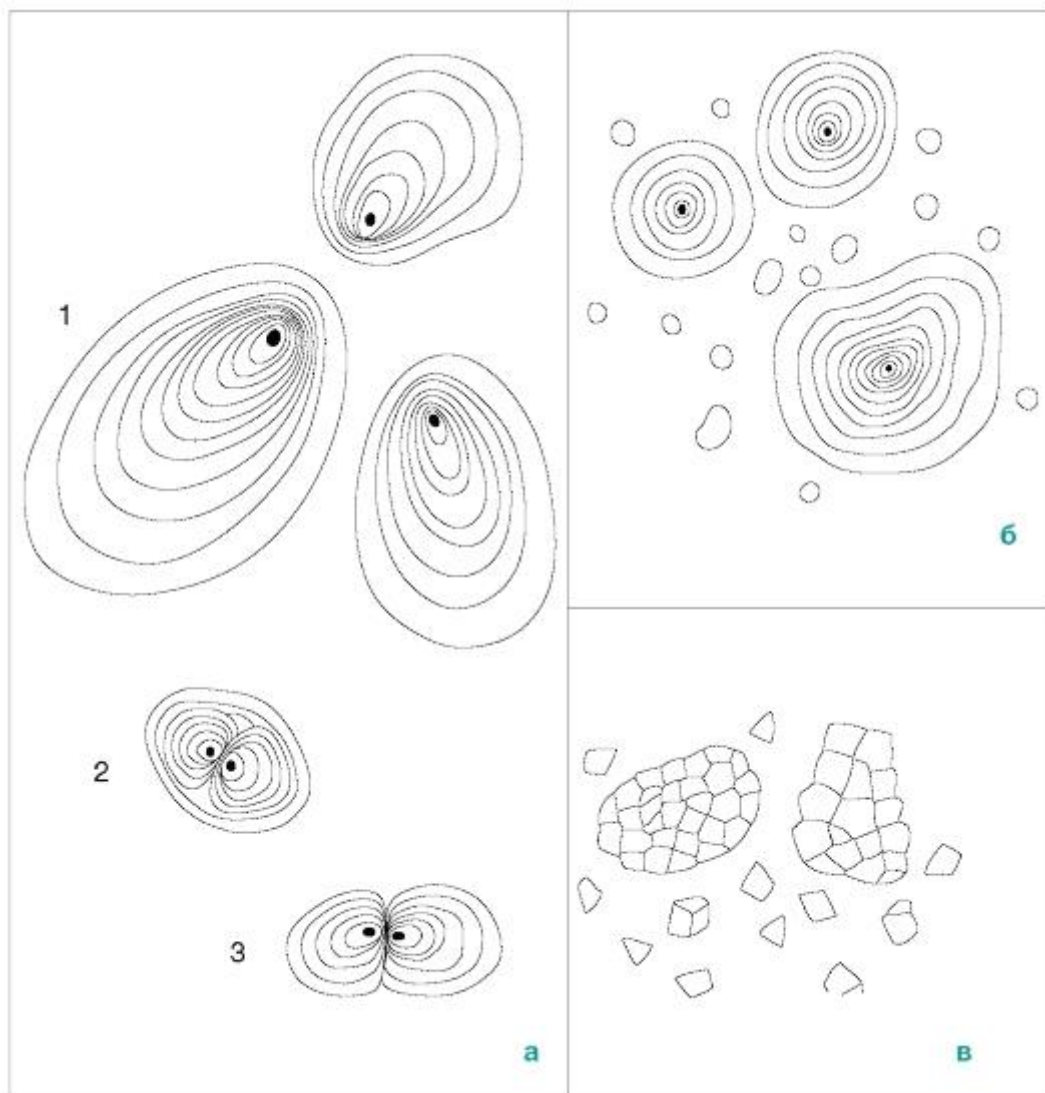


Рис. 1.13. Крахмальные зерна: а - картофеля: 1 - простое; 2 - полусложное; 3 - сложное; б - пшеницы; в - овса

Экскреторные вещества (продукты вторичного обмена)

К клеточным включениям относятся и экскреторные вещества, например различной формы кристаллы *оксалата кальция* (*одиночные кристаллы*; *рафиды* - игольчатые кристаллы; *друзы* - сrostки кристаллов; *кристаллический песок* - скопление множества мелких кристаллов) (рис. 1.14). Реже кристаллы состоят из карбоната кальция, или кремнезема (*цистолиты*) (рис. 1.15). Цистолиты откладываются на клеточной стенке, вдающейся внутрь клетки в виде гроздьев винограда, и характерны для представителей семейств крапивных и тутовых.

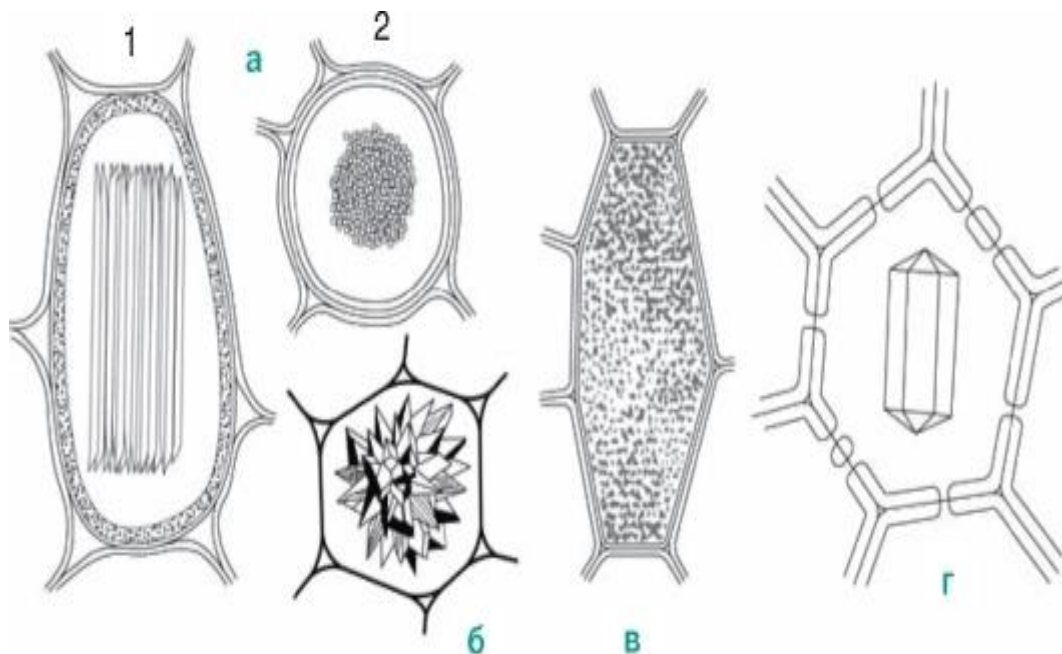


Рис. 1.14. Формы кристаллов оксалата кальция в клетках: а - рафида (недотрога): 1 - вид сбоку; 2 - на поперечном срезе; б - друза (опунция); в - кристаллический песок (картофель); г - одиночный кристалл (ваниль)

В отличие от животных, растения не имеют развитых органов выделения, выводящих избытки солей вместе с мочой. Именно поэтому считают, что кристаллы оксалата кальция представляют собой конечный продукт метаболизма протопласта, образуемый как приспособление для выведения из обмена излишков кальция. Как правило, эти кристаллы накапливаются в органах, которые растения периодически сбрасывают (листьях, коре).

Эфирные масла концентрируются в листьях (мята, лаванда, шалфей), цветках (шиповник), плодах (цитрусовые) и семенах (укроп, анис) растений. Эфирные масла не принимают участия в обмене веществ, но их широко используют в парфюмерии (розовое и жасминное масло), пищевой промышленности (анисовое, укропное) и медицине (мятное и эвкалиптовое). Резервуарами для скопления эфирных масел могут быть желёзки (мята), лизигенные вместилища (апельсин), железистые волоски (герань).

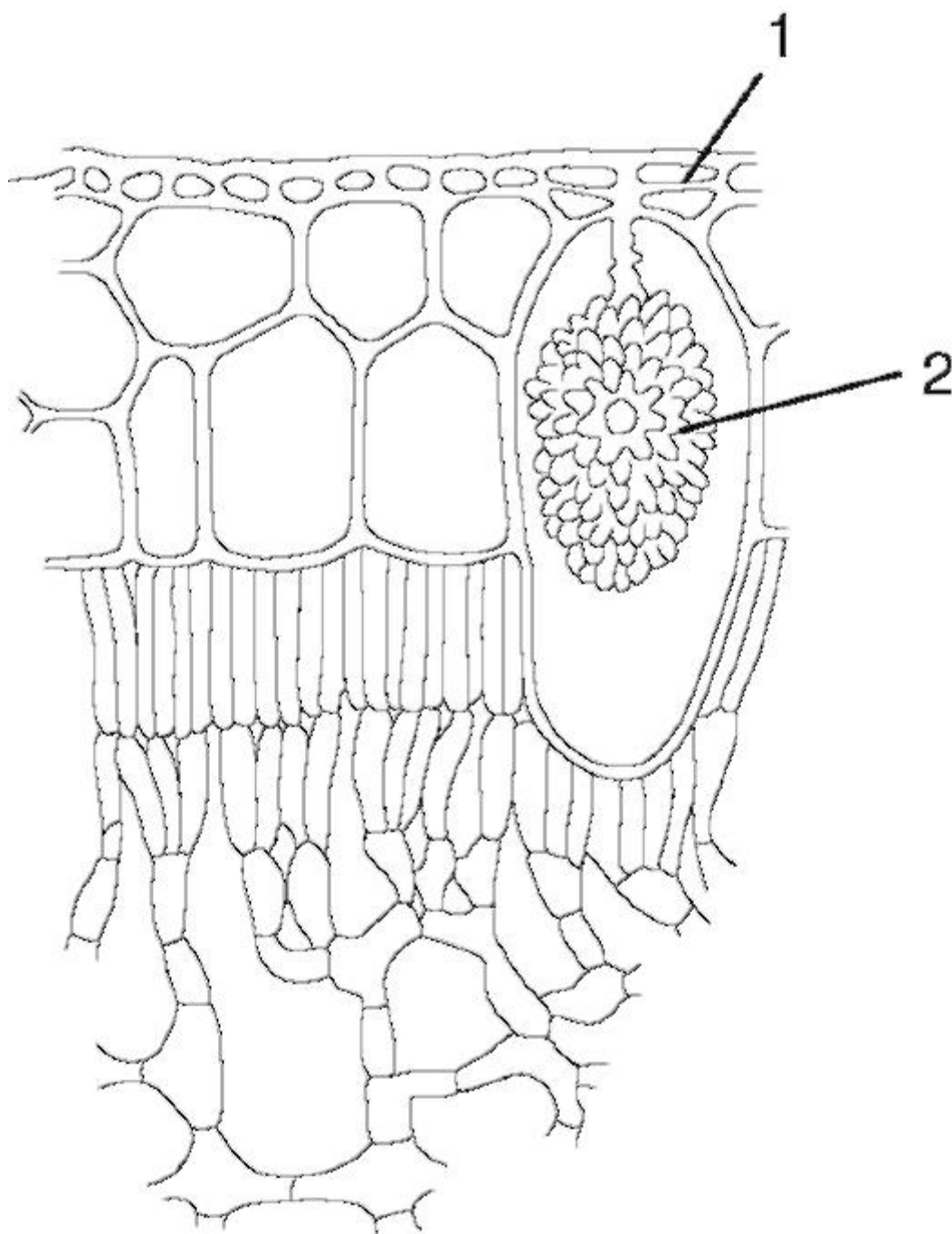


Рис. 1.15. Цистолит (на поперечном срезе листа фикуса): 1 - кожица листа; 2 - цистолит

Смолы - комплексные соединения, образующиеся в процессе нормальной жизнедеятельности или в результате разрушения тканей. Они образуются эпителиальными клетками, выстилающими смоляные ходы, как побочный продукт обмена веществ, часто с эфирными маслами. Могут накапливаться в клеточном соке, цитоплазме в виде капель или во вместилищах. Они нерастворимы в воде, непроницаемы для микроорганизмов и благодаря своим антисептическим свойствам повышают сопротивляемость растений к болезням. Применяют смолы в медицине, а также при изготовлении красок, лаков и смазочных масел. В современной промышленности смолы заменяют синтетическими материалами.

Клеточная стенка

Жесткая клеточная стенка (оболочка), окружающая растительную клетку, состоит из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс, в состав которого входят другие сложные полисахариды - гемицеллюлозы и пектиновые вещества. Клеточная стенка обеспечивает сохранение формы клетки, ее механическую опору и защиту протопласта. При этом клеточная стенка способна к растяжению. Будучи продуктом жизнедеятельности протопласта, стенка может расти только в контакте с ним. Через клеточную стенку происходит передвижение воды и минеральных солей, но для высокомолекулярных веществ она полностью или частично непроницаема. При отмирании протопласта стенка может продолжать выполнять функцию проведения воды.

Наличие клеточной стенки больше всех других признаков отличает растительные клетки от животных. Не так давно клеточную стенку считали внешним, неактивным продуктом протопласта. Теперь установлено, что она играет существенную роль в поглощении, транспорте и выделении веществ.

Архитектуру клеточной стенки в значительной степени определяет *целлюлоза*. Мономер целлюлозы - глюкоза. Пучки молекулы целлюлозы формируют мицеллы, которые объединяются в более крупные пучки - микрофибриллы. Микрофибриллы перевиваются и образуют тонкие нити, которые могут обматываться одна вокруг другой, как пряди в канате. Каждый такой «канат», или фибрилла, имеет прочность, равную стальной проволоке такой же толщины.

Реактивом на целлюлозу служит раствор Cl-Zn-I (хлора-цинкайода), дающий сине-фиолетовое окрашивание.

Целлюлозный каркас клеточной оболочки заполнен нецеллюлозными молекулами матрикса. В состав матрикса входят:

- полисахариды, называемые гемицеллюлозами;
- пектиновые вещества (пектин), очень близкие к гемицеллюлозам;
- гликопротеиды.

Пектиновые вещества, сливаясь между соседними клетками, образуют *срединную пластинку*. Срединная пластинка расположена между первичными оболочками соседних клеток. При растворении или разрушении срединной пластинки, происходящих в мякоти созревших плодов, наблюдается процесс, называемый *мацерацией*. Естественную мацерацию можно наблюдать у многих перезревших плодов (арбуза, дыни, персика). Искусственную мацерацию, происходящую при обработке тканей щелочью или кислотой, используют для приготовления различных анатомических и гистологических препаратов.

Клеточная стенка в процессе жизнедеятельности клетки может подвергаться различным видоизменениям: одревеснению, опробковению, ослизнению, кутинизации, минерализации (табл. 1.4).

Таблица 1.4. Характерные изменения вторичной клеточной стенки

Изменение	Вещества, вызывающие изменения	Реактив	Результат реакции
Наслаивание целлюлозы	Целлюлоза	Хлор-цинк-йод	Сине-фиолетовое окрашивание
Кутинизация	Кутин	Судан III	Оранжевое окрашивание

Одревеснение	Лигнин	Флороглюцин и концентрированная соляная кислота	Красно-малиновое окрашивание
Опробковение	Суберин	Судан III	Оранжевое окрашивание
Минерализация	Кремнезем, соли Ca, Mg и др.	Сжигание	Минеральный остаток
Ослизнение	Углеводы: слизи, камеди	Вода	Набухание

Одревеснение клеточной стенки связано с внедрением между молекулами целлюлозы *лигнина*. Это самый распространенный после целлюлозы полимер растительных клеток. Лигнин увеличивает жесткость оболочки, вызывая одревеснение клеточных стенок, и обычно содержится в клетках, выполняющих опорную или механическую функцию.

Реактив «концентрированная соляная кислота + флороглюцин» на лигнин дает красно-малиновое окрашивание.

Кутин, *суберин* и *воск* - жироподобные вещества. *Кутин* и *воск* обычно откладываются на поверхности клеток эпидермы. Кутиновая пленка образует *кутикулу*. *Суберин* пропитывает клеточные стенки вторичной покровной ткани, вызывая *опробковение*. В момент завершения опробковения протопласт клетки разрушается, а клеточная стенка пробки становится непроницаемой для воды и газов. Кутин и суберин встречаются в комбинации с восками, они предотвращают чрезмерную потерю воды растением и проникновение в его клетки различных бактерий и грибов.

Клеточные стенки могут пропитываться оксалатом кальция и кремнеземом, что придает им твердость и хрупкость и приводит к их *минерализации*. Отложение кремнезема характерно для стеблей и боковых побегов хвощей, стеблей злаков и осок.

Клеточные стенки кожуры семян (льна) способны *кослизнению*. Это происходит вследствие превращения целлюлозы и пектина в слизи и камеди, которые, будучи полимерами, могут сильно набухать при соприкосновении с водой. Слизь удерживает влагу, защищая семена от высыхания, и закрепляет их на определенном месте, склеивая с частицами почвы. Например, у стеблей вишни выделение слизи и камеди наблюдается из пораненных участков. Камедь при этом выделяется в виде наплывов (вишневого клея), а процесс называют *гуммозом*.

При образовании клетки в процессе митоза формируется *первичная клеточная стенка*. Первичные клеточные стенки неодинаковы по толщине на всем своем протяжении и имеют тонкие участки, которые называют *первичными поровыми полями*. В них имеются отверстия, через которые проходят тяжи цитоплазмы - плазмодесмы, соединяющие протопласты соседних клеток (рис. 1.16, а).

У некоторых клеток протопласт откладывает на внутреннюю поверхность первичной оболочки еще один слой - *вторичную клеточную стенку* (рис. 1.16, б). На первичных поровых полях вторичная оболочка не откладывается. Таким образом, во вторичной оболочке образуется пора. Пory двух контактирующих клеток лежат друг против друга. В клетках, имеющих вторичные оболочки, существуют два типа пор: *простые* (рис. 1.16, в) и *окаймленные* (рис. 1.16, г). Вторичная оболочка в

окаймленных порах нависает над порой, и внутри, на первичной оболочке, имеется утолщение - *торус*, который регулирует движение жидкости в соседние клетки (рис. 1.17). В простых порах диаметр порового канала одинаков по всей длине.

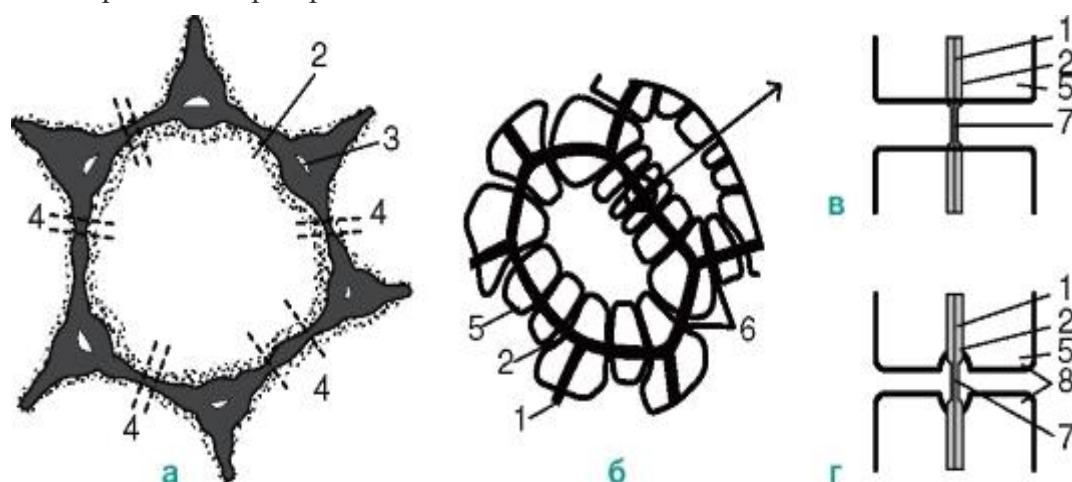


Рис. 1.16. Первичные поровые поля, поры и плазмодесмы: а - паренхимная клетка с первичной оболочкой и первичными поровыми полями; б - клетки со вторичными оболочками и многочисленными порами; в - пара простых пор; г - пара окаймленных пор; 1 - срединная пластинка; 2 - первичная оболочка; 3 - межклеточное пространство; 4 - плазмодесмы в первичном поровом поле; 5 - вторичная оболочка; 6 - поры; 7 - поровая мембрана; 8 - окаймление

Такие оболочки нужны специализированным клеткам, выполняющим механическую и проводящую функции. После отложения вторичной оболочки и ее одревеснения протопласт клеток разрушается. Обычный компонент вторичных оболочек клеток древесины (ксилемы) и склеренхимы - *лигнин*.

Отличия растительной клетки от животной

Ниже перечислены основные особенности строения растительной клетки, отличающие ее от животной клетки.

- Наличие прочной целлюлозной оболочки, клеточной стенки, представляющей собой видоизмененный гликокаликс. В животных клетках гликокаликс - гликопротеидный комплекс, включенный в наружную поверхность плазматической мембраны.
- Автотрофность и наличие пластид.
- Наличие крупной центральной вакуоли (как правило).
- Рост путем растяжения (в основном за счет увеличения объема вакуоли).

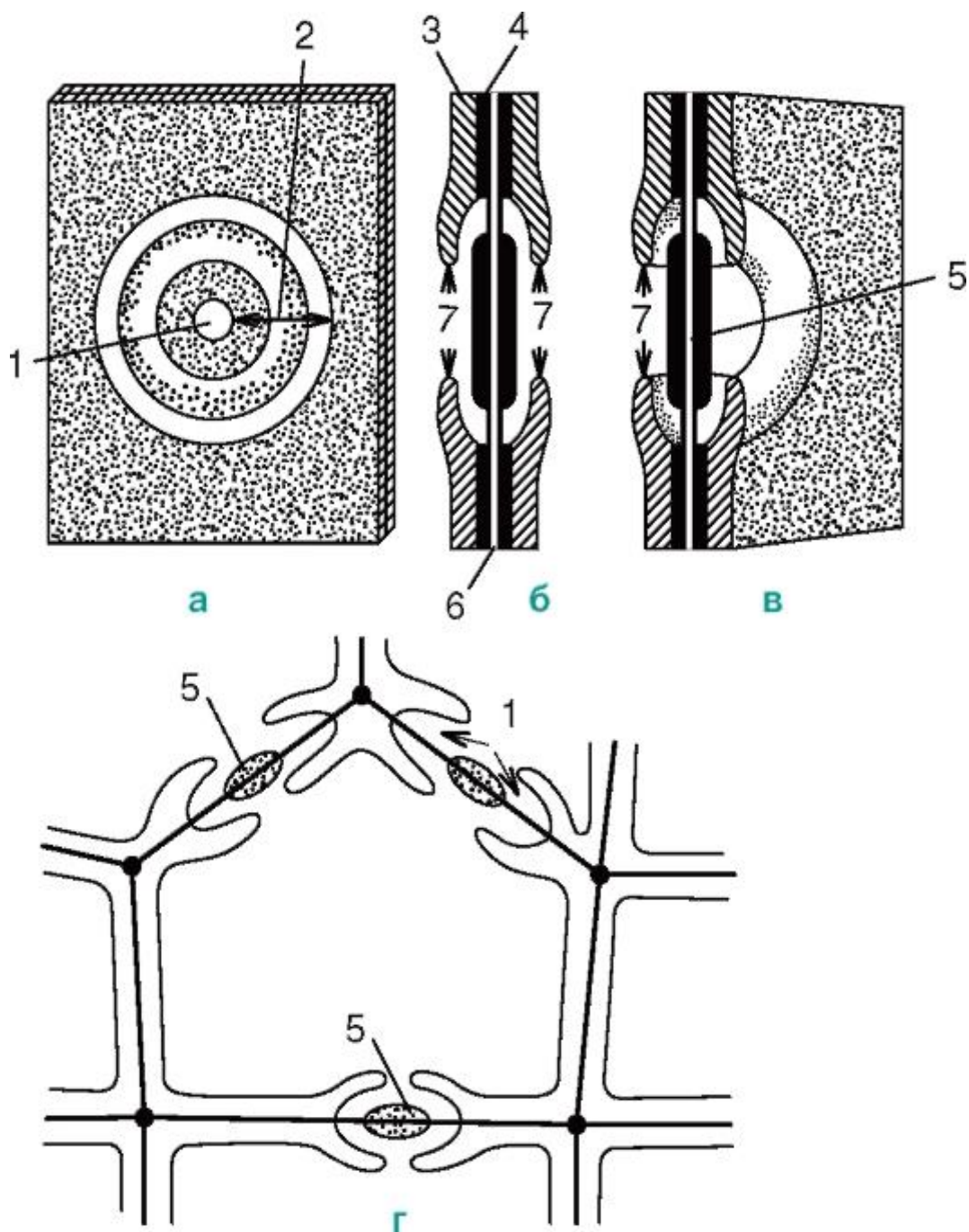


Рис. 1.17. Схема строения окаймленных пор (в трахеидах хвойных): а - поры в плане; б - поперечный срез; в - объемное изображение; г - поперечный срез трахеиды сосны с окаймленными порами; 1 - внутреннее отверстие поры, упирающееся в полость клетки; 2 - наружное отверстие поры, упирающееся в первичную оболочку; 3 - вторичная оболочка; 4 - первичная оболочка; 5 - торус; 6 - срединная пластинка

- Отсутствие центриолей у высших растений, участвующих в делении клетки, роль которых выполняют отдельные микротрубочки.

- Способность растений к неограниченному или очень продолжительному росту.

- Как правило, все клетки высших растений лишены подвижности, свойственной животным клеткам, т.е. они не перемещаются в пространстве. Лишь среди зеленых водорослей встречается много подвижных форм. Однако растениям свойственны особые медленные движения: настии, нутации, тропизмы (см. гл. 10).

ДЕЛЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК

Жизненный цикл - время жизни клетки.

Клеточный цикл - совокупность процессов подготовки клетки к делению (интерфазу) и собственно деление клетки (рис. 1.18). В клеточном цикле выделяют две фазы:

- интерфаза (автосинтетическая)
- деление клетки (митоз, мейоз).

Интерфаза - подготовка клетки к делению, в которой выделяются периоды:

- пресинтетический G_1
- синтетический S;
- постсинтетический период G_2

G_1 - биохимическая подготовка клетки к редупликации ДНК, которая сопровождается:

- синтезом органелл (прежде всего рибосом), белка, р-РНК, т-РНК, пуриновых и пиримидиновых оснований нуклеотидов;
- повышенной активностью ферментов, участвующих в биосинтезе ДНК;
- накоплением АТФ

S - редупликация ДНК с образованием двухроматидных хромосом G_2 - завершение подготовки клетки к делению:

- интенсивный синтез белков, РНК и АТФ;
- удвоение центриолей, митохондрий, пластид;
- синтез белков, идущих на построение ахроматинового веретена деления;
- завершение роста клетки.

Продолжительность клеточного цикла различна, так, у одноклеточных эукариот он может варьировать от 0,5 ч до 2-3 сут. У многоклеточных (например, у вики посевной) - 15 сут, у бобов - около 2 сут.

Деление клетки подразделяется на процессы, происходящие в ядре - *кариокинез* (деление ядра) и в цитоплазме - *цитокинез* (деление цитоплазмы).

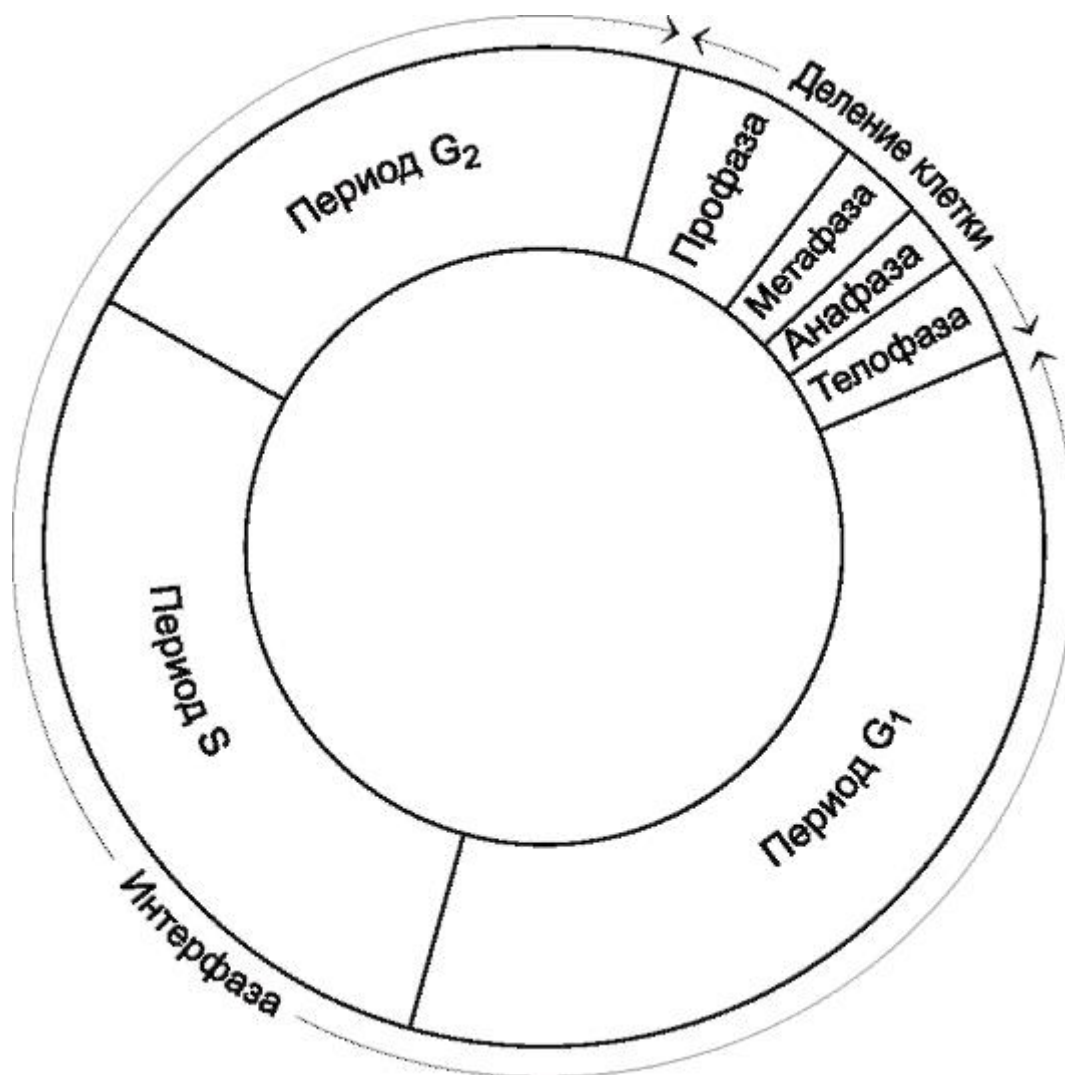


Рис. 1.18. Этапы клеточного цикла

Митоз

Митоз - непрямоe деление, при котором сохраняется идентичность хромосомного набора материнской и дочерних клеток. Это основной способ деления эукариотических клеток. Так, из одной материнской клетки с набором $2n4c$ образуются две дочерние с набором $2n2c$ (n - гаплоидный набор; $2n$ - диплоидный набор; c - количество молекул ДНК в хромосомах). Однако в митоз могут вступать и гаплоидные клетки. Например, у голосеменных и покрытосеменных растений митоз наблюдается при образовании половых клеток.

Биологический смысл митоза: сохранение точного генетического материала в дочерних клетках наравне с материнской клеткой.

Митоз подразделяют на четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

Профаза - самая длительная фаза митоза. Она включает следующие процессы:

- спирализацию и укорочение хромосом;
- исчезновение ядрышка и распад ядерной мембраны;
- формирование ахроматинового веретена, или веретена деления, состоящего из пучков микротрубочек, идущих от полюсов клетки.

В результате этих преобразований в конце профазы каждая хромосома состоит из двух хроматид (двух молекул ДНК - $2c$), скрепленных центромерой.

Метафаза - хромосомы расположены на экваторе клетки. Происходит продольное расщепление хромосом на две хроматиды. Плечи хроматид продольно расходятся, но они остаются скрепленными центромерой.

Анафаза - происходит деление центромер надвое. Хроматиды расходятся к полюсам клетки вследствие сокращения ахроматинового веретена. В результате на каждом полюсе сохраняется тот же набор хромосом ($2n$), но все они теперь состоят из одной хроматиды ($2n2c$), а во всей клетке находятся два диплоидных набора ($4n4c$).

Телофаза - фаза, обратная профазе: идет деспирализация хромосом, они становятся плохо видимыми. Формируются ядрышко и ядерная оболочка вокруг хромосом на каждом полюсе. Веретено деления исчезает.

Цитокинез

В процессе цитокинеза происходит формирование клеточной пластинки в экваториальной плоскости после образования двух ядер. Между ядрами образуется бочкообразная система волокон, состоящая из микротрубочек, называемая *фрагмопластом*. В экваториальной плоскости фрагмопласта появляются пузырьки Гольджи, содержащие пектиновые вещества. Из них формируется срединная пластинка, а мембраны пузырьков идут на построение плазматической мембраны по обеим сторонам клетки. Каждый протопласт над срединной пластинкой откладывает первичную оболочку (рис. 1.19).

Мейоз

Мейоз - деление, при котором происходит редукция хромосомного набора (от диплоидного к гаплоидному). Он наблюдается у растений при образовании спор. Так, из одной диплоидной клетки ($2n4c$) образуются четыре с гаплоидным набором (nc).

Биологический смысл мейоза: обеспечивает рекомбинацию генов в хромосомах, за счет чего осуществляется генетическое разнообразие организмов.

Мейоз открыл в животных клетках в 1882 г. В. Флемминг. В 1888 г. Э. Страсбургер установил редукцию числа хромосом у растений.

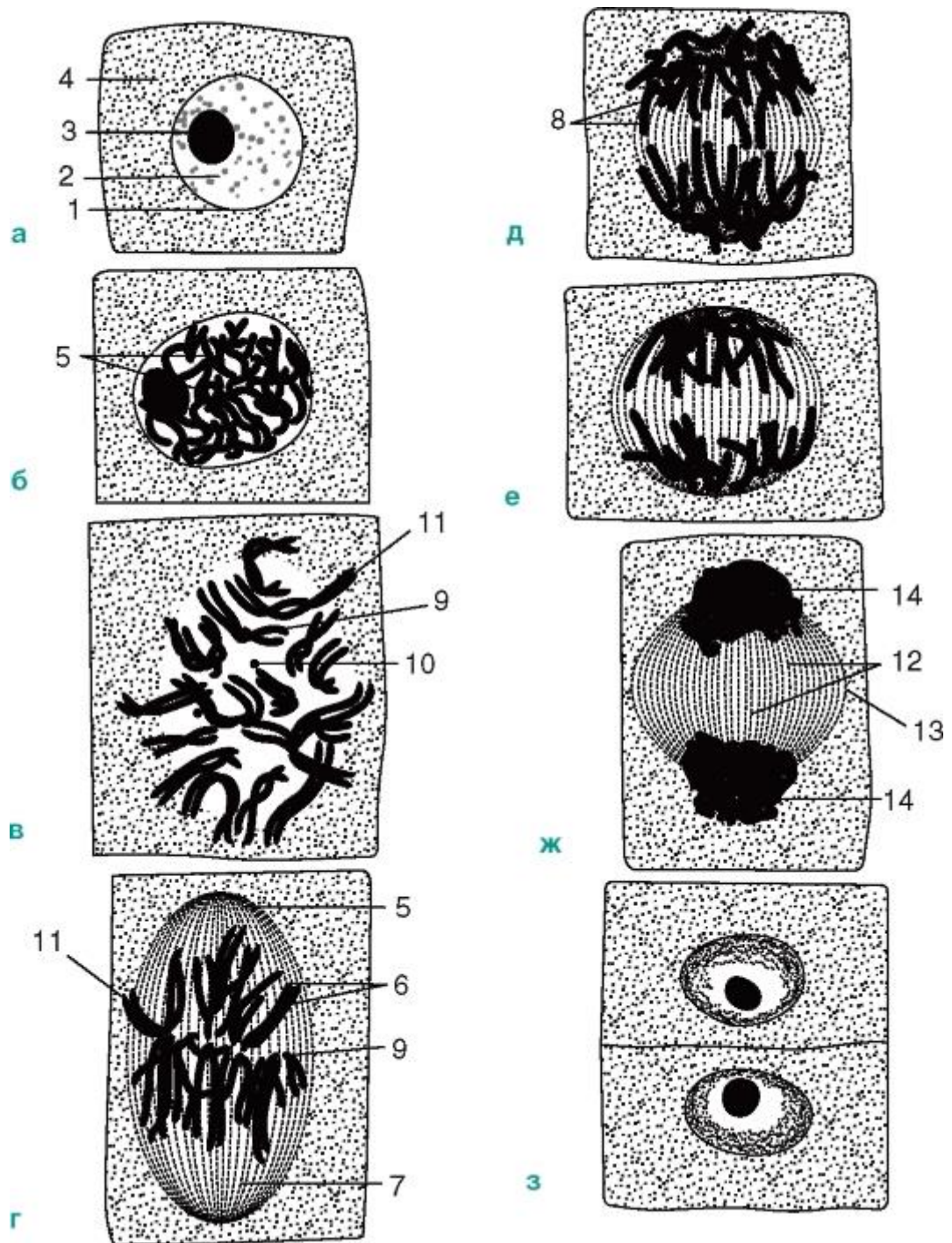


Рис. 1.19. Митоз и цитокinesis: а - ядро в интерфазе; б - ранняя; в - поздняя профазы; г - метафаза; д - ранняя анафаза; е - поздняя анафаза; ж, з - телофазы и цитокinesis; 1 - ядерная мембрана; 2 - кариолимфа; 3 - ядрышко; 4 - цитоплазма; 5 - хроматиновая нить; 6 - хромосомы; 7 - ахроматиновое веретено; 8 - хроматиды; 9 - центромера; 10 - спутник; 11 - плечи хромосом; 12 - фрагмопласт; 13 - закладываемая пектиновая перегородка; 14 - формирующееся ядро

В мейоз вступают только диплоидные клетки. Он лежит в основе образования гамет (при половом размножении у животных организмов) и спор (при бесполом размножении) у высших растений. Мейоз состоит из двух последовательных делений:

1) первого мейотического - редукционного деления, при котором количество хромосом в дочерних клетках уменьшается в 2 раза (по сравнению с материнской);

2) второго мейотического - эквационного (уравнительного) деления, при котором количество ДНК в дочерних клетках уменьшается в 2 раза, а количество хромосом не изменяется (протекает по схеме митоза) (рис. 1.20).

Первое мейотическое (редукционное) деление

Первое мейотическое деление включает пять фаз.

• Профаза I (самая длительная по времени). Она состоит из пяти стадий.

1. *Лептотена* - стадия тонких нитей: происходит значительная, но неполная спирализация хромосом.

2. *Зиготена* - стадия начала конъюгации и образования бивалентов. Конъюгация - соединение двух гомологичных хромосом по всей своей длине за счет формирования белкового синаптонемального комплекса с образованием бивалента. Таким образом, бивалент - конъюгированные гомологичные хромосомы, состоящие из четырех хроматид.

3. *Пахитена* - стадия полной конъюгации и кроссинговера. Кроссинговер - обмен идентичными участками гомологичных хромосом в бивалентах за счет их перекреста, что приводит к обмену генетической информацией между хромосомами. Место перекреста хромосом называют *хиазмой*.

4. *Диплотена* - стадия начала распада синаптонемального комплекса.

5. *Диакинез* - стадия распада синаптонемального комплекса и разъединения хроматид. Связь хроматид остается только в области хиазм.

К концу профазы исчезают ядрышко и ядерная оболочка, формируется ахроматиновое веретено.

• Метафаза I. Биваленты хромосом выстраиваются в экваториальной плоскости, образуя метафазную пластинку. К ним прикрепляются кинетохорные нити.

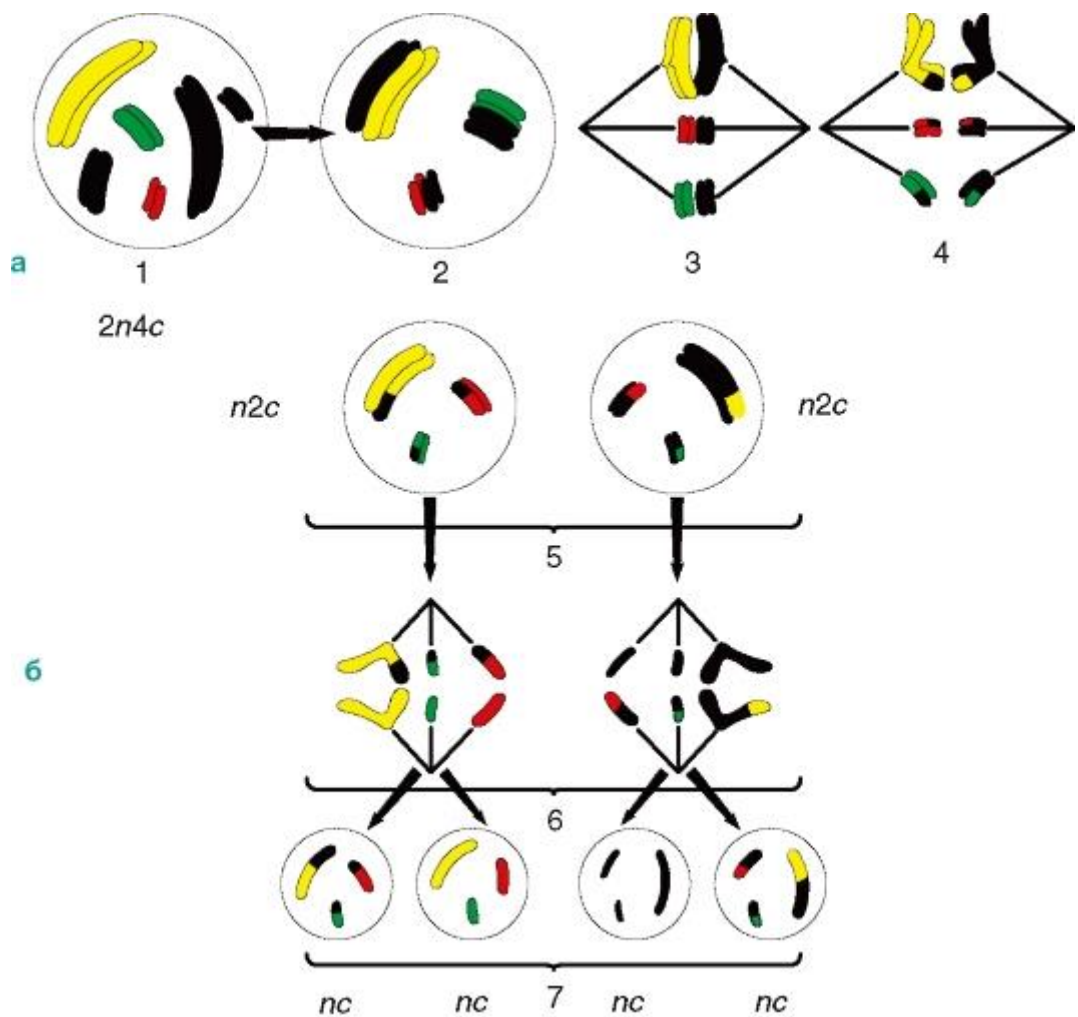


Рис. 1.20. Схема мейоза: а - первое мейотическое (редукционное) деление: 1, 2 - профаза I; 3 - метафаза I; 4 - анафаза I; 5 - телофаза I; б - второе мейотическое деление: 6 - анафаза II; 7 - телофаза II

- Анафаза I. Гомологичные хромосомы расходятся к полюсам клетки, и у каждого полюса количество хромосом становится гаплоидным ($n2c$). В дочерние клетки попадают только по одной из пары гомологичных хромосом, т.е. в анафазе I происходит *редукция хромосомного набора*.

- Телофаза I. На короткое время образуется ядерная оболочка, хромосомы деспирализуются, ядро становится интерфазным. У растительной клетки начинает формироваться клеточная стенка.

У многих растений нет телофазы I, клеточная стенка не образуется, нет интерфазы II, клетки сразу переходят из анафазы I в профазу I. • Интерфаза II. Интерфаза II отсутствует в растительных клетках. Нет редупликации ДНК (отсутствует S-период).

Второе мейотическое (эквационное) деление

Второе мейотическое деление следует за первым, минуя S-период. Профаза II, метафаза II, телофаза II протекают по схеме митоза. В анафазе II центромеры делятся надвое (в отличие от анафазы I), и к полюсам расходятся хроматиды. Теперь на каждом полюсе формируются хроматиды, а не хромосомы, и набор становится nc . Из двух гаплоидных ядер ($n2c$) формируются четыре (nc), и далее наступает цитокинез.

Значение мейоза велико: кроме редукции хромосомного набора, в половых клетках за счет рекомбинации хромосом в анафазе I и процесса кроссинговера достигается генетическое разнообразие (рис. 1.21).

Задания для самостоятельной подготовки

1. Дайте определение протопласта и его первичных производных.
2. Перечислите органеллы цитоплазмы и назовите их роль в жизнедеятельности клетки.
3. Перечислите типы пластид, укажите их биологическое значение и различия в строении и составе пигментов.
4. Опишите значение вакуоли и клеточного сока в жизни клетки.
5. Дайте определение понятиям «тургорное давление» и «сосущая сила клетки».
6. Опишите механизм плазмолиза и деплазмолиза.
7. Опишите строение клеточной стенки.
8. Охарактеризуйте химический состав первичной и вторичной клеточных стенок.
9. Опишите строение простых и окаймленных пор.
10. Назовите формы запасных веществ (жиров, белков, углеводов), места их локализации в клетке и реактивы на них.
11. Перечислите экскреторные вещества клетки и назовите места их локализации в клетке.
12. Перечислите видоизменения клеточной стенки в процессе жизнедеятельности клетки.
13. Назовите реактивы на целлюлозную, одревесневшую и опробковевшую клеточные стенки.
14. Охарактеризуйте жизненный и митотический циклы клетки.
15. Назовите периоды митотического цикла, их особенности.
16. Перечислите стадии митоза и их особенности. Укажите биологическое значение митоза.
17. Назовите особенности цитокинеза в растительной клетке.
18. Опишите мейоз с точки зрения жизненного цикла.
19. Перечислите стадии первого мейотического (редукционного) деления.
20. Перечислите стадии второго мейотического (эквационного) деления.
21. Укажите биологическое значение мейоза.
22. Опишите митоз, его особенности и значение.

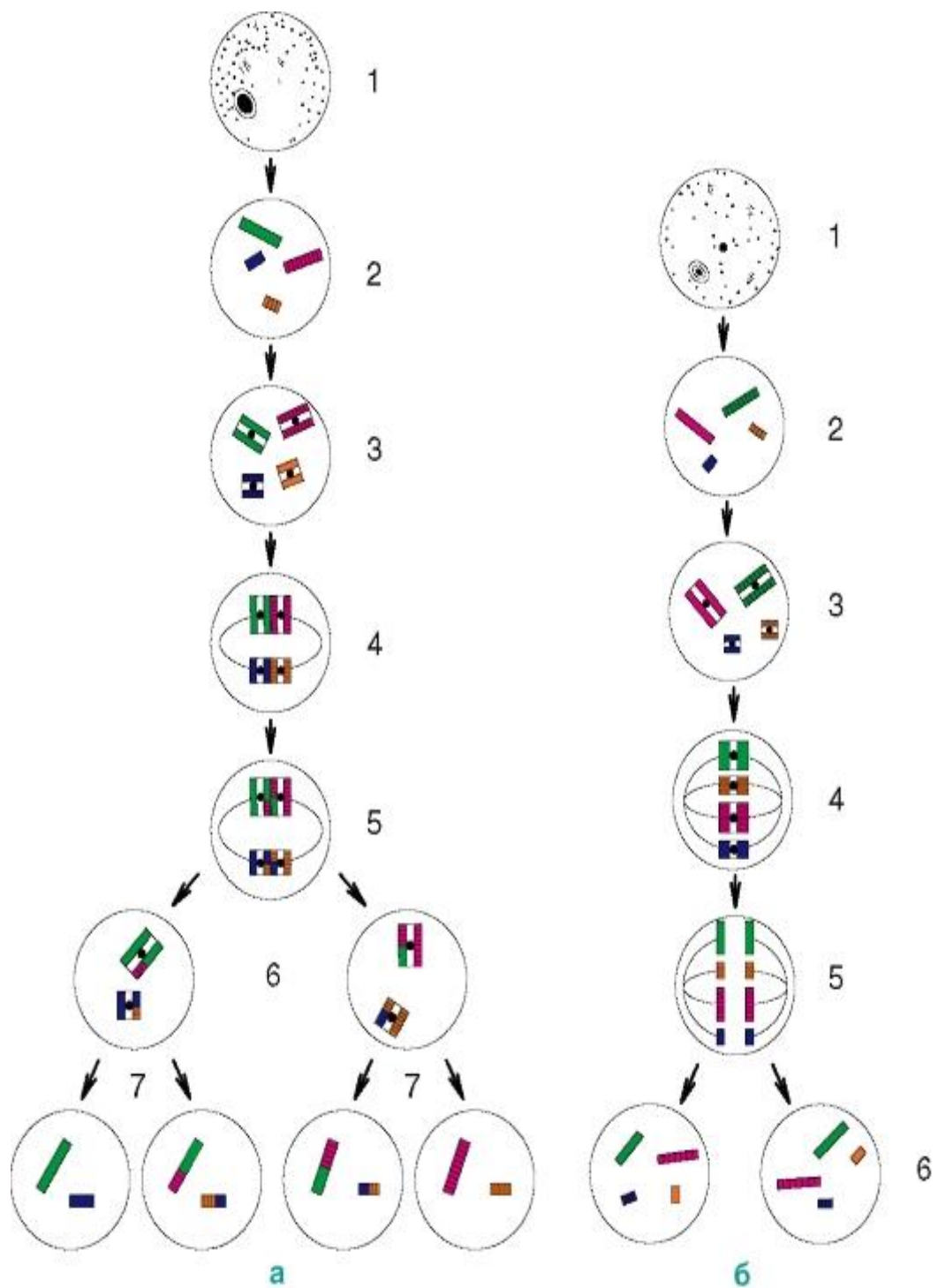


Рис. 1.21. Сравнительные схемы мейоза и митоза: а - мейоз: 1 - материнская клетка; 2 - период G₁ интерфазы; 3 - S-период интерфазы; 4 - образование бивалентов; 5 - кроссинговер (обмен участками в бивалентах); 6 - расхождение хромосом в анафазе I; 7 - расхождение хроматид в анафазе II; б - митоз: 1 - материнская клетка; 2 - период G₁ интерфазы; 3 - S-период интерфазы; 4 - метафаза митоза; 5 - расхождение хроматид в анафазе митоза; 6 - дочерние клетки с идентичным набором хромосом, как у материнской клетки

Глава 2. РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ

Царство растений состоит из одноклеточных и многоклеточных организмов.

Если это одноклеточный организм, то в его единственной клетке происходят все процессы жизнедеятельности; в многоклеточном организме различные клетки объединяются в группы одинаково функционирующих клеток - ткани.

Ткани - устойчивые, закономерно повторяющиеся комплексы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций.

В зависимости от основной функции различают несколько групп растительных тканей.

1. *Образовательные ткани*, или *меристемы*, - обладают способностью к делению и формированию всех прочих тканей.

2. *Покровные ткани*:

- первичные;
- вторичные;
- третичные.

3. *Основные ткани* - составляют большую часть тела растения. Различают следующие основные ткани:

- ассимиляционные (хлорофиллоносные);
- запасающие;
- воздухоносные (аэренхима);
- водоносные.

4. *Механические ткани* (опорные, скелетные):

- колленхима;
- склеренхима.

5. *Проводящие ткани*:

- ксилема (древесина) - ткань восходящего тока;
- флоэма (луб) - ткань нисходящего тока.

6. *Выделительные ткани*:

- наружные:
 - железистые волоски;
 - гидатоды - водяные устьица;
 - нектарники;
- внутренние:
 - выделительные клетки с эфирными маслами, смолами, дубильными веществами;
 - многоклеточные вместилища выделений, млечники.

По способности клеток к делению различают два типа тканей: *образовательные*, или *меристемы*, и *постоянные* - покровные, выделительные, основные, механические, проводящие.

Ткань называют *простой*, если все ее клетки одинаковы по форме и функциям (паренхима, склеренхима, колленхима). *Сложные* ткани состоят из клеток, неодинаковых по форме, строению и функциям, но связанных общим происхождением (например, ксилема, флоэма).

Нередко внутри какой-либо специализированной ткани встречаются структуры, принадлежащие другой системе тканей. Так, в листьях часто встречаются вместилища эфирных масел, составляющие секреторную систему, или клетки с очень толстыми одревесневшими оболочками - склереиды, принадлежащие к механической системе растений. Такие структуры, отличающиеся от окружающей их ткани по строению и функциям, называются *идиобластами* (рис. 2.1).

Существует также классификация тканей, основанная на их происхождении (онтогенетическая). Согласно этой классификации различают первичные и вторичные ткани. Из первичной меристемы, находящейся на верхушке побега и кончике корня, а также из зародыша семени формируются *первичные постоянные* ткани (эпидерма, колленхима, склеренхима, ассимиляционная ткань, эпibleма). Клетки постоянных тканей неспособны к дальнейшему делению. Из клеток специализированной меристемы - *прокамбия* - формируются *первичные проводящие* ткани (первичная ксилема, первичная флоэма).

Из вторичной меристемы - *камбия* - формируются *вторичные* ткани: вторичная ксилема, вторичная флоэма; из *феллогена* образуются пробка, феллодерма, чечевички, возникающие при утолщении стебля и корня. Вторичные ткани, как правило, встречаются у голосеменных и двудольных покрытосеменных растений. Мощное развитие вторичных тканей - древесины и луба характерно для древесных растений.

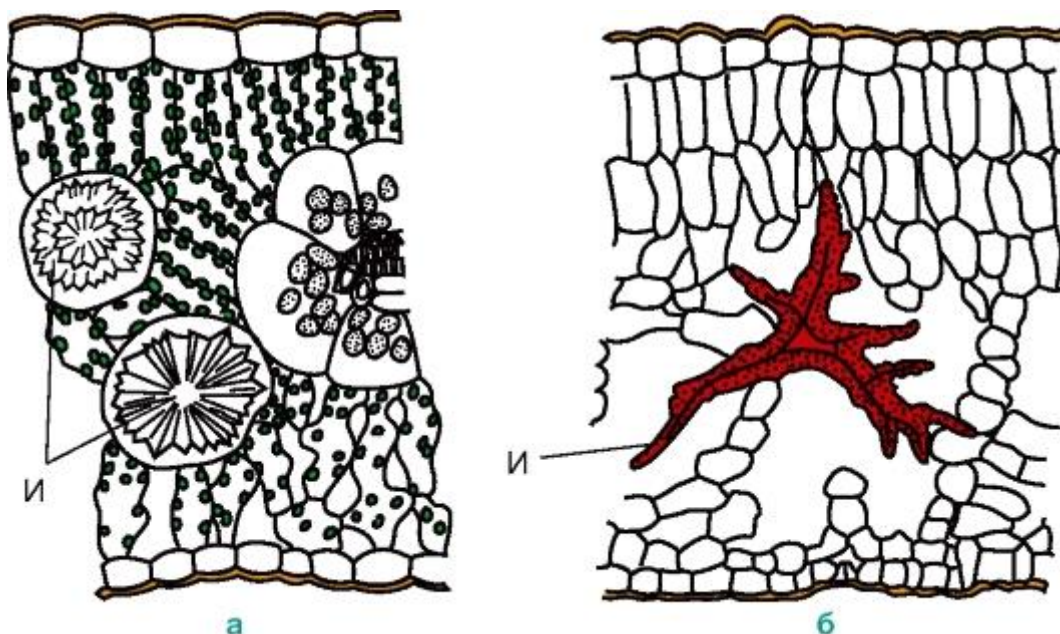


Рис. 2.1. Идиобласты (И): а - друзы в листе щиряцы; б - астросклереида в листе троходендрона

ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Образовательные ткани благодаря постоянному митотическому делению их клеток обеспечивают образование всех тканей растения, т.е. фактически формируют его тело. Любая клетка в своем развитии проходит три стадии: эмбриональную, роста и стадию дифференциации (то есть приобретения клеткой определенной функции). По мере дифференциации зародыша первичная меристема сохраняется только на верхушке будущего побега (в конусе нарастания) и на кончике корня - апикальные

(верхушечные) *меристемы*. Зародыш любого растения состоит из клеток меристемы. Клетки первичной меристемы имеют густую цитоплазму и крупные ядра, интенсивно делящиеся митозом. В гиалоплазме много диффузно разбросанных рибосом, пропластид, митохондрий и диктиосом. Вакуолей немного, и они мелкие. Проводящие ткани образуются из меристемы, имеющей прозенхимную форму и крупные вакуоли, - прокамбия и камбия. Клетки прокамбия в поперечном сечении многоугольные, клетки камбия - прямоугольные.

Клетки, сохраняющие свои меристематические свойства, продолжают делиться, образуя все новые и новые клетки, называемые *инициалами*. Часть дочерних клеток дифференцируется, превращаясь в клетки различных тканей, их называют *производными инициалей*. Клетки инициалей могут делиться неопределенно много раз, а производные инициалей делятся один или несколько раз и превращаются в постоянные ткани.

По происхождению различают первичные и вторичные меристемы (табл. 2.1).

Таблица 2.1. Характеристика меристем

Месторасположение	Происхождение	
	первичное	вторичное
Верхушечные (апикальные)	Конусы нарастания побега и корня	-
Боковые (латеральные)	Прокамбий, перицикл	Камбий, феллоген, раневые меристемы
Вставочные (интеркалярные)	Меристема междоузлий (у злаков), верхушка цветоносов (семейства ирисовых, лилейных) и черешков листьев	-

Первичные меристемы

Первичные меристемы происходят непосредственно из меристемы зародыша и обладают способностью к делению. По положению в растении первичные меристемы могут быть верхушечными (апикальными) (рис. 2.2), вставочными (интеркалярными) и боковыми (латеральными).

Верхушечные (апикальные) меристемы - такие меристемы, которые располагаются у взрослых растений на верхушках стеблей и кончиках корней и обеспечивают рост тела в длину. У стеблей в конусе нарастания выделяют два меристематических слоя: тунику, из которой образуются покровная ткань и периферическая часть первичной коры, и корпус, из которого образуются внутренняя часть первичной коры и центральный осевой цилиндр (рис. 2.3).

В кончике корня различают три слоя:

- 1) дерматоген, из которого образуется первичная покровно-всасывающая ткань - ризодерма;
- 2) перилему, из которой развиваются ткани первичной коры;
- 3) плером, образующий ткани центрального осевого цилиндра (рис. 2.4).

Боковые (латеральные) меристемы по происхождению могут быть первичными и вторичными, на поперечном срезе осевых органов имеют вид колец. Примером первичной боковой меристемы служат прокамбий и перицикл. Из *прокамбия* формируются камбий и первичные элементы сосудисто-волокнистых пучков (первичная флоэма и первичная ксилема), при этом клетки прокамбия непосредственно дифференцируются в клетки первичных проводящих тканей.

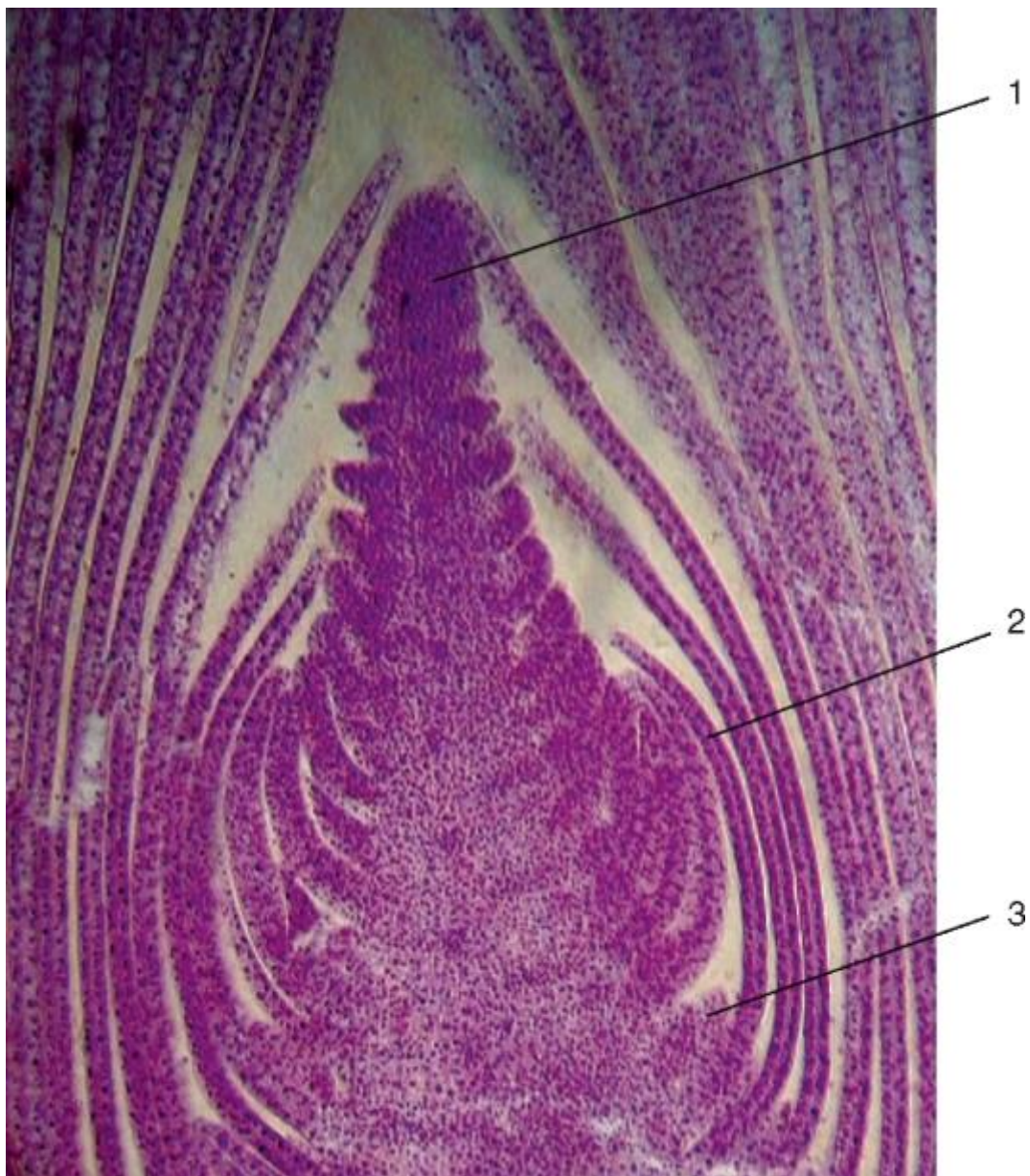


Рис. 2.2. Верхушечная меристема побега: 1 - конус растения; 2 - зачатки листьев; 3 - зачаток боковой почки

Вставочные (интеркалярные) меристемы чаще первичные и сохраняются в виде отдельных участков в зонах активного роста в различных частях растения (например, в основании черешков листьев, у оснований междоузлий). В основании междоузлий у злаков деятельность этой меристемы ведет к удлинению междоузлий, что обеспечивает рост стебля в длину.

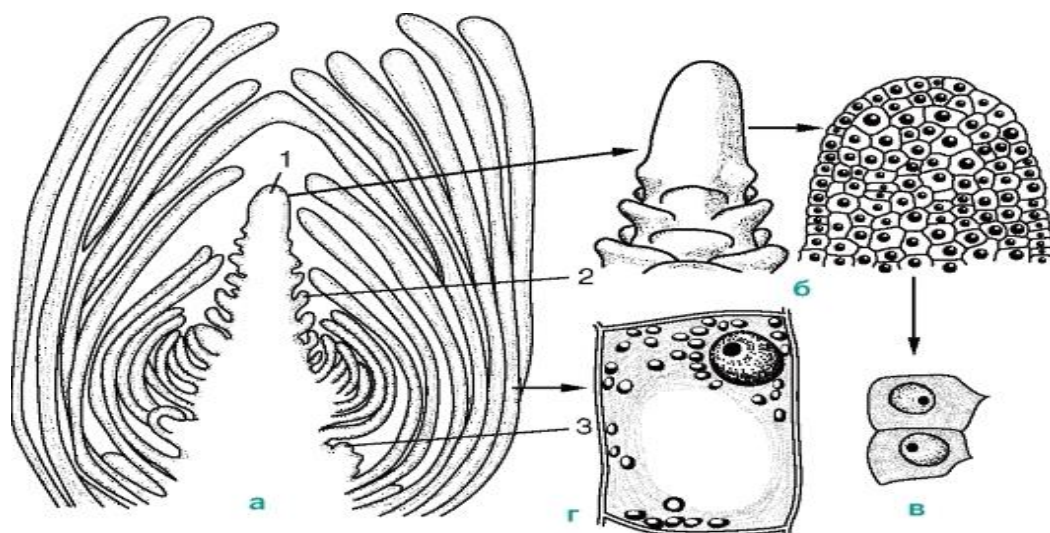


Рис. 2.3. Апикальные меристемы стебля: а - продольный срез: 1 - конус нарастания; 2 - зачаток листа; 3 - бугорок пазушной почки; б - конус нарастания (внешний вид и продольный срез); в - клетки первичной меристемы; г - паренхимная клетка сформировавшегося листа

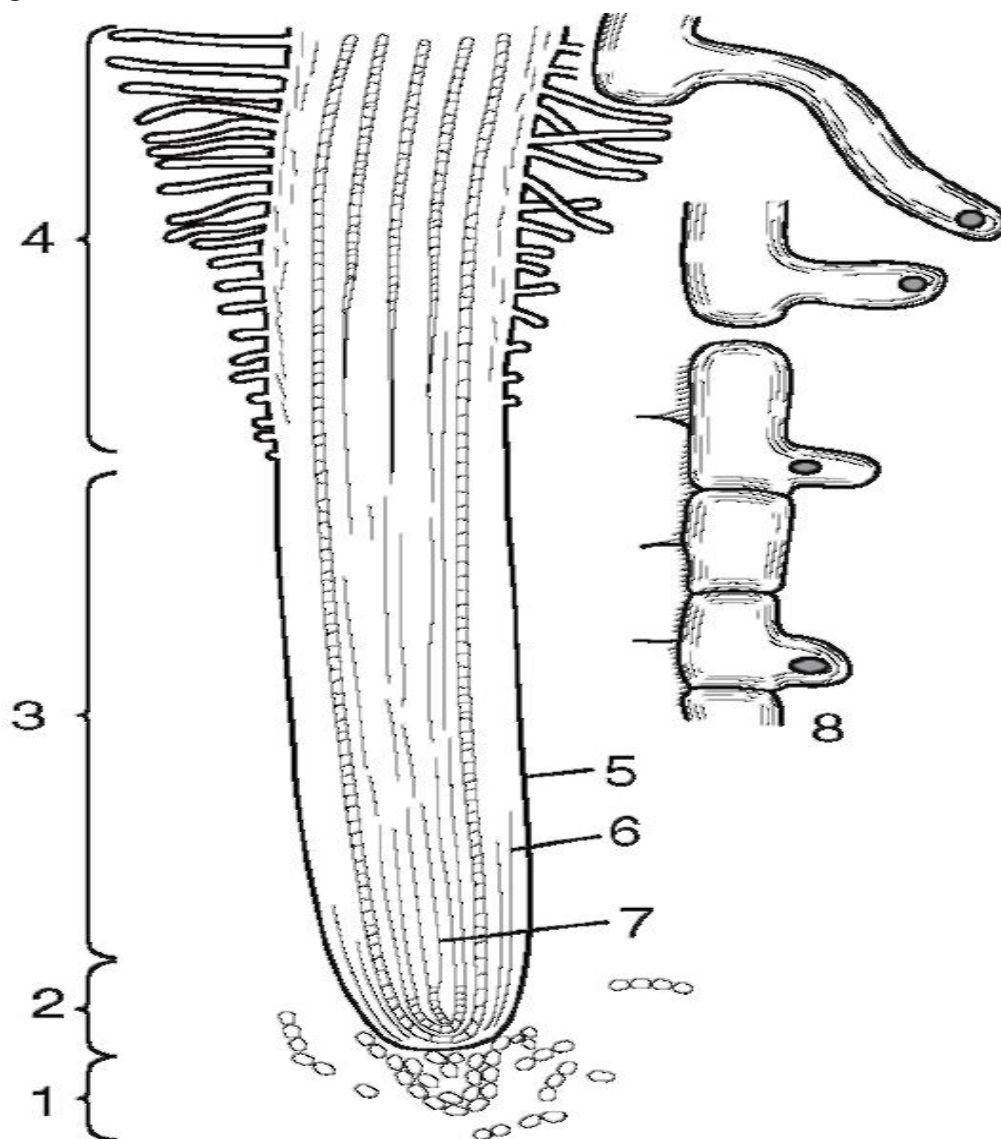


Рис. 2.4. Апикальные меристемы корня (кончик корня проростка пшеницы): 1 - корневой чехлик; 2 - зона деления клеток; 3 - зона растяжения клеток; 4 - зона всасывания;

5 - дерматоген; 6 - периблема; 7 - плером; 8 - образование корневого волоска из клеток эпиблемы

Вторичные меристемы

К вторичным относят боковые и раневые меристемы.

Боковые (латеральные) меристемы представлены *камбием* и *феллогеном*. Они формируются из промеристем (прокамбия) или постоянных тканей путем их дедифференцировки. Клетки камбия делятся перегородками, параллельными поверхности органа (периклиально). Из клеток, отложенных камбием наружу, развиваются элементы вторичной флоэмы, а из клеток, отложенных внутрь, - вторичной ксилемы. Камбий, возникший из постоянных тканей путем дедифференцировки, называют *добавочным*. По строению и функции он не отличается от камбия, возникшего из промеристем. Феллоген формируется из постоянных тканей, расположенных в субэпидермальных слоях (под эпидермой). Делясь периклиально, феллоген отделяет наружу будущие клетки пробки (феллемы), а внутрь - клетки феллодермы. Таким образом, феллоген формирует вторичную покровную ткань - перидерму.

Боковые меристемы располагаются параллельно поверхности органа и обеспечивают рост осевых органов в толщину.

Раневые меристемы образуются при повреждении тканей и органов. Вокруг повреждения живые клетки дедифференцируются, начинают делиться и тем самым превращаются во вторичную меристему. Их задача - образовать плотную защитную ткань, состоящую из паренхимных клеток, - *каллус*. Эта ткань беловатого или желтоватого цвета, ее клетки имеют крупные ядра и достаточно толстые клеточные стенки. Каллус возникает при прививках, обеспечивая срастание привоя с подвоем, и в основании черенков. В нем могут закладываться придаточные корни и почки, поэтому его используют для получения культуры изолированных тканей.

ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ

Первичная покровная ткань

К первичной покровной ткани относят эпидерму собственно эпидермальных, околоустьичных, замыкающих клеток устьица и трихом.

Наружные стенки клеток эпидермы покрыты *кутикулой*. У некоторых растений (агавы, кливии, лука) толстые стенки листьев имеют несколько кутинизированных слоев, чередующихся со слоями целлюлозы. Снаружи откладывается чистый кутин, образуя непрерывный слой кутикулы различной толщины. Далее вглубь следуют так называемые кутикулярные слои клеточной стенки, состоящие из целлюлозы, пектиновых веществ, радиально расположенных слоев воска и распределенных в беспорядке между ними слоев кутина. Самый внутренний слой клеточной стенки, прилегающий к полости клетки, кутина не содержит. Кутикула иногда вклинивается между боковыми стенками клеток (рис. 2.5). Она защищает клетки от механических повреждений, проникновения паразитов и поглощает ультрафиолетовые лучи. Кутинизация рассматривается как приспособление для уменьшения испарения и вымывания веществ из клеток выпадающими осадками.

Пектиновые вещества и целлюлоза, входящие в клеточную стенку, могут подвергаться ослизнению с образованием *слизей* и *камедей*. Они представляют собой полимерные углеводы, родственные пектиновым веществам, и отличаются способностью к сильному набуханию при соприкосновении с водой. Камеди в набухом состоянии клейкие и могут вытягиваться в нити, тогда как слизи сильно расплываются и в нити не вытягиваются. Пектиновые слизи встречаются у представителей семейств лилейных, крестоцветных, мальвовых, липовых, розоцветных, в отличие от целлюлозных слизей, встречающихся гораздо реже (например, у орхидных).

Устьица представляют собой высокоспециализированные образования эпидермы, состоящие из двух замыкающих клеток бобовидной формы и устьичной щели (своеобразного межклетника между ними). Имеются главным образом в листьях, но встречаются и в стебле (рис. 2.6).

Стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно: стенки, направленные к щели (брюшные), значительно утолщены по сравнению со стенками, направленными от щели (спинными). Щель может расширяться и сужаться, регулируя транспирацию и газообмен. Под щелью расположена крупная дыхательная полость (межклетник), окруженная клетками мезофилла листа.

Замыкающие клетки окружены околоустьичными клетками, которые совместно образуют *устьичный комплекс* (рис. 2.7). Различают следующие основные типы устьичных комплексов:

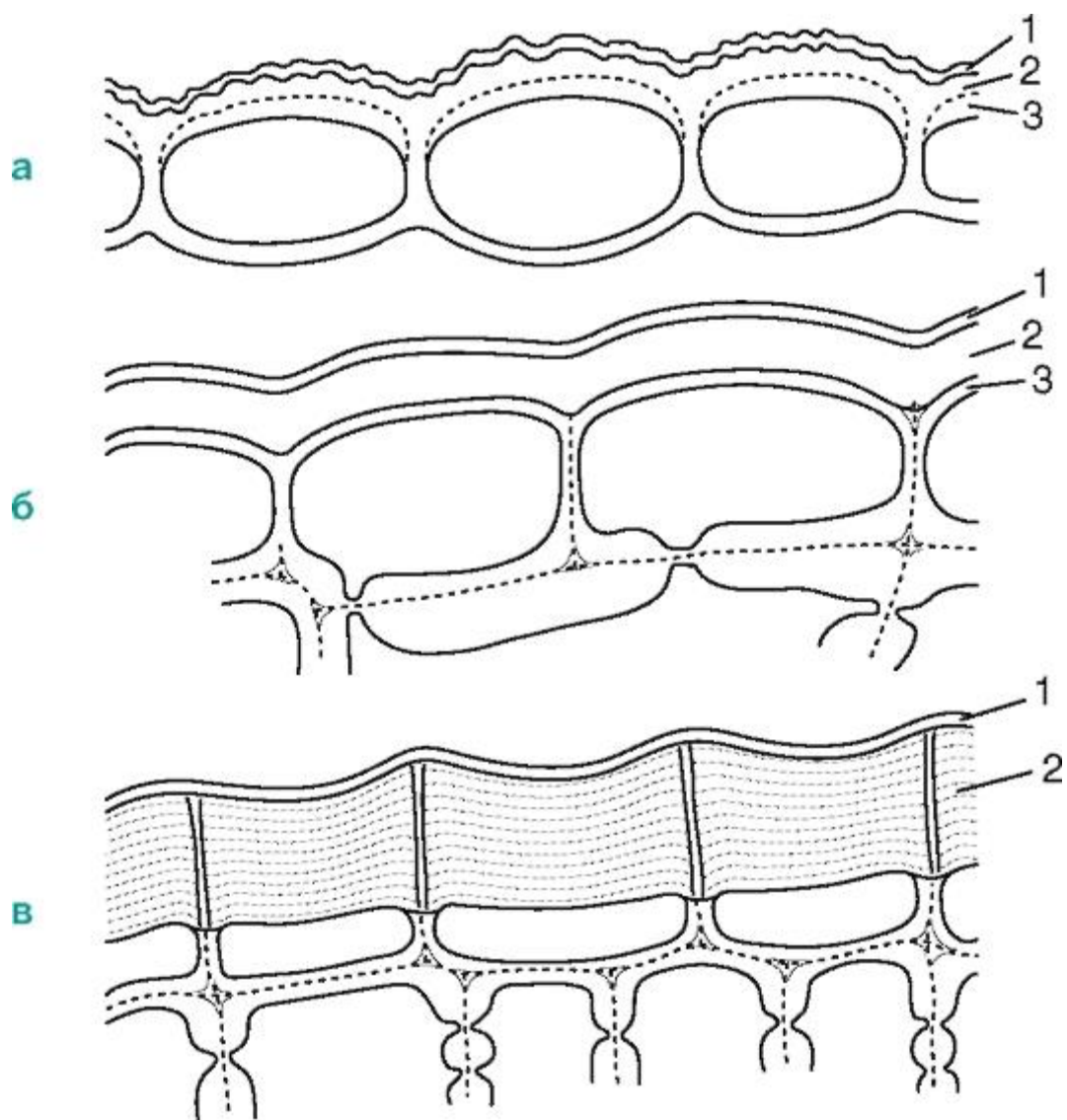


Рис. 2.5. Купонизированная оболочка (поперечный срез): а - лист гвоздики перистой; б - стебель *Cereus triangularis* (семейство кактусовых); в - стебель *Kleinia neriifolia* (семейство сложноцветных); 1 - кутикула; 2 - кутикулярные слои; 3 - целлюлозный слой наружной стенки клеток

1) *аномоцитный* (беспорядочный) - замыкающие клетки не имеют ярко выраженных околоустьичных клеток; характерен для всех высших растений, исключая хвойные;

2) *анизоцитный* (неравноклеточный) - замыкающие клетки устьица окружены тремя околоустьичными клетками, одна из которых намного крупнее (или меньше) остальных;

3) *парацитный* (параллельно-клеточный) - одна околоустьичная клетка (или более) расположена параллельно замыкающим;

4) *диацитный* (перекрестно-клеточный) - две околоустьичные клетки расположены перпендикулярно замыкающим;

5) *тетрацитный* (от греч. *tetra* - четыре) - главным образом у однодольных;

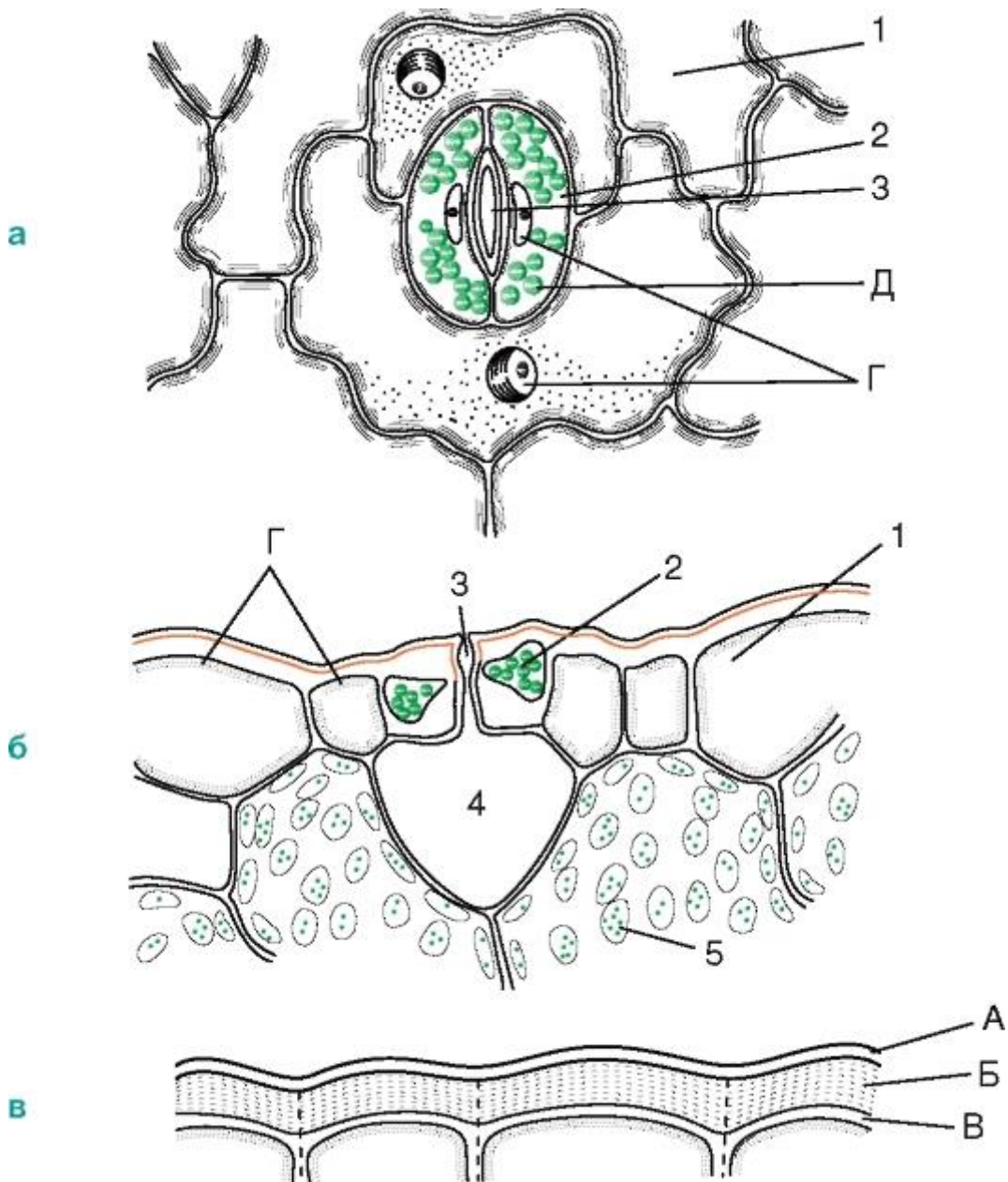


Рис. 2.6. Строение устьица: а, б - кожица листа тимьяна (вид сверху и на поперечном срезе); в - кожица со стебля цереуса (семейство кактусовых); 1 - собственно эпидермальные клетки; 2 - замыкающие клетки устьица; 3 - устьичная щель; 4 - воздухоносная полость; 5 - клетки хлорофиллоносной паренхимы; А - кутикула; Б - кутикулярный слой - оболочка с суберином и воском; В - целлюлозный слой стенки; Г - ядро с ядрышком; Д - хлоропласты

б) *анциклоцитный* (от греч. *kyklos* - колесо) - у папоротников, голосеменных и цветковых.

Устьица расположены на нижней стороне листа, но у водных растений с плавающими листьями они находятся только на верхней стороне листа. По форме клеток эпидермы листа и расположению устьиц можно отличить однодольное растение от двудольного (рис. 2.8). Собственно эпидермальные клетки листа двудольных растений в очертаниях волнистые (рис. 2.9), а у однодольных они вытянутые, ромбической формы.

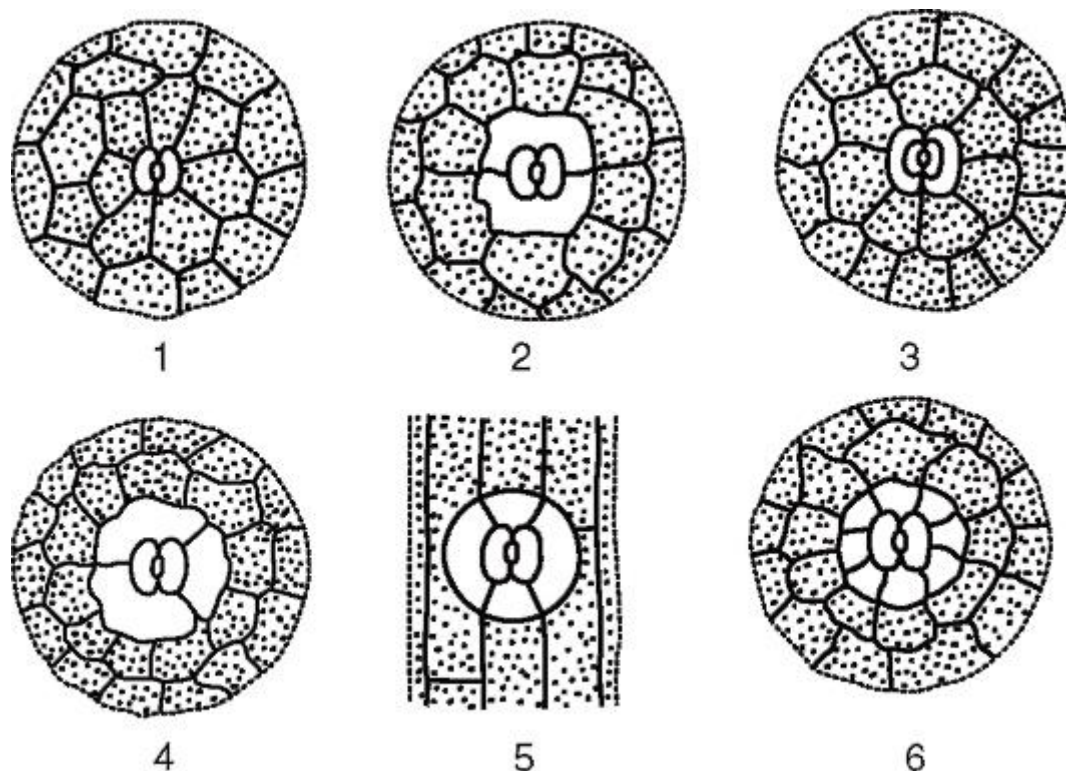


Рис. 2.7. Основные типы устьичного аппарата: 1 - аномоцитный (у всех высших растений, кроме хвощей); 2 - диацитный (у папоротников и цветковых); 3 - парацитный (у папоротников, хвощей, цветковых и гнетовых); 4 - анизоцитный (только у цветковых); 5 - тетрацитный (главным образом у однодольных); 6 - анциклоцитный (у папоротников, голосеменных и цветковых)

Механизм работы устьиц обусловлен осмотическими свойствами клеток. При освещении поверхности листа солнцем в хлоропластах замыкающих клеток происходит активный процесс фотосинтеза. Насыщение клеток продуктами фотосинтеза, сахарами влечет за собой активное поступление в клетки ионов калия, вследствие чего концентрация клеточного сока в замыкающих клетках возрастает. Возникает разность концентрации клеточного сока околоустьичных и замыкающих клеток. В силу осмотических свойств клеток вода из околоустьичных клеток поступает в замыкающие, что ведет к увеличению объема последних и резкому возрастанию тургора. Утолщение «брюшных» стенок замыкающих клеток, обращенных к устьичной щели, обеспечивает неравномерное растяжение клеточной стенки; замыкающие клетки приобретают выраженную бобовидную форму, и устьичная щель открывается. При снижении интенсивности фотосинтеза (например, вечером) уменьшается образование сахаров в замыкающих клетках. Приток ионов калия прекращается. Концентрация клеточного сока в замыкающих клетках снижается по сравнению с околоустьичными. Вода путем осмоса уходит из замыкающих клеток, понижая их тургор, в результате ночью устьичная щель закрывается.

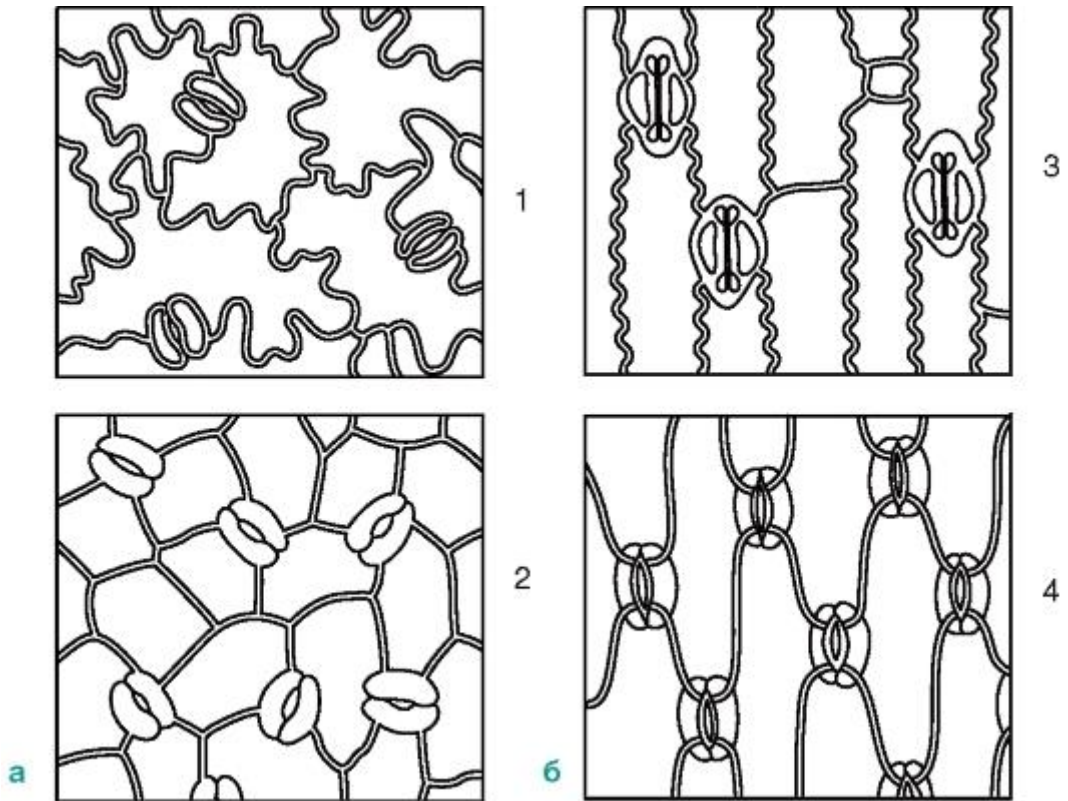


Рис. 2.8. Расположение устьиц на эпидерме (вид с поверхности): а - двудольные растения: 1 - буквица; 2 - арбуз; б - однодольные растения: 3 - кукуруза; 4 - ирис

Клетки эпидермы плотно сомкнуты между собой, благодаря этому эпидерма выполняет целый ряд функций:

- препятствует проникновению болезнетворных организмов внутрь растения;
- защищает внутренние ткани от механических повреждений;
- регулирует газообмен и транспирацию;
- через нее выделяются вода, соли;
- может функционировать как всасывающая ткань;
- принимает участие в синтезе различных веществ, восприятии раздражений и в движении листьев.

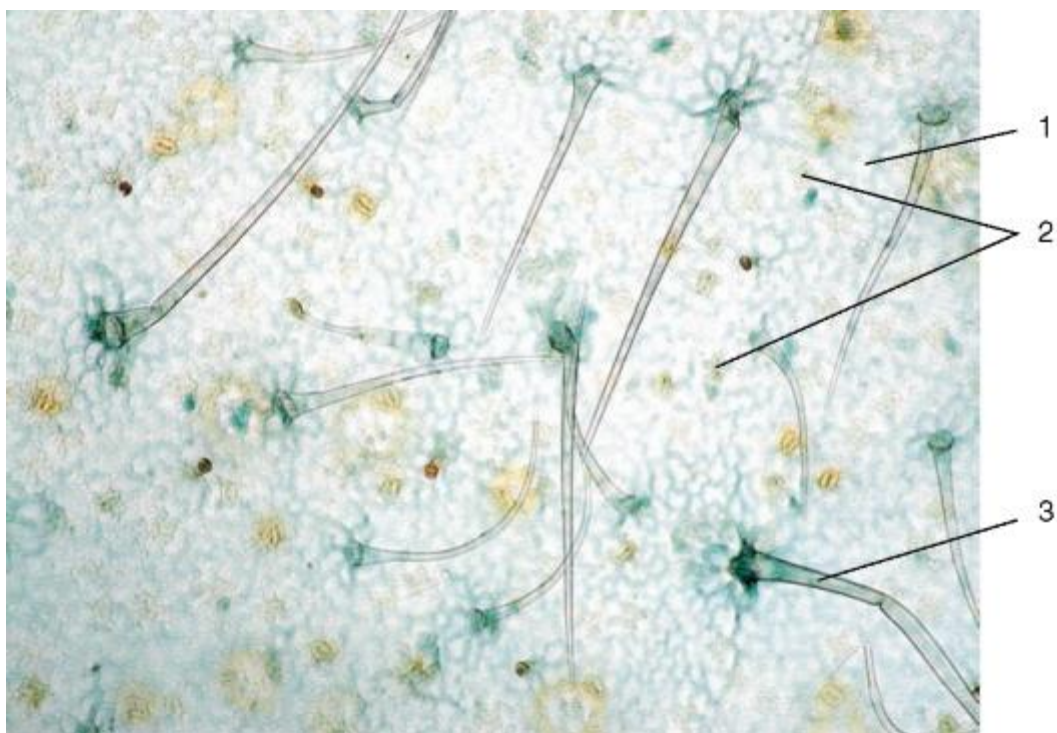


Рис. 2.9. Эпидерма листа двудольного растения (герани): 1 - собственно эпидермальные клетки; 2 - устьица; 3 - простые волоски

Часто в собственно эпидермальных клетках содержатся амилопласты - классическая форма лейкопластов (см. рис. 1.5).

Трихомы - различные по форме, строению и функциям выросты клеток эпидермы: волоски, чешуйки, щетинки и т.п. Их подразделяют на кроющие и железистые. *Железистые трихомы*, в отличие от кроющих, имеют клетки, выделяющие секрет. *Кроющие волоски*, образуя на растении шерстистый, войлочный или иной покров, отражают часть солнечных лучей и тем самым уменьшают транспирацию. Иногда волоски находятся только там, где расположены устьица, например, на нижней стороне листа мать-и-мачехи. У некоторых растений живые волоски увеличивают общую испаряющую поверхность, что способствует ускорению транспирации.

Размеры трихом значительно варьируют. Наиболее длинные трихомы (до 5-6 см) покрывают семена хлопчатника. Кроющие трихомы имеют форму простых одноили многоклеточных, разветвленных или звездчатых волосков. Кроющие трихомы могут длительное время оставаться живыми или быстро отмирать, заполняясь воздухом (рис. 2.10).

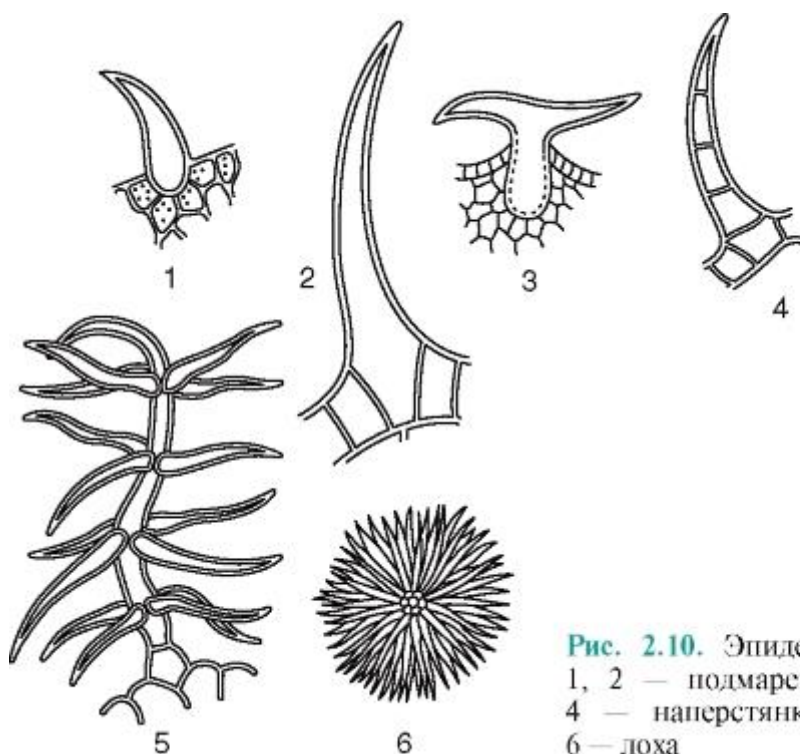


Рис. 2.10. Эпидермальные волоски:
 1, 2 — подмаренника; 3 — хмеля;
 4 — наперстянки; 5 — коровяка;
 6 — лоха

От трихом, возникающих только при участии эпидермальных клеток, отличаются *эмергенцы*, в образовании которых участвуют и более глубоко расположенные ткани субэпидермальных слоев (рис. 2.11).

Вторичная покровная ткань

Вторичную покровную ткань называют перидермой. Это сложная покровная ткань стеблей, корней и корневищ многолетних растений. Она сменяет эпидерму осевых органов, которая постепенно отмирает и слущивается. Перидерма образуется из феллогена (вторичной меристемы). Феллоген закладывается в эпидерме, субэпидермальном слое и даже в глубоких слоях осевых органов. Клетки феллогена делятся следующим образом наружу откладывают клетки пробки, а внутрь - живые паренхимные клетки феллодермы. В клетках феллодермы стеблей содержатся хлоропласты.

Пробка состоит из мертвых клеток, у которых клеточная стенка пропитана жироподобным веществом суберином. Клетки расположены ровными рядами, имеют прямоугольную форму (на поперечном срезе), плотно прилегают друг к другу, формируя многослойный футляр. Пробка охраняет внутренние живые ткани от потери влаги, резких температурных колебаний и проникновения микроорганизмов. Живые ткани, лежащие под пробкой, нуждаются в газообмене и удалении избытка влаги. Именно поэтому под устьищем вследствие деления субэпидермальных слоев (еще до появления перидермы), а в дальнейшем и феллогена откладываются живые, рыхло расположенные, со множеством межклетников паренхимные клетки, называемые *выполняющей тканью*, которая разрывает эпидерму и создает возможность газообмена и транспирации с внешней средой. Это структурное образование называют *чечевичкой* (рис. 2.12).

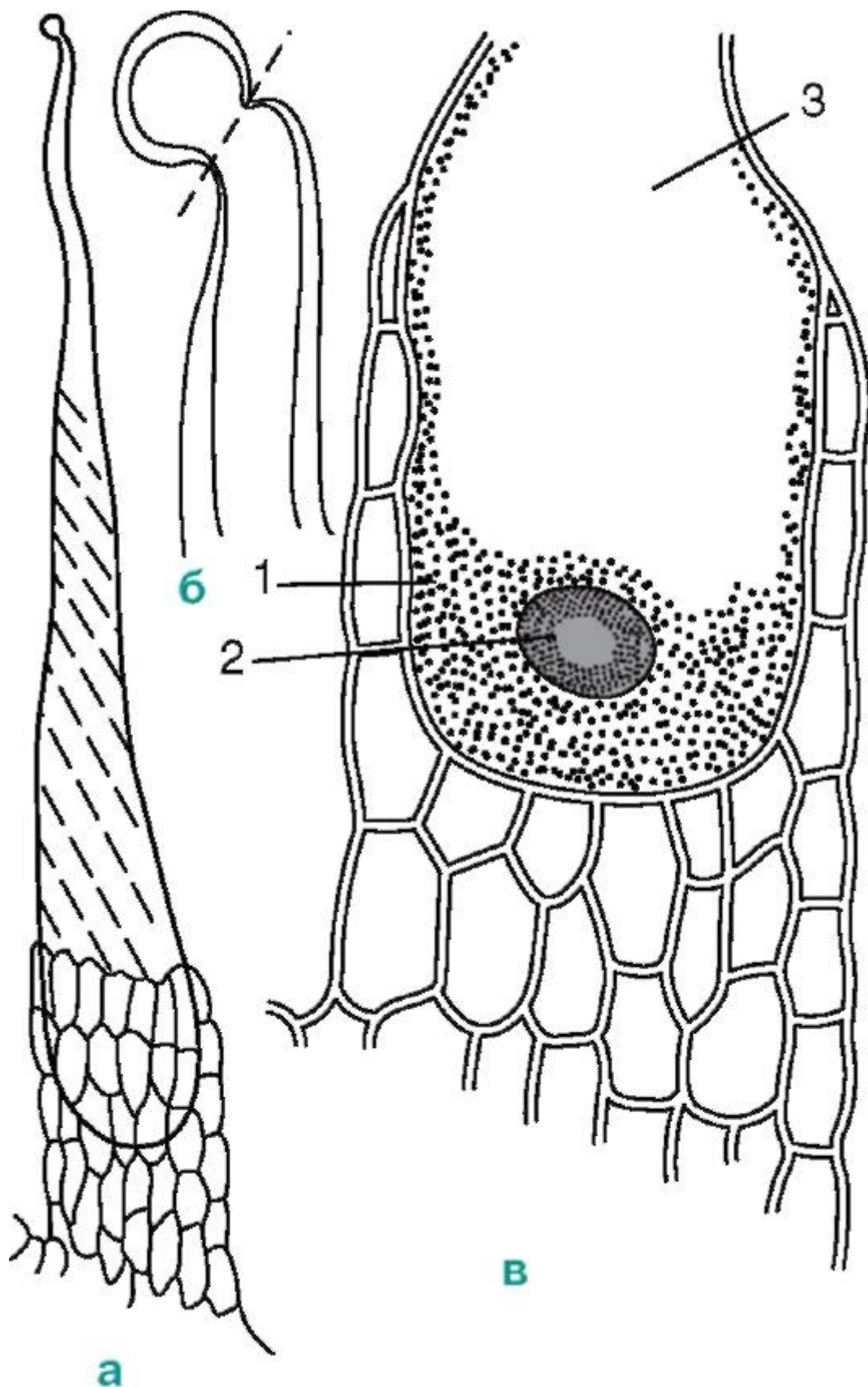


Рис. 2.11. Эмергенцы у крапивы: а - общий вид; б - окончания волоска (пунктиром показана линия облома); в - основание волоска с цитоплазмой (1), ядром (2) и вакуолью (3)

Чечевички, имеющие вид небольших бугорков, отчетливо выделяются на поверхности побегов деревьев и кустарников (рис. 2.13). На стволах березы их остатки

наблюдаются в виде характерных поперечных черных полосок, у осины они принимают форму ромбов.

Третичная покровная ткань

Корка (ритидом) представляет собой третичную покровную ткань, которая образуется у многолетних растений в корне, стебле, корневище. Каждый год в более глубоких слоях закладывается новый слой феллогена и образуется перидерма. Наружный слой перидермы - пробка - изолирует все вышележащие ткани, в результате чего они отмирают. Таким образом, совокупность многочисленных перидерм с отмершими между ними тканями и есть корка (рис. 2.14).

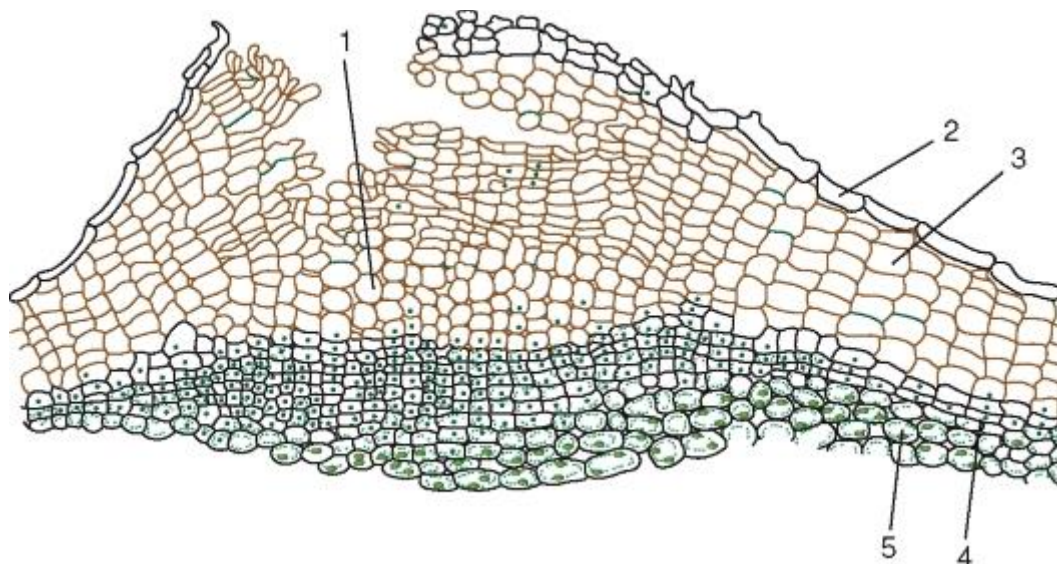


Рис. 2.12. Строение перидермы с чечевичкой: 1 - выполняющая ткань чечевички; 2 - остатки эпидермы; 3 - пробка (феллема); 4 - феллоген; 5 - феллодерма



Рис. 2.13. Перидерма и чечевичка (стебель бузины): 1 - остаток эпидермы; 2 - выполняющая ткань чечевички; 3 - перидерма: 3а - пробка; 3б - феллоген; 3в - феллодерма

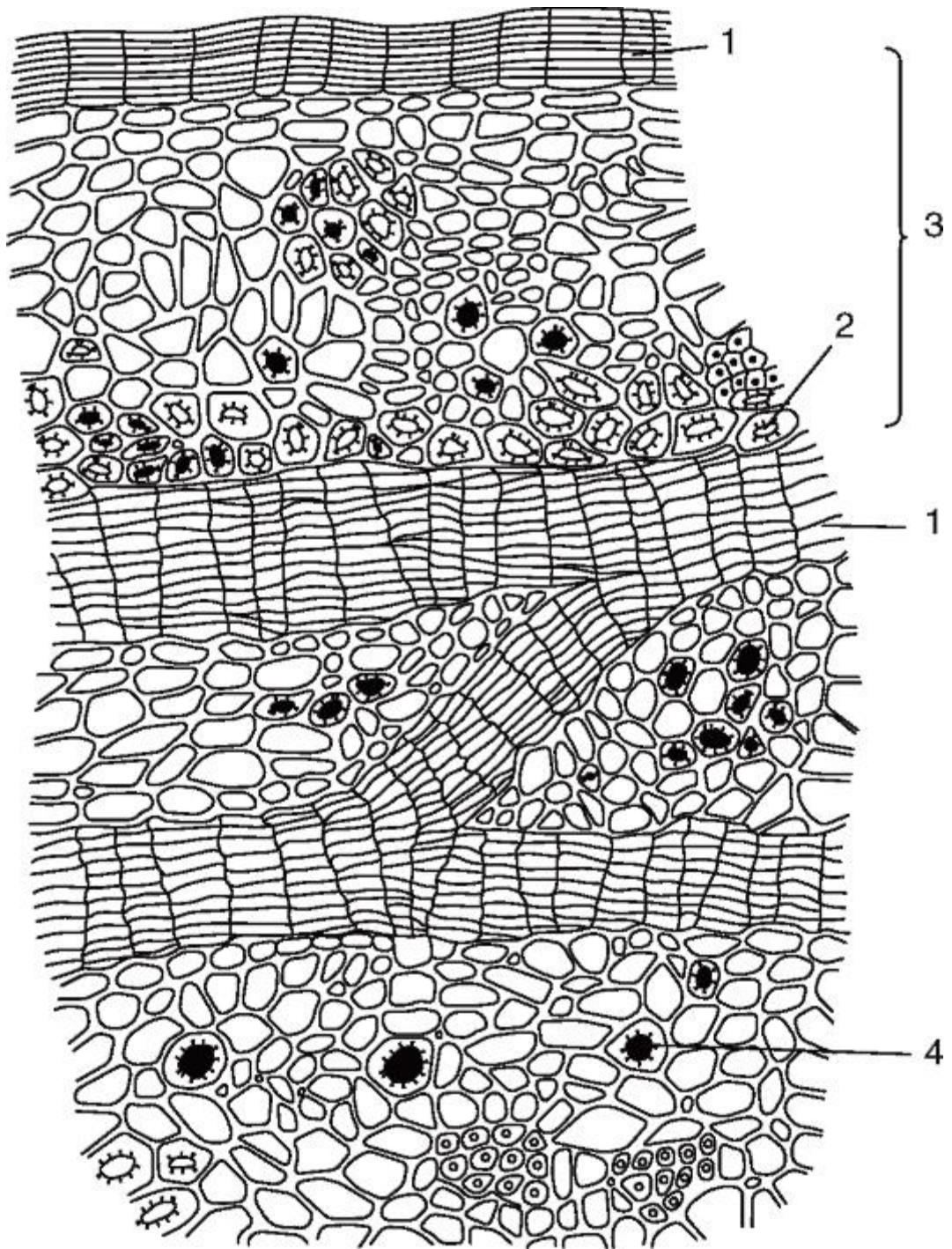


Рис. 2.14. Кора дуба: 1 - слои пробки; 2 - волокна; 3 - остатки первичной коры; 4 - друзы оксалата кальция

ОСНОВНЫЕ ТКАНИ

Основные ткани (паренхимы) составляют большую часть всех органов растений. Они заполняют промежутки между проводящими и механическими тканями и присутствуют во всех вегетативных и генеративных органах. Эти ткани образуются за счет дифференцировки апикальных меристем и состоят из живых паренхиматозных клеток, разнообразных по строению и функциям. Различают ассимиляционную, запасную, воздухоносную и водоносную паренхимы.

В *ассимиляционной*, или *хлорофиллоносной*, паренхиме осуществляется фотосинтез. Эта ткань встречается в надземных органах растений (листьях, молодых зеленых стеблях).

Запасающая паренхима преобладает в стебле, корне, корневище. В клетках этой ткани откладываются запасные вещества: белки, жиры, углеводы.

Воздухоносная паренхима, или *аэренхима*, состоит из живых клеток и больших воздухоносных полостей (межклетников), представляющих собой резервуары для запаса газообразных веществ. Эти полости окружены клетками основной паренхимы (хлорофиллоносной или запасной). Аэренхима хорошо развита у водных растений в различных органах и может встречаться у сухопутных видов. Главное назначение аэренхимы - участие в газообмене, а также обеспечение плавучести растений (рис. 2.15).

Клетки *водоносной* паренхимы содержат в вакуолях слизистые вещества, способствующие удержанию влаги. Эти клетки бывают преимущественно у суккулентов (кактусов, алоэ, агавы).

МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Механические ткани - опорные (*арматурные*) ткани, образующие скелет растения и обеспечивающие его прочность, вследствие чего растение способно противостоять нагрузкам на растяжение, сжатие и изгиб. Различают механические ткани с равномерно и неравномерно утолщенными клеточными стенками.

Колленхима. Это первичная по происхождению ткань, клетки которой имеют неравномерно утолщенные клеточные стенки. Различают угловую, пластинчатую и рыхлую колленхиму (рис. 2.16). Клеточная стенка колленхимы состоит из целлюлозы, гемицеллюлозы и пектиновых веществ. Клетки колленхимы представляют собой хлорофиллоносные клетки, поэтому в подземных органах не встречаются. Эволюционно колленхима возникла из паренхимы. Она формируется из основной меристемы и находится под эпидермой или на расстоянии одного или нескольких слоев от нее.

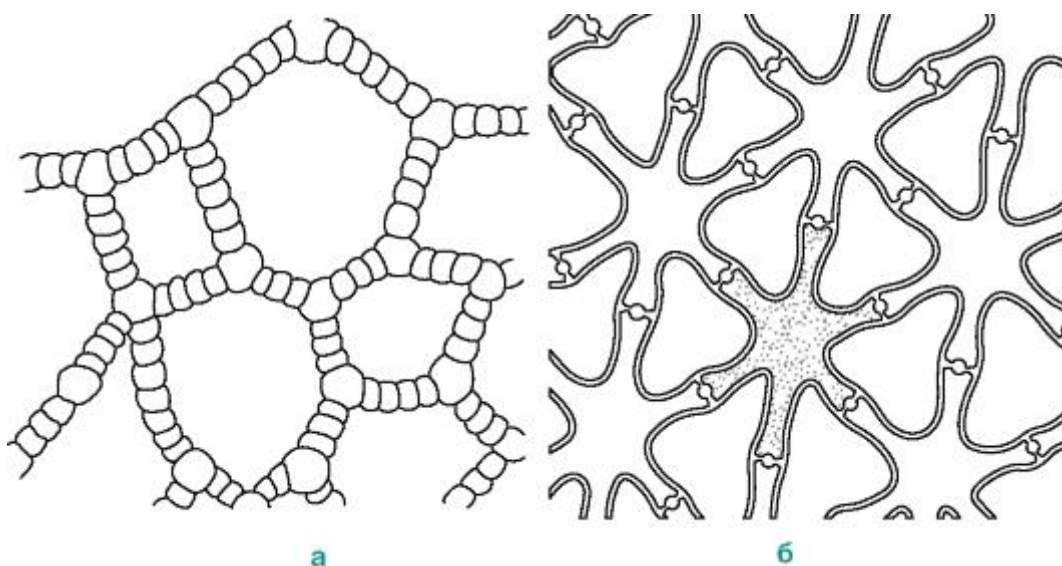
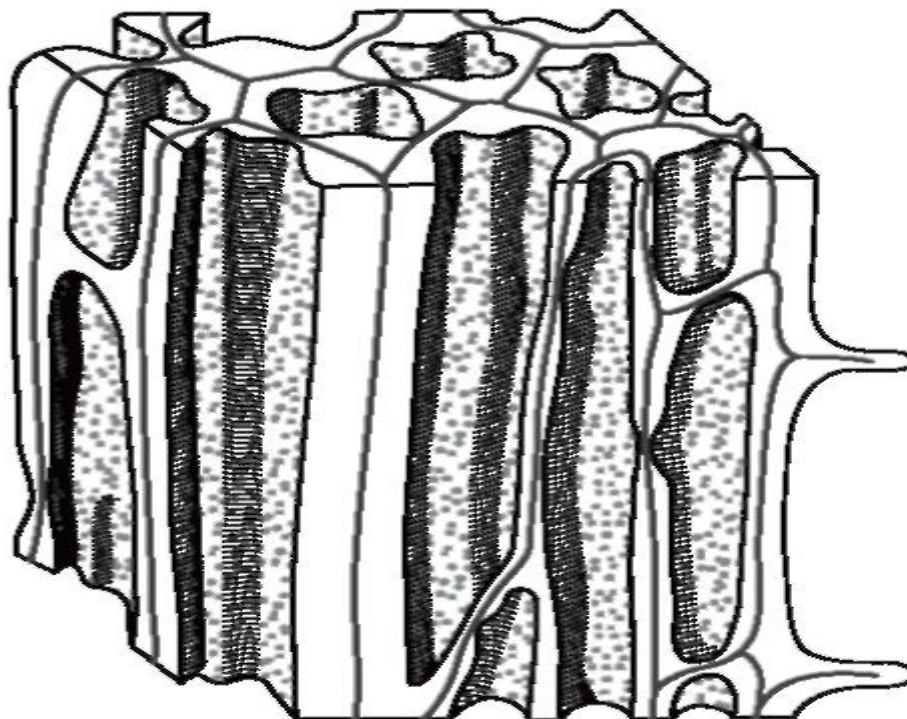


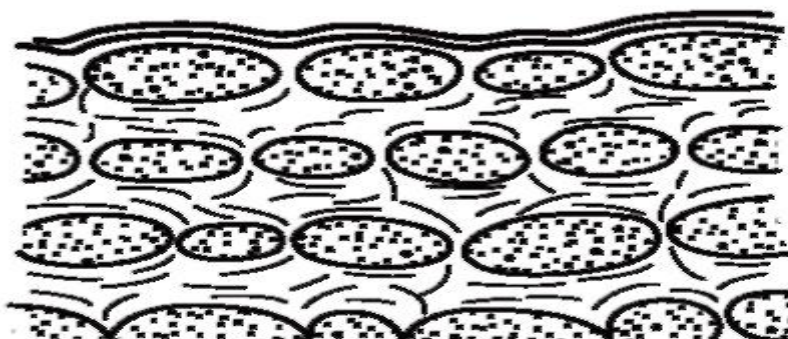
Рис. 2.15. Аэренхима в черешке листа кувшинки (а) и стебле ситника развесистого (б)

Клетка *угловой* колленхимы имеет форму вытянутого шестиугольного многогранника, у которого утолщение целлюлозной оболочки идет вдоль ребер, а на поперечном срезе утолщения клеточной стенки заметны по углам этого многогранника. Угловая колленхима встречается по периферии стеблей двудольных растений (в основном травянистых), в черешках листьев и по обеим сторонам крупных жилок листа. Угловая колленхима не препятствует росту органа в длину, в котором она расположена (рис. 2.17), поскольку имеет утолщение клеточной стенки только по углам.

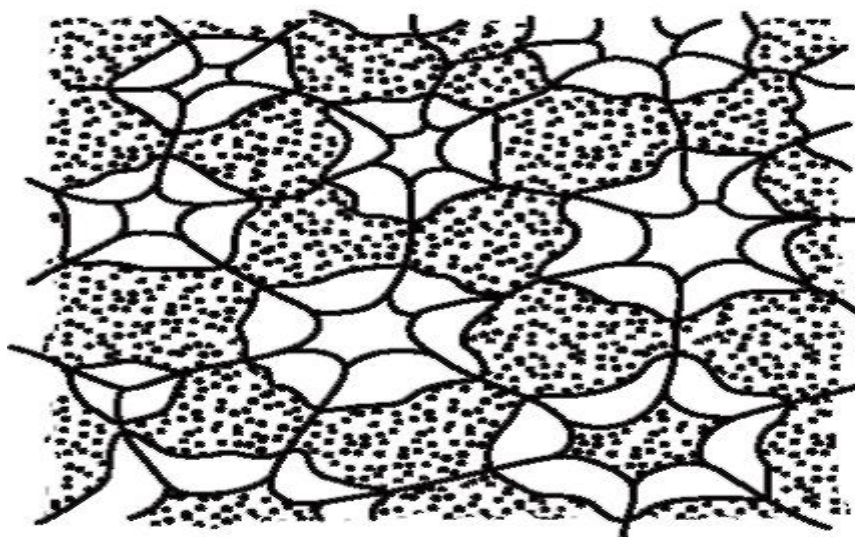
У клетки *пластинчатой* колленхимы, имеющей форму параллелепипеда, утолщены только тангентальные стенки (параллельные поверхности стебля). Она встречается, как правило, в стеблях древесных растений, но может быть и в травянистых (в стебле подсолнечника). Клетки угловой и пластинчатой колленхимы расположены плотно друг к другу, не образуя межклетников. *Рыхлая* колленхима имеет межклетники, а утолщенные клеточные стенки направлены в сторону этих межклетников.



а



б



в

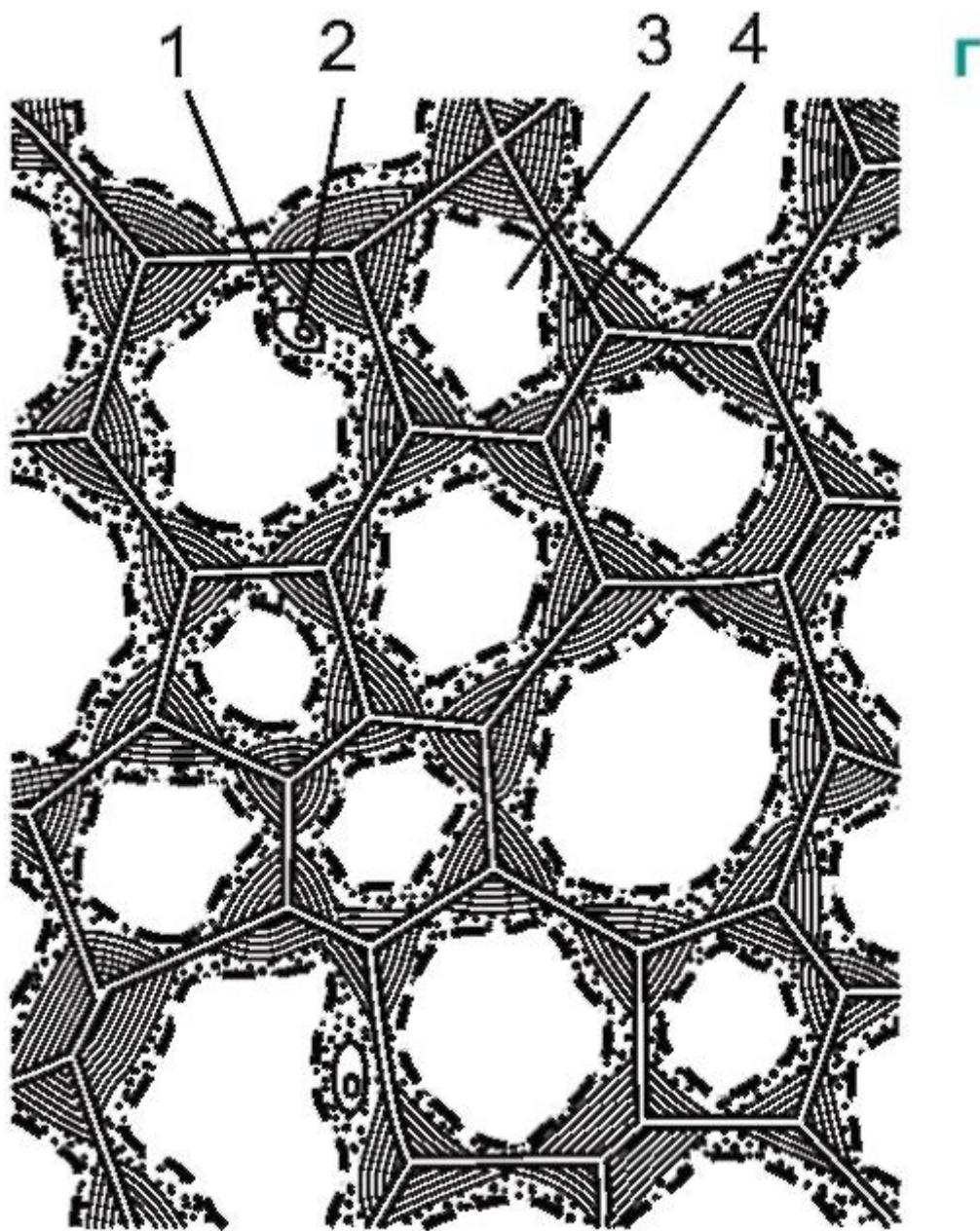


Рис. 2.16. Колленхима: а - объемное изображение уголковой колленхимы; б - поперечный разрез через пластинчатую колленхиму; в - рыхлая колленхима с межклетниками; г - поперечный срез через уголковую колленхиму: 1 - постенный слой цитоплазмы; 2 - ядро; 3 - вакуоль; 4 - утолщенная оболочка

Склеренхимные волокна и склереиды. Механическую ткань, состоящую из клеток с одревесневшими (пропитанными лигнином) и равномерно утолщенными клеточными стенками, называют *склеренхимой*. Ядро и цитоплазма в них разрушаются. *Склеренхимные волокна* образуют ткань, состоящую из клеток вытянутой формы, с заостренными концами и поровыми каналами в клеточных стенках. Клетки плотно примыкают друг к другу, и их стенки обладают высокой прочностью. На поперечном срезе клетки многогранны. По происхождению склеренхима может быть первичной, возникающей из прокамбия или перицикла, и вторичной - из клеток камбия.



Рис. 2.17. Покровная и механические ткани (в стебле тыквы): 1 - эпидерма; 2 - угольковая колленхима; 3 - перициклическая склеренхима

Если склеренхимные волокна встречаются в древесине (ксилеме), их называют *древесинными волокнами* (либриформ) (рис. 2.18). Представляя собой механическую часть ксилемы, древесинные волокна защищают сосуды от давления других тканей.

Если склеренхимные волокна встречаются в лубе (флоэме), их называют *лубяными волокнами* (камбиформ) (см. рис. 2.18). Лубяные волокна могут быть и неодревесневшими; при этом они обладают большой прочностью и эластичностью, благодаря чему находят широкое применение в текстильной промышленности (например, волокна льна).

Если волокна возникают на месте перицикла, их называют *перициклическими волокнами* (см. рис. 2.17), а если в коре - *коровыми*.

Склеренхимные клетки, не обладающие формой волокна, называют *склереидами*. Склереиды обычно возникают из клеток основной паренхимы в результате утолщения и лигнификации их клеточных стенок. Они имеют различную форму и встречаются во многих органах растения. Склереиды более или менее изодиаметричной формы (клетки с одинаковым диаметром) называют *брахисклереидами*, или *каменистыми клетками* (в плодах груши) (рис. 2.19). Склереиды, имеющие расширение на обоих концах клетки, - *остеосклереиды* (встречаются в листьях чая). Склереиды, форма которых напоминает звезду, называются *астросклереидами* (в листьях камелии). Удлиненные палочковидные клетки склереид находятся в семенах бобовых (*макросклереиды*).

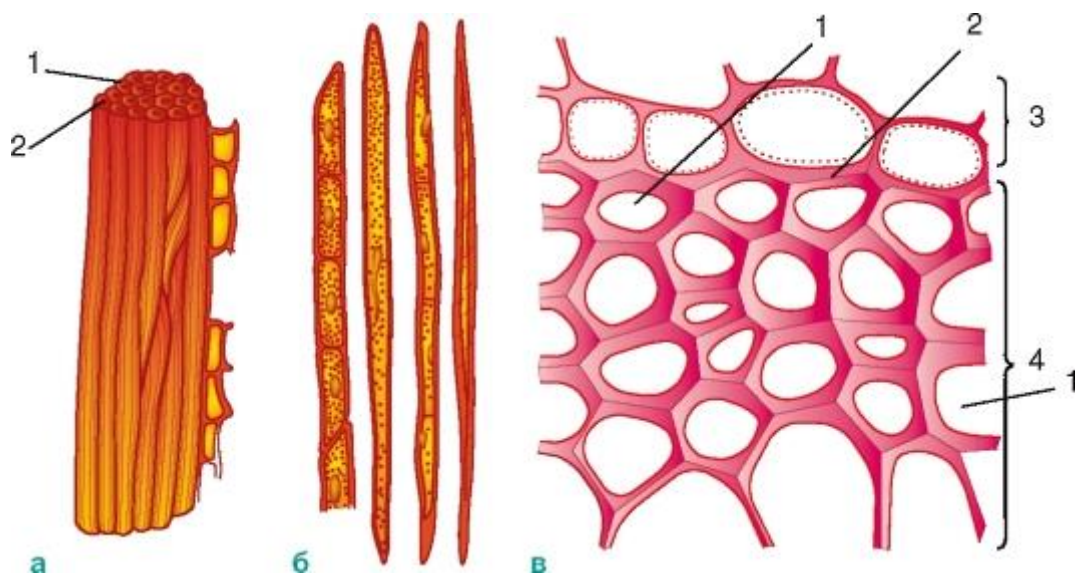


Рис. 2.18. Склеренхима: а - лубяные волокна: 1 - утолщенная оболочка; 2 - полость клетки; б - древесинные волокна (либриформ); в - на поперечном срезе стебля тыквы: 1 - полости клеток; 2 - утолщения оболочки; 3 - паренхимные клетки; 4 - склеренхима; 5 - полость клетки склеренхимы

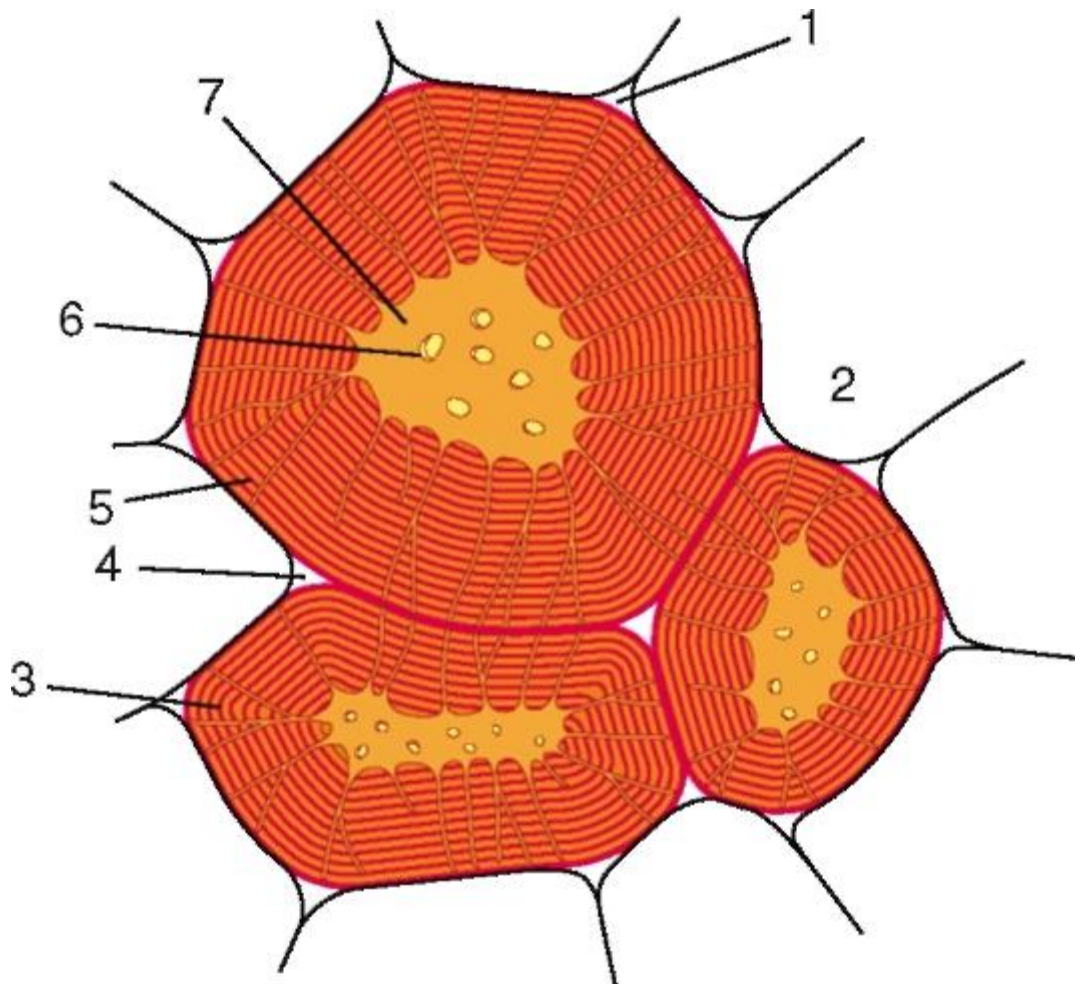


Рис. 2.19. Каменистые клетки из околоплодника груши: 1 - первичная оболочка; 2 - тонкостенные клетки; 3 - слои вторичной оболочки; 4 - межклетники; 5 - вторичная оболочка; 6 - поровые каналы в плане и на разрезе; 7 - полость клетки

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ

Проводящие ткани обеспечивают восходящий и нисходящий ток растения. *Восходящий ток* - ток минеральных солей, растворенных в воде, идущих от корней по стеблю к листьям. Восходящий ток осуществляется по сосудам и трахеидам ксилемы (древесины). *Нисходящий ток* - ток органических веществ, направляющийся от листьев к корням по ситовидным элементам флоэмы (луба).

Ксилема и флоэма - сложные ткани, состоящие из трех основных элементов (табл. 2.2).

Таблица 2.2. Основные элементы ксилемы и флоэмы

Ткань	Основные элементы		
	проводящие	механические	запасающие
Ксилема	Сосуды и трахеиды	Древесинные волокна (либриформ)	Древесинная паренхима
Флоэма	Ситовидные трубки и клетки-спутницы	Лубяные волокна (камбиформ)	Лубяная паренхима

Проводящие элементы ксилемы. Наиболее древние проводящие элементы ксилемы *трахеиды* представляют собой вытянутые клетки с заостренными концами (рис. 2.20). Трахеиды имеют одревесневшую клеточную стенку. По характеру утолщения оболочек, размерам и расположению в них участков первичных оболочек различают четыре типа трахеид: кольчатые, спиральные, пористые и лестничные (рис. 2.21, а). К наиболее древним относят лестничные трахеиды.

Сосуды (или трахеи) представляют собой однорядный продольный тяж клеток, называемых члениками. В филогенезе членики трахеи произошли из трахеид. Благодаря перфорациям между члениками вдоль всего сосуда свободно осуществляется ток жидкости. Утолщения клеточных оболочек у сосудов, так же как и у трахеид, бывают кольчатыми, спиральными, лестничными, сетчатыми и пористыми (рис. 2.21, б).

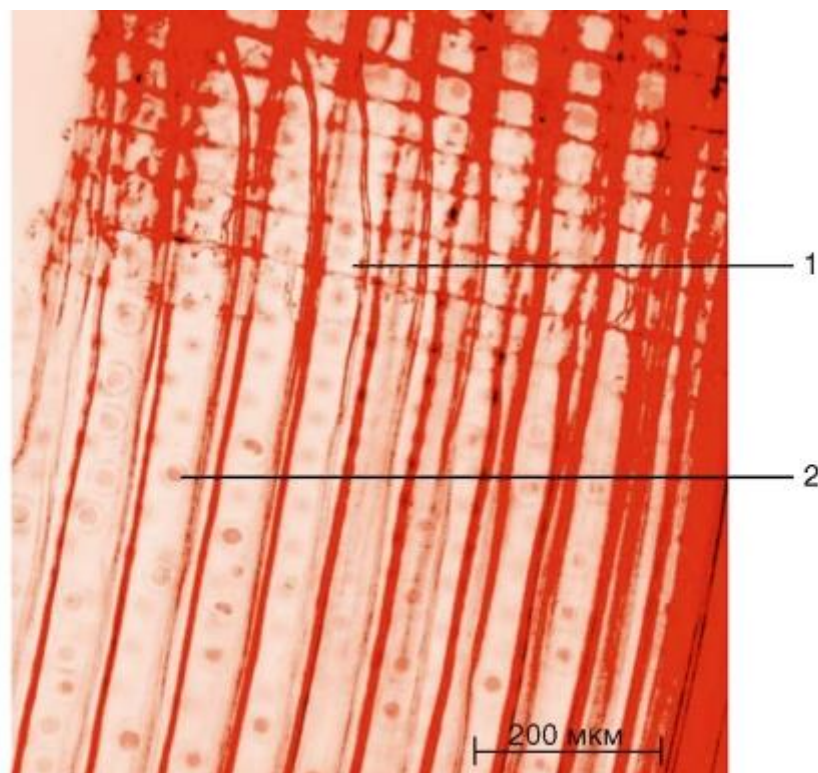


Рис. 2.20. Трахеиды (продольный срез сосны): 1 - клетка трахеиды; 2 - окаймленная пора

Проводящие элементы флоэмы. У архегониальных растений, кроме мхов, проводящие элементы флоэмы представлены *ситовидными клетками*. На их продольных стенках имеются сквозные отверстия, напоминающие сито, и поэтому их называют ситовидными полями (рис. 2.22). У покрытосеменных растений в процессе эволюции сформировался второй тип проводящих элементов - *ситовидные трубки*. Ситовидная трубка представляет собой продольный тяж клеток, называемых члениками. Конечные стенки члеников превращены в ситовидные пластинки - простые, если они имеют по одному ситовидному полю, и сложные, если есть несколько ситовидных полей. Ситовидные поля могут встречаться и на боковых стенках члеников (у березы). В ситовидном элементе разрушается тонопласт (оболочка вакуоли) и вакуолярный сок смешивается с гиалоплазмой. Ядро, как правило, разрушается. Каждому членику ситовидной трубки сопутствуют (одна или несколько) специализированные паренхимные клетки - *клетки-спутницы*, выполняющие вспомогательную роль в транспорте органических веществ, создавая нисходящий ток (рис. 2.23).

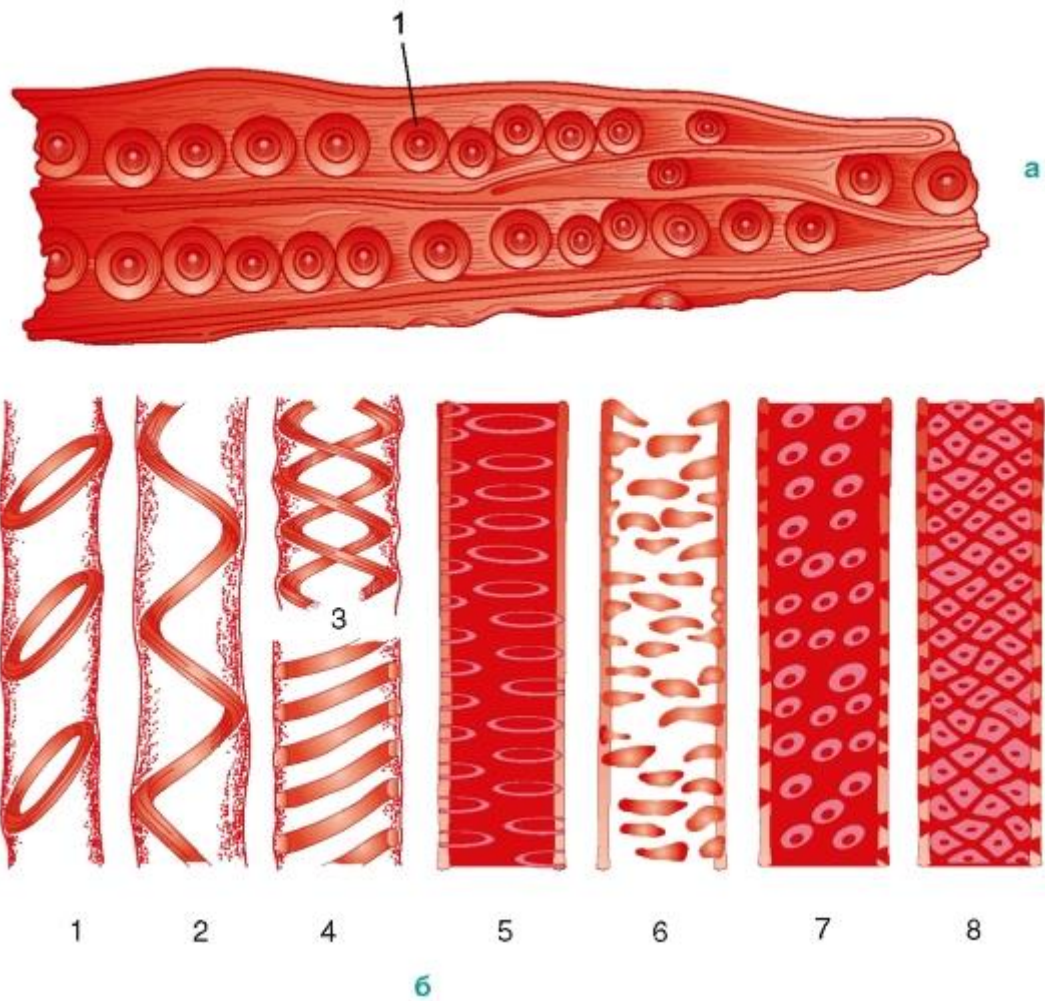


Рис. 2.21. Типы трахеид и сосудов: а - трахеиды древесины сосны: 1 - окаймленная пора; б - типы утолщения и поровости боковых стенок у сосудов: 1 - кольчатое; 2-4 - спиральные; 5 - сетчатое; 6 - лестничное; 7 - супротивное; 8 - очередная поровость

Сосудисто-волокнистые пучки. Флоэма и ксилема образуют сосудисто-волокнистые пучки. Они расположены в центральном осевом цилиндре и бывают открытыми и закрытыми. *Закрытые* пучки состоят из ксилемы и флоэмы, между которыми отсутствует камбий, и, таким образом, новые элементы флоэмы и ксилемы не образуются. Закрытые сосудисто-волокнистые пучки встречаются в стеблях и корневищах однодольных растений. *Открытые* пучки имеют камбий между флоэмой и ксилемой. В результате деятельности камбия пучок нарастает и происходит утолщение органа. Открытые сосудисто-волокнистые пучки встречаются во всех осевых органах двудольных и голосеменных растений (см. рис. 2.22).

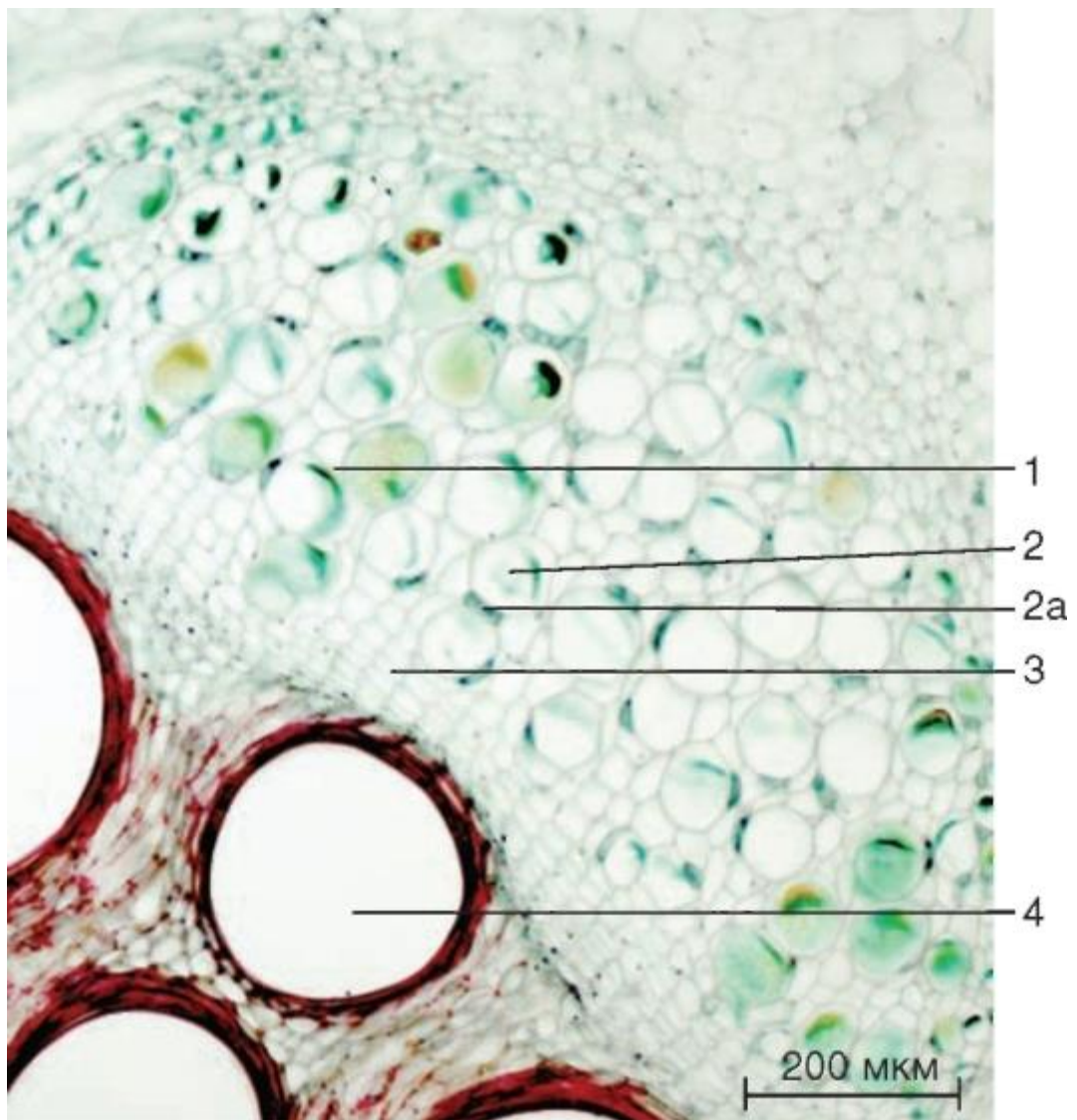


Рис. 2.22. Составные части биколлатерального пучка стебля тыквы: 1 - перфорационная пластинка ситовидной трубки; 2 - ситовидная трубка; 2а - клетка-спутница; 3 - камбий; 4 - сосуд ксилемы

В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы различают шесть типов сосудисто-волокнистых пучков (рис. 2.24). Чаще всего флоэма лежит по одну сторону от ксилемы, т.е. флоэма примыкает к ксилеме и обращена к периферии органа. Такие пучки называют *коллатеральными* (или *бокобчными*). Они могут быть как закрытыми, так и открытыми. Закрытые коллатеральные пучки встречаются у стеблей и корневищ однодольных растений, а открытые - у стеблей, корневищ и корней двудольных растений.

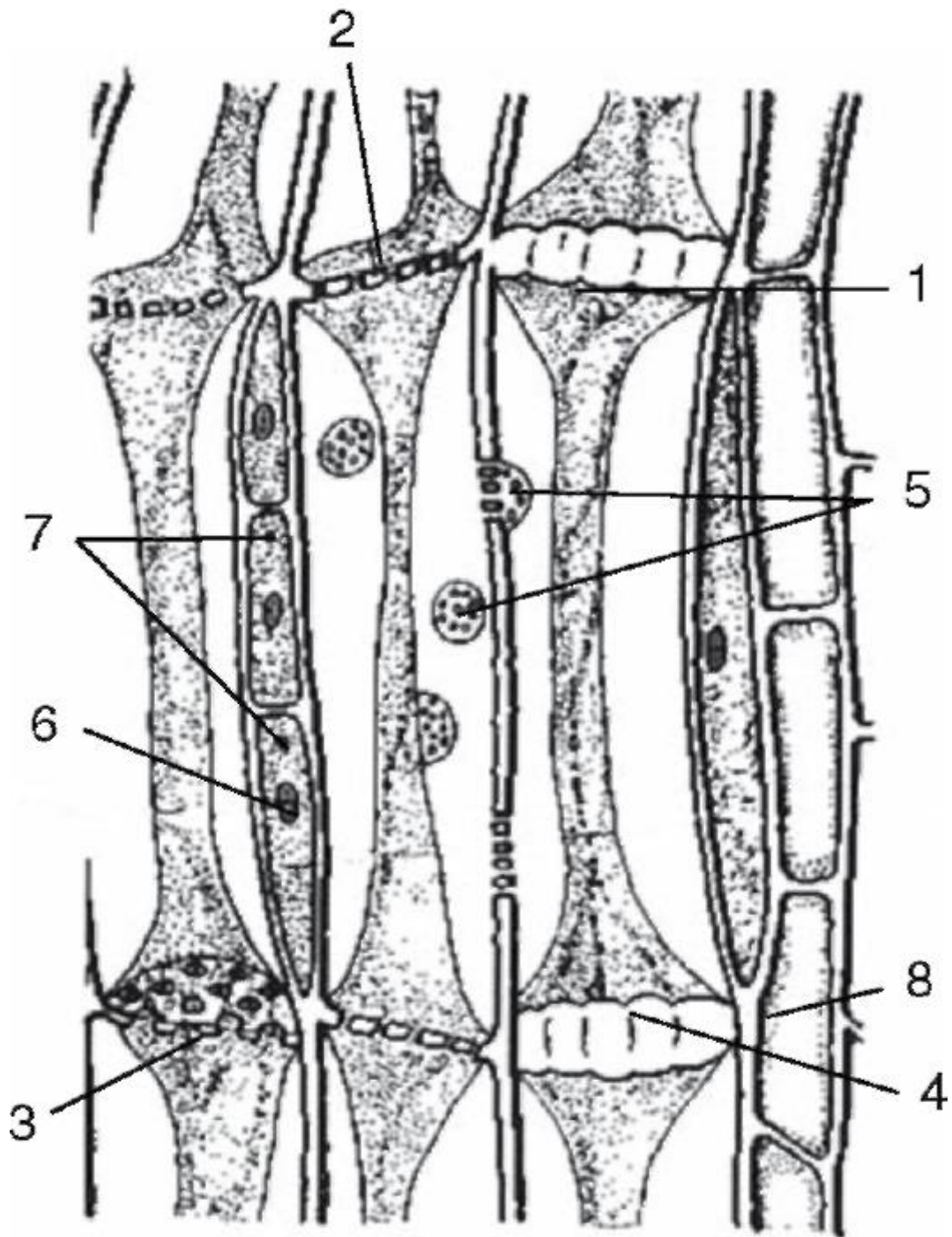


Рис. 2.23. Продольный срез флоэмы: 1 - членик ситовидной трубки с тяжами содержимого; 2 - ситовидные пластинки; 3 - ситовидные отверстия; 4 - мозолистое тело; 5 - ситовидные поля на боковых стенках; 6 - ядро; 7 - сопровождающие клетки; 8 - флоэмная паренхима

В *биколлатеральных пучках* флоэма примыкает к ксилеме с двух сторон (сверху и снизу). Верхний, более мощный участок флоэмы обращен к периферии органа и отделен от ксилемы слоем камбия. Нижний участок - внутренняя флоэма - развит слабо и примыкает к ксилеме без камбия. Биколлатеральные пучки встречаются у стеблей, корней и корневищ двудольных растений.

Радиальные пучки составлены в основном ксилемой, которая расположена по радиусам. Между лучами ксилемы находятся участки флоэмы. Эти пучки не имеют камбия и встречаются только у корней в первичном строении.

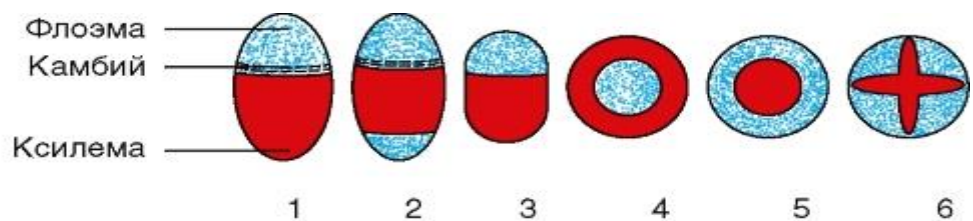


Рис. 2.24. Типы сосудисто-волокнистых пучков (поперечные срезы): 1 - открытый коллатеральный; 2 - биколлатеральный; 3 - закрытый коллатеральный; 4, 5 - концентрические (4 - центрофлоэмный, 5 - центроксилемный); 6 - радиальный

Концентрические пучки складываются из ксилемы, окружающей флоэму, - центрофлоэмные пучки (у большинства корневищ однодольных), а центроксилемные пучки образуются, когда флоэма окружает ксилему (у корневищ папоротников).

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Выделительные ткани представлены различными образованиями (чаще многоклеточными, реже одноклеточными), выделяющими из растения или изолирующими в его тканях продукты обмена веществ либо воду. У растений различают выделительные ткани внутренней и наружной секреции.

Выделительные ткани внутренней секреции

К этому виду выделительных тканей относят вместилища выделений и млечники.

Вместилища выделений (рис. 2.25) образуются из межклетников и классифицируются по происхождению:

- 1) *лизигенные*, образующиеся за счет растворения клеточных стенок (лимон, апельсин);
- 2) *схизогенные*, образующиеся за счет расхождения клеток (хвоя сосны).

Млечники представляют собой систему полостей, выполняющих разнообразные функции: проведение, выделение и накопление различных веществ. Млечники содержат клеточный сок особого состава, называемый млечным соком. Различают два типа млечников: членистые и нечленистые (рис. 2.26).

Членистые млечники состоят из продольного ряда вытянутых клеток. Часто поперечные перегородки между ними растворяются и образуются сплошные тонкие трубки с многочисленными боковыми выростами. Членистые млечники встречаются у представителей семейств сложноцветных, маковых, колокольчиковых и т.д. *Нечленистые* млечники состоят из одной клетки, которая увеличивается по мере роста растения. Разветвляясь, они пронизывают все тело растения и могут достигать в длину нескольких метров. Встречаются у представителей семейств крапивных, молочайных, кутровых и др.

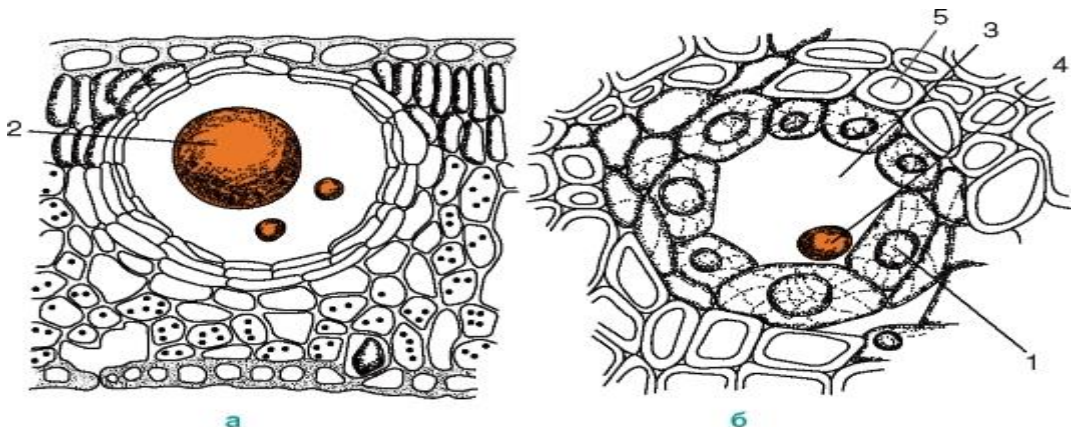


Рис. 2.25. Вместилища выделений: а - лизигенное вместилище эфирных масел в листе лимона; б - схизогенное вместилище (смоляной ход) в древесине сосны; 1 - клетки эпителия; 2 - капли эфирного масла; 3 - полость смоляного хода; 4 - капля смолы; 5 - склеренхима

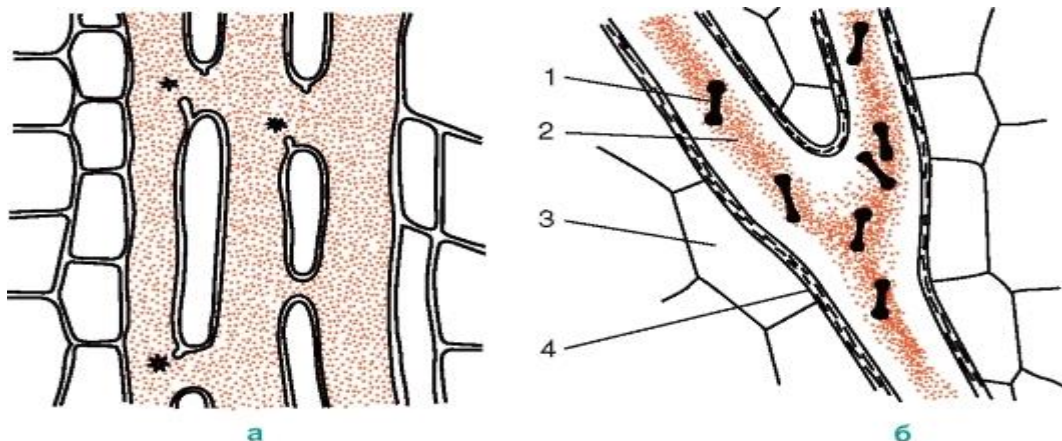


Рис. 2.26. Млечники, окрашенные Суданом III: а - членистый млечник в стебле латука ядовитого (звездочками отмечены места слияния клеток); б - часть нечленистого млечника молочая: 1 - крахмальные зерна; 2 - цитоплазма; 3 - паренхима; 4 - оболочка млечника

Выделительные ткани наружной секреции

К выделительным тканям наружной секреции относят железистые волоски и желёзки, нектарники, гидатоды - многоклеточные образования, встречаемые в эпидерме, где накапливаются эфирные масла, смолы и дубильные вещества.

Железистые волоски представляют собой трихомы, т.е. производные эпидермы, образованные без участия нижележащих тканей. Они сохраняют живое содержимое своих клеток несколько дольше кроющихся волосков. Если протопласт клеток железистого волоска разрушается, нежные оболочки их спадаются и волосок, засохнув, отпадает. У пеларгонии, например, железистый волосок состоит из многоклеточной ножки и одноклеточной головки, которая выделяет эфирные масла в пространство между целлюлозной оболочкой и кутикулой. При разрыве кутикулы экскрет изливается наружу, после чего может образоваться новая кутикула и накопиться новая капля экскрета. Железистые волоски могут быть сидячими и на ножке, иметь одноили многоклеточную головку. Железистые волоски с многоклеточной головкой называются железками. Например, у мяты и лебеды имеются головчатые трихомы, которые накапливают воду и соли. Наружные желёзки часто имеют форму щитка на ножке (пельтатные желёзки), как, например, у смородины (рис. 2.27).

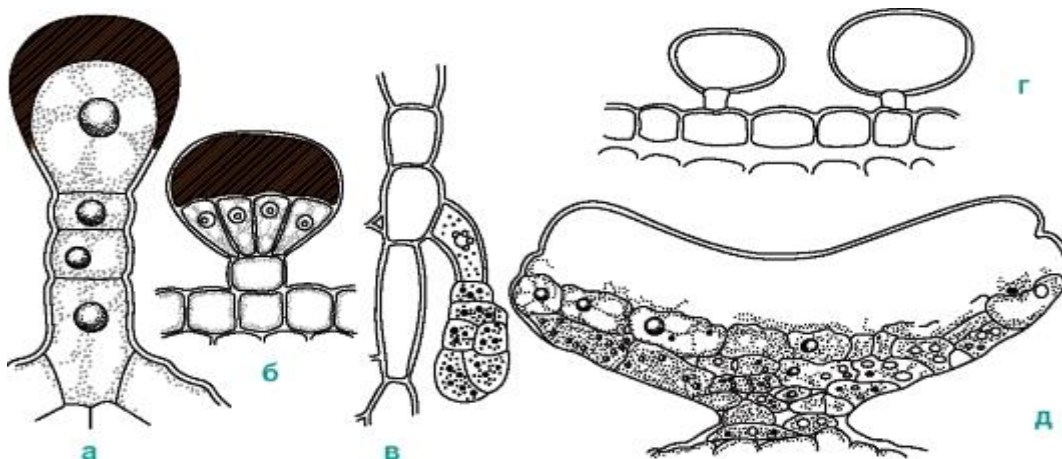


Рис. 2.27. Железистые волоски и пельтатная (щитовидная) желёзка: а - волосок пеларгонии с экскретом, выделенным под кутикулу; б - волосок розмарина; в - волосок картофеля; г - пузырьчатые волоски лебеды с водой и солями; - пельтатная желёзка листа черной смородины

Нектарники чаще всего находятся в цветках (у основания завязи, на лепестках и других частях). Выделительные клетки отличаются густой цитоплазмой и выделяют сахаристую жидкость для привлечения насекомых-опылителей.

Гидатоды - устьица, выделяющие наружу капельно-жидкую воду и растворенные в ней соли.

Задания для самостоятельной подготовки

1. Дайте определение образовательных тканей и назовите их классификацию.
2. Расскажите о классификации образовательных тканей по положению в теле растения и по времени их появления в процессе развития органа растения.
3. Охарактеризуйте особенности клеток образовательной ткани.
4. Опишите строение конуса нарастания стебля по теории Шмидта. Перечислите меристематические слои конуса нарастания стебля, образующие покровную ткань, первичную кору, центральный осевой цилиндр.
5. Охарактеризуйте строение конуса нарастания корня по теории Ганштейна. Перечислите меристематические слои конуса нарастания корня, образующие покровно-всасывающую ткань, первичную кору, центральный осевой цилиндр.
6. Дайте классификацию покровных тканей.
7. Охарактеризуйте первичную покровную ткань надземных органов - эпидерму по схеме: а) происхождение; б) функции; в) строение (форма клеток, их расположение, химический состав клеточной стенки, содержимое).
8. Опишите первичную покровно-всасывающую ткань корня - ризодерму по схеме: а) происхождение; б) функции; в) строение (форма клеток, их расположение, химический состав клеточной стенки, содержимое).
9. Опишите строение устьичного аппарата и механизм его работы.
10. Охарактеризуйте различные типы простых волосков.
11. Охарактеризуйте типы механических тканей, назовите места их локализации в органах растения и реактивы на них.
12. Опишите типы основных тканей.
13. Охарактеризуйте проводящие ткани восходящего и нисходящего тока, перечислите реактивы на них.
14. Охарактеризуйте типы сосудисто-волокнистых пучков и назовите места их локализации в различных органах растения.
15. Охарактеризуйте типы железистых волосков.
16. Опишите типы наружных и внутренних выделительных систем.
17. Охарактеризуйте типы секреторных вместилищ и млечников.

Глава 3. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Орган - часть растения, выполняющая определенные функции и имеющая специфичное строение. Вегетативные органы, к которым относятся корень и побег, составляют тело высших растений, обеспечивающее индивидуальную жизнь особи (рис. 3.1). У прокариот, грибов и низших растений вегетативных органов нет, их тело представлено системой мицелия или слоевищ. Образование органов у высших растений в процессе эволюции связано с выходом их на сушу и приспособлением к наземному существованию.

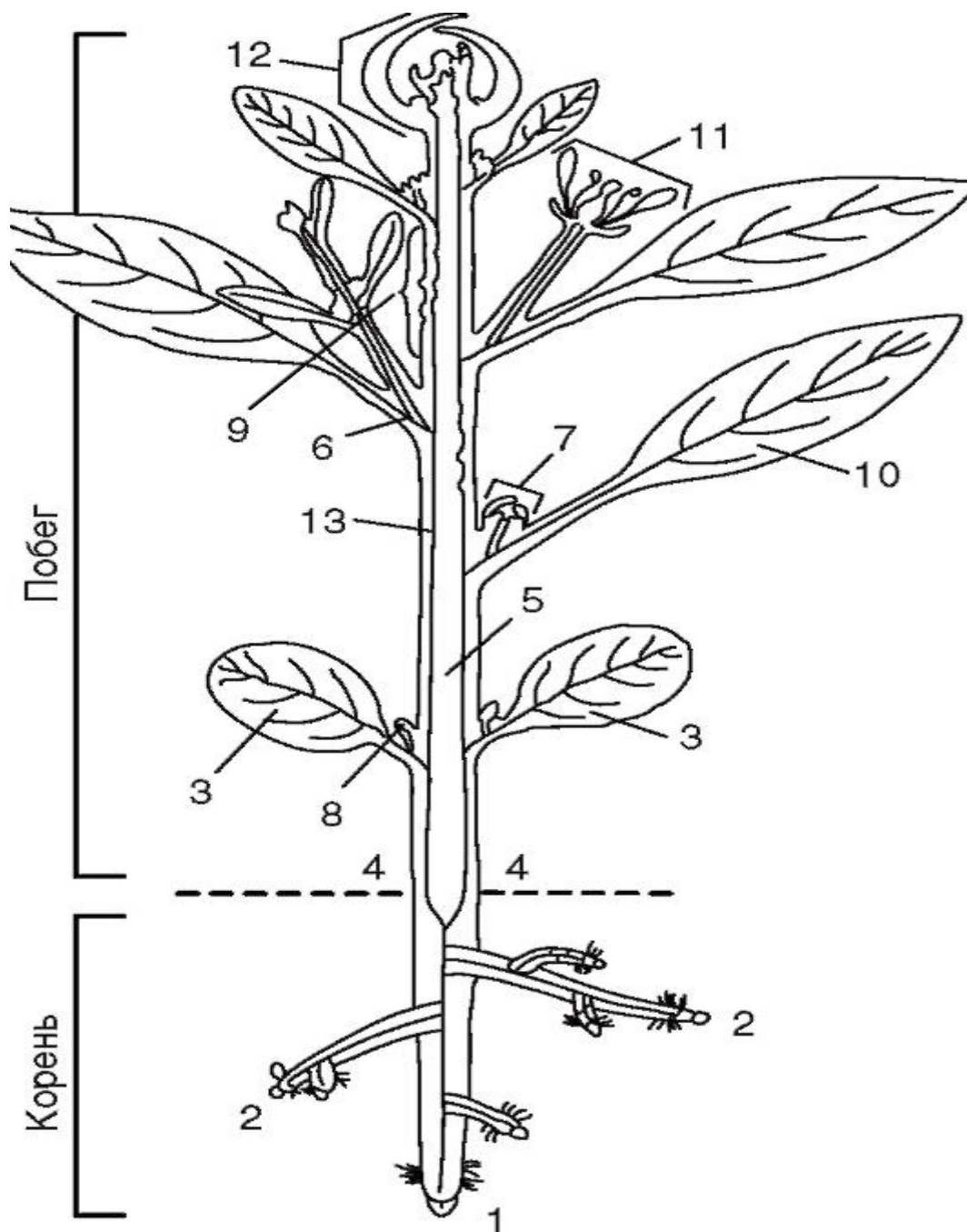


Рис. 3.1. Схема расчленения тела высшего растения на примере строения двудольного растения (показаны также репродуктивные органы):

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

КОРЕНЬ И КОРНЕВАЯ СИСТЕМА

Общая характеристика корня

Корень (*radix*) - осевой орган цилиндрической формы, обладающий радиальной симметрией и положительным геотропизмом. Он способен к росту до тех пор, пока сохраняется апикальная меристема. Морфологически корень отличается от побега тем, что на нем никогда не возникают листья, а апикальная меристема прикрыта *корневым чехликом*. Корень, как и побег, может ветвиться, формируя *корневую систему*.

Функции корня:

- минеральное и водное питание (поглощение воды и минеральных веществ);
- закрепление растения в почве (заякоривание);
- синтез продуктов первичного и вторичного метаболизма;
- накопление запасных веществ;
- вегетативное размножение;
- симбиоз с бактериями;
- выполнение функции дыхательного органа (монстера, филодендрон и др.).

Типы корней и корневых систем

По происхождению различают главные, боковые и придаточные корни.

Главный корень семенных растений развивается из корешка зародыша семени. *Стебель* представляет собой продолжение корня, и вместе они составляют ось первого порядка. Место сочленения оси и семядольных листьев называют *семядольным узлом*. Участок, расположенный на границе главного корня и стебля, называется *корневой шейкой*. Участок стебля от корневой шейки до первых зародышевых листьев (семядолей) - *подсемядольным коленом*, или *гипокотилем*, а от семядолей до первых настоящих листьев - *эпикотилем*, или *надсемядольным коленом*.

У двудольных и голосеменных растений от главного корня в результате его ветвления отходят боковые корни первого порядка, которые закладываются эндогенно вследствие меристематической активности перицикла.

Боковые корни первого порядка дают начало боковым корням второго и третьего порядка.

Корневую систему, образованную системой главного и боковых корней, называют *стержневой*, а с развитой системой боковых корней - *ветвистой* (рис. 3.2). Ветвистая корневая система представляет собой разновидность стержневой системы. Чем больше боковых корней отходит от главного, тем больше площадь питания растения. Для того чтобы искусственно активизировать главный корень на образование боковых корней, производят пикирование (прищипывание) главного корня на 1/3 его длины. При этом на некоторое время главный корень перестает расти в длину, а боковые корни развиваются интенсивно. Рост корней в длину происходит весной и осенью, а в толщину начинается весной и заканчивается осенью.

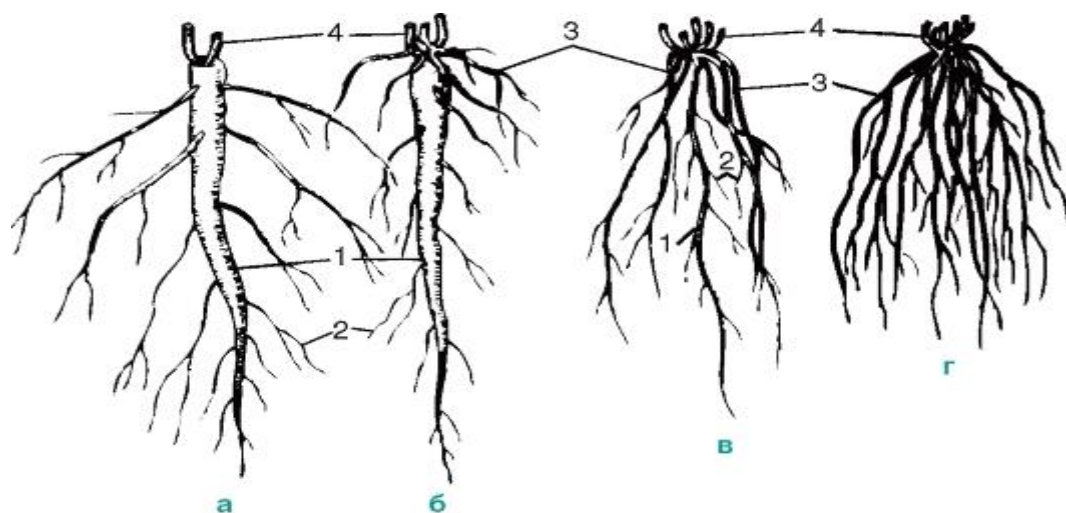


Рис. 3.2. Типы корневых систем: по форме: а, б - стержневая; в, г - мочковатая; по происхождению: а - система главного корня; б, в - смешанная корневая система; г - система придаточных корней; 1 - главный корень; 2 - боковые корни; 3 - придаточные корни; 4 - основания побегов

У большинства двудольных растений главный корень сохраняется всю жизнь. У однодольных он не развивается, поскольку зародышевый корешок быстро отмирает, а от базальной его части берут начало придаточные корни.

Придаточные корни могут образовываться от листьев, стеблей, старых корней и даже цветков и иметь ответвления первого, второго и последующего порядка. Корневую систему, образованную придаточными корнями, называют *мочковатой*, или *илучковатой* (см. рис. 3.2). У многих двудольных корневищных растений главный корень часто отмирает и преобладает система придаточных корней, отходящих от корневища (у лютика ползучего, сныти обыкновенной).

У двудольных растений (деревьев и кустарников) часто встречается смешанная корневая система. Главный корень прекращает свой рост к концу вегетации первого года. На гипокотиле к этому времени развивается система придаточных корней. Впоследствии на базальной части возникают придаточные корни второго, третьего и последующих порядков, а главный корень через 2-3 года отмирает. Таким образом, происходит смена корневых систем: «стержневая смешанная мочковатая».

По отношению к субстрату корни бывают следующих типов:

- земляными - развиваются в почве;
- водными - находятся в воде (у плавающих водных растений);
- воздушными - развиваются в воздушной среде (у растений, имеющих корни на стволах и листьях).

На корнях бобовых и других растений возникают особые образования - клубеньки, в которых поселяются бактерии. Эти бактерии способны фиксировать атмосферный молекулярный азот, переводя его в связанное состояние. Часть азотистых соединений, образованных таким путем, усваивает высшее растение-хозяин, отдавая при этом бактериям углеводы.

Зоны корня

В молодом корне различают четыре зоны: деления, растяжения, всасывания, проведения (рис. 3.3).

К зоне деления относят верхушку конуса нарастания (протяженность - менее 1 мм), где происходит активное митотическое деление клеток. Верхушечная меристема откладывает наружу клетки корневого чехлика, а внутрь - ткани остальной части корня. Эта зона состоит из тонкостенных паренхимных клеток первичной меристемы, которые прикрыты корневым чехликом, выполняющим защитную функцию при продвижении корня между частичками почвы. При соприкосновении с почвой клетки чехлика постоянно разрушаются, образуя слизь, которая предохраняет зону деления при трении о почву и продвижении корня вглубь. У большинства растений корневой чехлик восстанавливается за счет первичной меристемы, а у злаков - за счет особой меристемы калиптрогена.

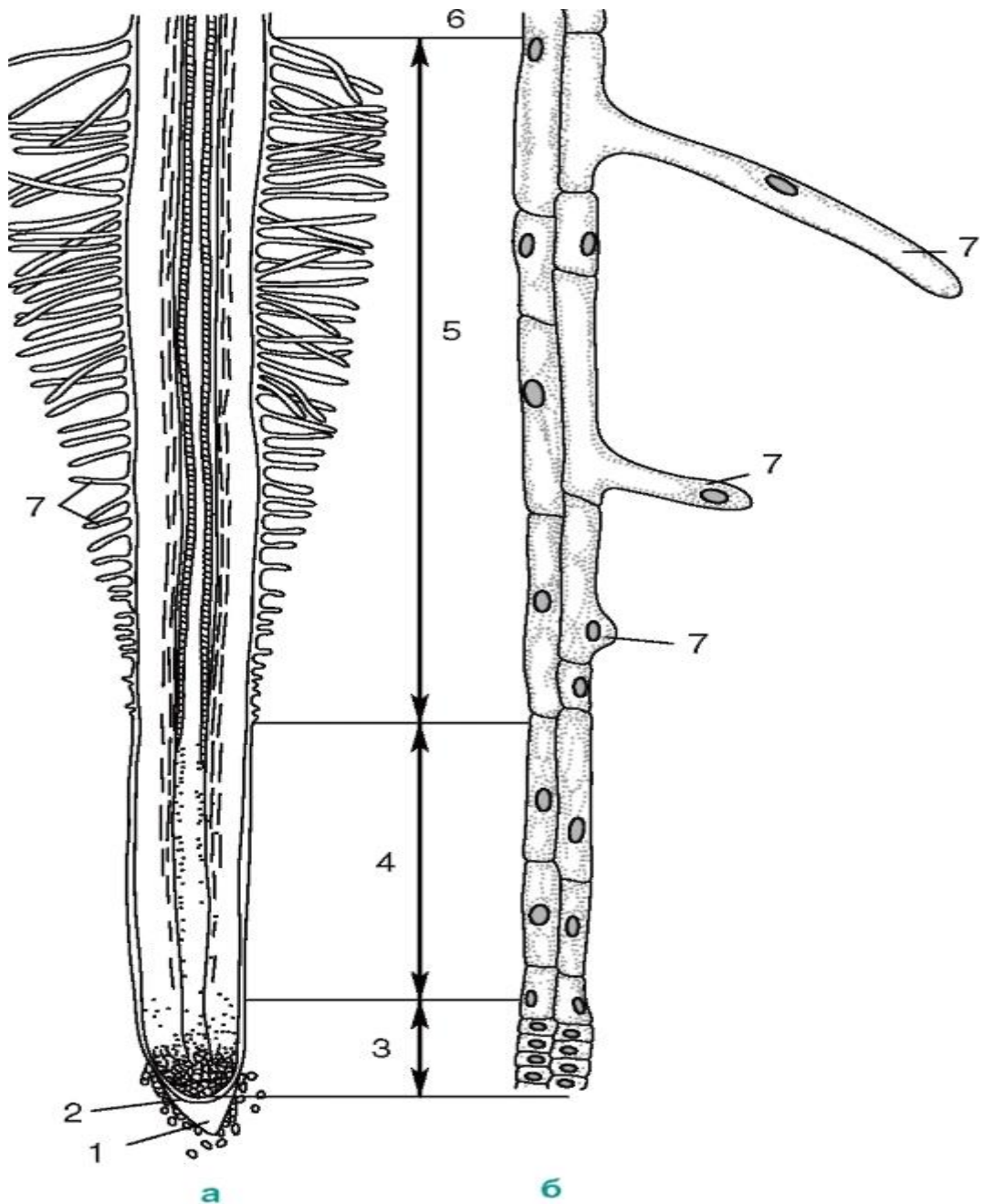


Рис. 3.3. Зоны корня (у проростка пшеницы): а - схема строения корня; б - периферические клетки отдельных зон при большом увеличении; 1 - корневого чехлика; 2 - калиптроген; 3 - зона деления; 4 - зона растяжения; 5 - зона всасывания; 6 - зона проведения; 7 - корневые волоски

По теории гистогенов (Ганштейн Р., 1868), у большинства покрытосеменных растений апикальные меристемы состоят из трех гистогенных слоев, отличающихся направлением деления клеток и имеющих по 1-4 инициальные клетки. Самый наружный слой, *дерматоген*, формирует протодерму, из которой образуются клетки корневого чехлика и ризодерма - первичная покровно-всасывающая ткань в зоне всасывания. Средний слой, *периблема*, дает начало всем тканям первичной коры. Внутренний слой - *плером* (или *плерома*), из него развиваются ткани центрального осевого цилиндра.

В зоне растяжения клетки меристемы увеличиваются в размерах (из-за их оводнения), вытягиваются в длину, и деление клеток постепенно прекращается. Вследствие вытягивания клеток в продольном направлении осуществляются рост корня в длину и продвижение его в почве. Зону деления и зону растяжения можно объединить в одну зону ввиду сохранения в них меристематической активности - *зону роста*. Ее протяженность составляет несколько миллиметров. На границе зоны растяжения и зоны всасывания происходят дифференциация тканей и становление первичного строения корня. Формируются ризодерма, первичная кора и центральный осевой цилиндр.

Зона всасывания, протяженность которой от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров, характеризуется наличием корневых волосков, представляющих собой выросты клеток ризодермы. При их формировании ядро перемещается в переднюю часть корневого волоска. Корневые волоски увеличивают всасывающую поверхность корня и обеспечивают активное всасывание воды и растворов солей, но они недолговечны (живут 10-20 сут). Новые корневые волоски образуются под зоной всасывания, а отмирают над ней. По мере роста растения зона всасывания постепенно перемещается, и растение имеет возможность поглощать минеральные вещества из разных слоев почвы.

Зона проведения (укрепления) тянется вплоть до корневой шейки и составляет большую часть протяженности корня. В этой зоне идет интенсивное ветвление главного корня и появляются боковые корни.

Первичное строение корня

Микроскопическое строение корня в зоне всасывания называют первичным потому, что в ней происходит дифференциация тканей из первичной меристемы конуса нарастания. Первичное строение корня только в зоне всасывания можно наблюдать у двудольных растений, а у однодольных оно сохраняется на протяжении всей жизни растения. На поперечном срезе корня первичного строения выделяют три основные части: покровно-всасывающую ткань, первичную кору и центральный осевой цилиндр (рис. 3.4).

Покровно-всасывающая ткань (ризодерма, эпиблема) выполняет как покровную функцию, так и функцию интенсивного всасывания воды и минеральных веществ из почвы (рис. 3.5). Клетки ризодермы живые, с тонкой целлюлозной стенкой. Из некоторых клеток ризодермы формируются корневые волоски. Каждый корневой волосок представляет собой длинный вырост одной из клеток ризодермы, в кончике его обычно находится ядро клетки. Корневой волосок содержит тонкий пристенный слой цитоплазмы, более плотный на верхушке волоска, а в центре - крупную вакуоль. Корневые волоски недолговечны и в зоне укрепления отмирают. Физиологически зона всасывания представляет собой очень важную часть корня. Клетки ризодермы поглощают водные растворы всей поверхностью наружных стенок. Развитие корневых волосков во много раз увеличивает поверхность поглощения. Зона всасывания имеет протяженность от 1 до 1,5 см.

Со временем ризодерма может слущиваться, и тогда покровную функцию выполняет экзодерма, а после ее разрушения - слой клеток мезодермы, иногда мезодермы и перицикла, стенки которых опробковывают и одревесневают. Именно поэтому старые корни однодольных растений имеют меньший диаметр, чем молодые.

Первичная кора корня развита более мощно, чем центральный осевой цилиндр. Она состоит из трех слоев: экзодермы, мезодермы (паренхимы первичной коры) и эндодермы. Клетки экзодермы многоугольные по форме, плотно сомкнутые, расположены в несколько рядов. Клеточные стенки пропитаны суберином, т.е. опробковывают. Это обеспечивает непроницаемость клеток для воды и газов. В экзодерме, обычно под корневыми волосками, сохраняются живые пропускные клетки с тонкими целлюлозными стенками, через которые проходят вода и минеральные вещества, поглощенные ризодермой (рис. 3.6).

Под экзодермой находятся живые паренхимные клетки - мезодермы. Это наиболее широкая часть первичной коры. Клетки мезодермы выполняют запасную функцию, а также функцию проведения воды и растворенных в ней солей от корневых волосков в центральный осевой цилиндр по межклетникам.

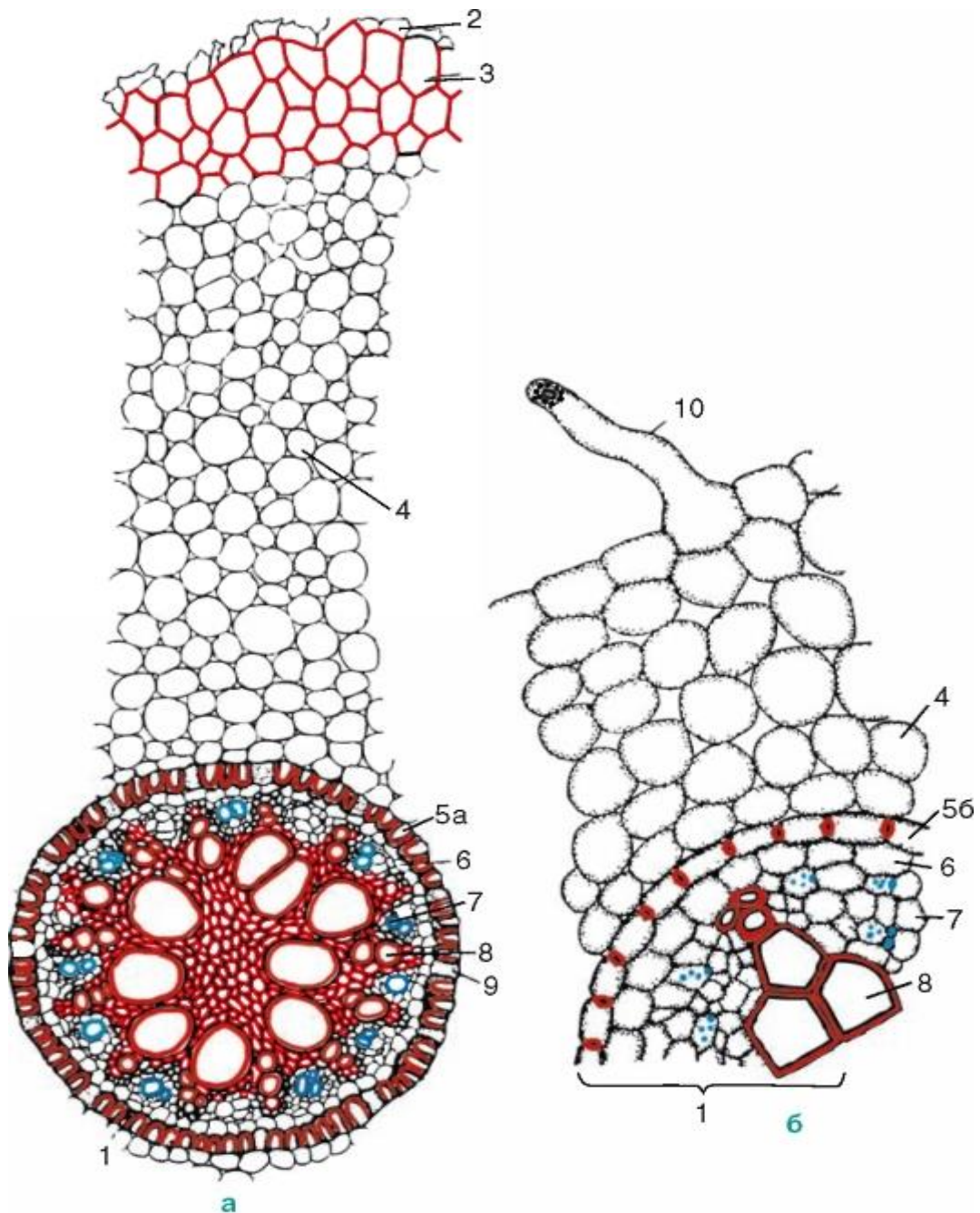


Рис. 3.4. Первичное строение корня однодольного (а) и двудольного (б) растений (поперечные срезы): 1 - центральный (осевой) цилиндр; 2 - остатки эпидермы; 3 - экзодерма; 4 - мезодерма; 5а - эндодерма с подковообразными утолщениями; 5б -

эндодерма с поясками Каспари; 6 - перицикл; 7 - первичная флоэма; 8 - сосуды первичной ксилемы; 9 - пропускные клетки эндодермы; 10 - корневой волосок



Рис. 3.5. Ризодерма корня: 1 - паренхима первичной коры; 2 - экзодерма; 3 - ризодерма с волоском

Внутренний однорядный слой первичной коры представлен *эндодермой*. Клетки эндодермы плотно сомкнуты и почти квадратные в поперечном сечении. В зависимости от степени утолщения клеточной стенки различают два типа эндодермы: эндодерму с *поясками Каспари* (на поперечном срезе они выглядят как *пятна Каспари*) и эндодерму с *подковообразными утолщениями стенок*.

Эндодерма с поясками Каспари - начальный этап формирования эндодермы, при котором утолщению подвергаются лишь ее радиальные стенки за счет отложения веществ, сходных по химическому составу с суберином и лигнином. Эти вещества закрывают в местах своего отложения плазмодесменные каналы, но при этом сохраняется симпластический транспорт веществ.

У многих двудольных и голосеменных растений процесс дифференциации эндодермы поясками Каспари заканчивается. Эндодерма с подковообразными утолщениями стенок развивается чаще у однодольных растений, когда в клетках эндодермы происходит дальнейшее утолщение клеточных стенок за счет отложения суберина. Образуется толстая вторичная клеточная стенка, которая в дальнейшем одревесневает. Неутолщенной остается только наружная клеточная стенка (рис. 3.7).

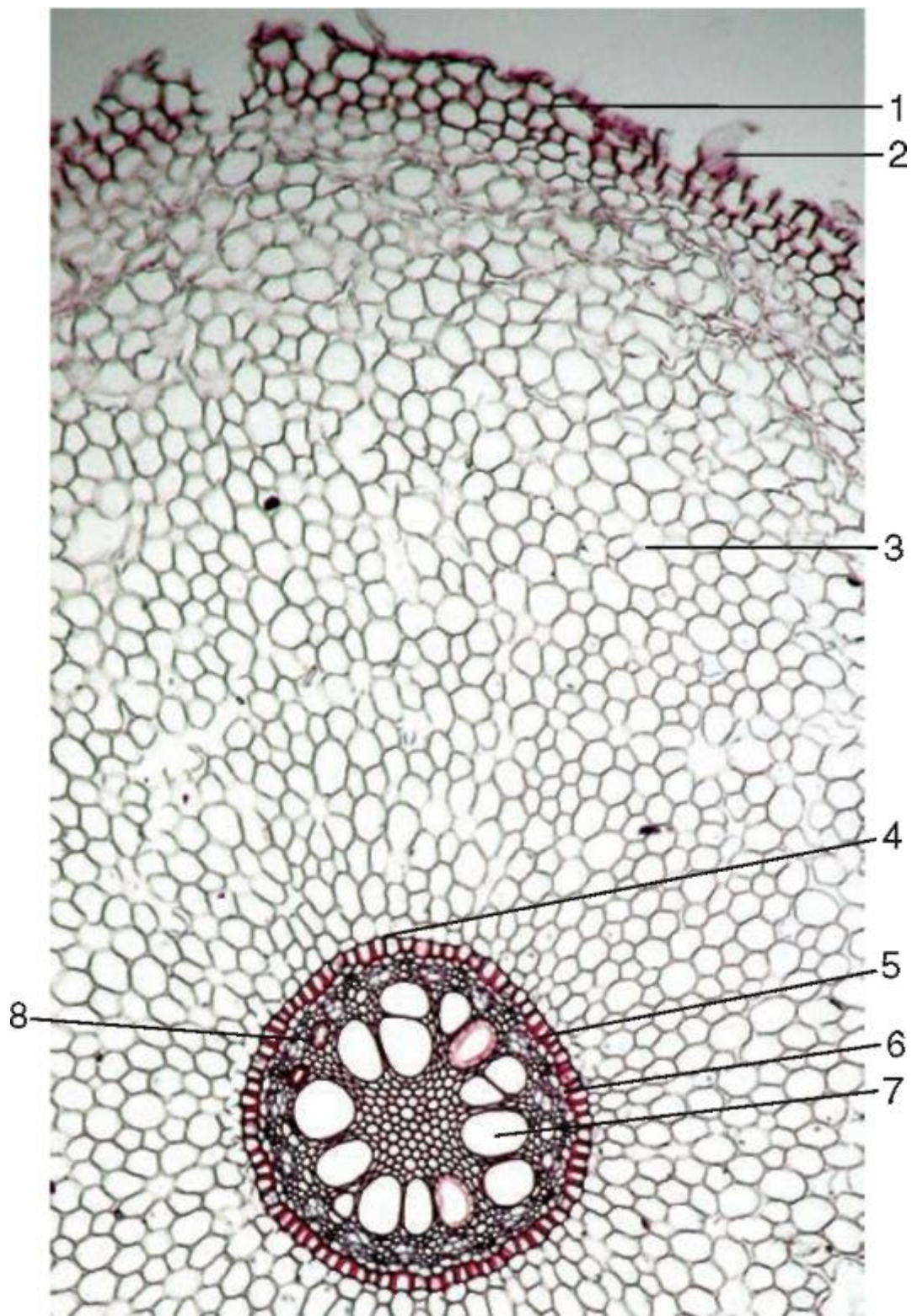


Рис. 3.6. Первичное строение корня ириса (общий план): 1 - экзодерма; 2 - остатки ризодермы; 3 - паренхима первичной коры; 4 - пропускная клетка эндодермы; 5 - эндодерма с подковообразными утолщениями; 6 - перицикл; 7 - сосуды ксилемы; 8 - флоэма

Однако среди толстостенных клеток в эндодерме встречаются клетки с тонкими целлюлозными оболочками - это пропускные клетки. Они обычно расположены напротив лучей ксилемы радиального пучка. Считается, что эндодерма выполняет роль гидравлического барьера, способствуя продвижению минеральных веществ и воды из первичной коры в центральный осевой цилиндр и препятствуя их выходу обратно.

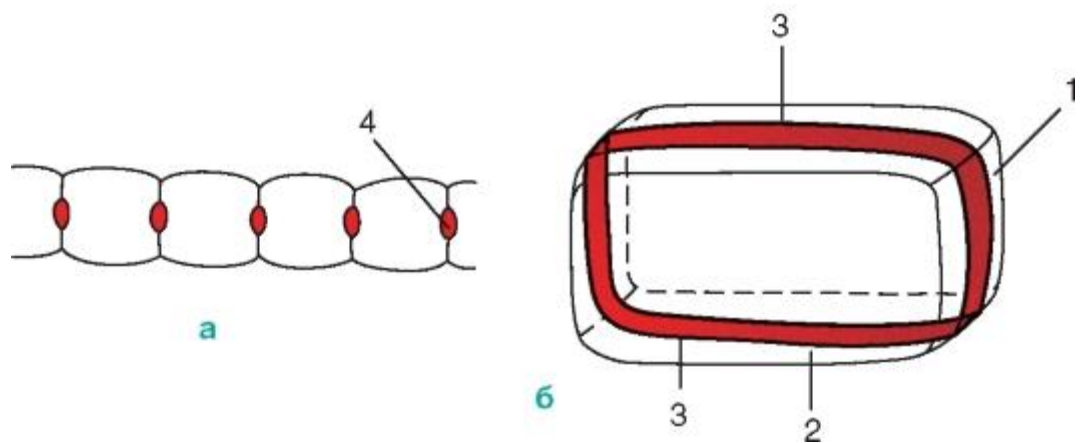


Рис. 3.7. Схема строения клетки эндодермы: а - общий вид; б - поперечный разрез клеток; 1 - поперечная стенка клетки; 2 - продольная радиальная стенка; 3 - пояскас Каспари; 4 - пятна Каспари

Центральный осевой цилиндр начинается с клеток перицикла, который обычно в молодых корнях состоит из живых тонкостенных паренхимных клеток, расположенных в один ряд (может быть и многослойным, например, у грецкого ореха). Клетки перицикла дольше других тканей корня сохраняют свойства меристемы и способность к новообразованиям. Из перицикла образуются боковые корни, поэтому его называют *корнеродным слоем*. Проводящая система корня представлена одним радиальным сосудисто-волокнистым пучком, в котором группы элементов первичной ксилемы чередуются с участками первичной флоэмы. Образованию пучка предшествует заложение прокамбия в виде центрального тяжа. Дифференциация прокамбия в элементы протофлоэмы и протоксилемы происходит экзархно, т.е. от периферии к центру корня. Центростремительно протоксилема сменяется более широкопросветными элементами метаксилемы. У двудольных растений в радиальном пучке могут встречаться один луч ксилемы и один тяж флоэмы - монархный пучок; два луча - диархный; три-, тетра- и пентархные пучки (рис. 3.8). У однодольных растений количество лучей от шести и более - полиархные пучки, представленные лучами первичной ксилемы (рис. 3.9). Корни, в отличие от стеблей, не имеют сердцевины.

У однодольных и споровых архегониальных растений строение корня остается без значительных изменений в течение всей жизни. У голосеменных и двудольных растений на границе зоны всасывания и зоны проведения происходит переход от первичного строения корня к вторичному (табл. 3.1).

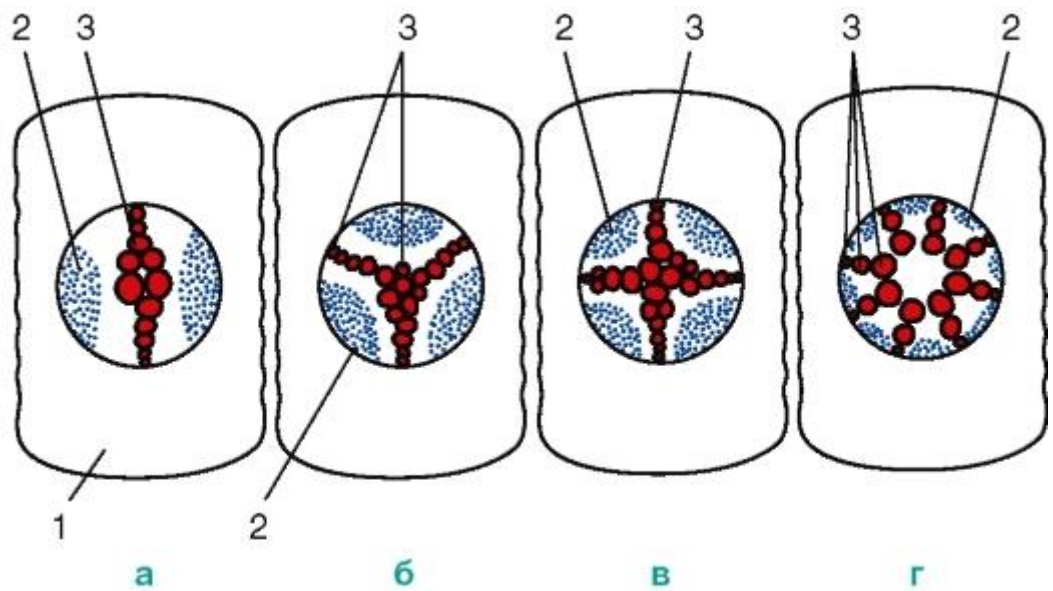


Рис. 3.8. Различные типы строения центрального осевого цилиндра корня (первичное строение): а - диархный; б - триархный; в - тетрархный; г - полиархный. Типы а-в характерны для двудольных, тип г найден у многих однодольных; 1 - участок первичной коры; 2 - первичная флоэма; 3 - первичная ксилема

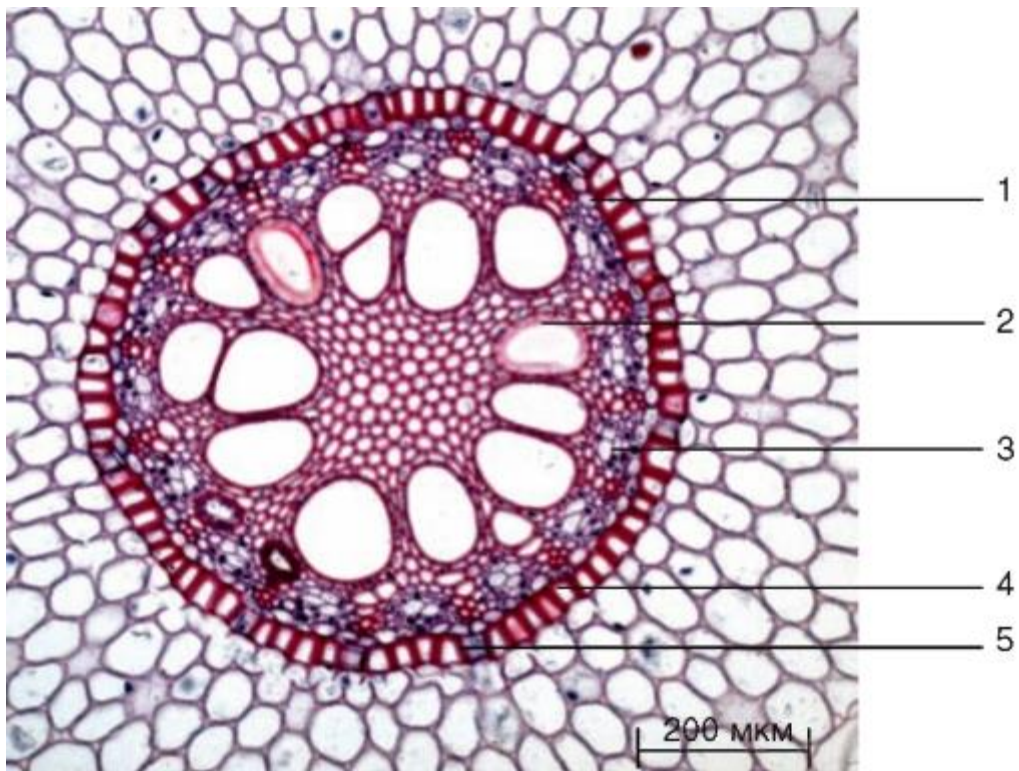


Рис. 3.9. Центр корня первичного строения однодольного растения: 1 - перицикл; 2 - сосуды ксилемы; 3 - флоэма; 4 - эндодерма с подковообразными утолщениями; 5 - пропускные клетки эндодермы

Таблица 3.1. Формирование тканей корня первичного и вторичного строения

АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА	Первичные меристемы	Первичные ткани	Вторичные меристемы	Вторичные ткани
	<i>Дерматоген</i> → (протодерма)	<i>Ризодерма</i> (эпиблема)	—	—
	<i>Периблема</i> →	<i>Первичная кора:</i> экзодерма, мезодерма, эндодерма	—	—
	<i>Плером</i> → (прокамбий)	<i>Центральный осевой цилиндр:</i> первичная флоэма, первичная ксилема, перицикл	Камбий → Феллоген →	Вторичная флоэма Вторичная ксилема Феллема Феллодерма

Вторичное строение корня

В корнях голосеменных и двудольных растений камбий возникает в виде деятельной прослойки (камбиальных дуг) вследствие тангентального деления тонкостенных клеток, расположенных с внутренней стороны от флоэмных тяжей. На поперечном срезе камбий имеет вид однослойных, вогнутых внутрь дуг (рис. 3.10).

Когда дуги камбия достигают перицикла, его клетки тоже начинают делиться, образуя клетки, соединяющие дуги камбия в единое камбиальное кольцо. В функциональном отношении этот слой неоднороден. Между элементами вторичной ксилемы и внутренним слоем вторичной флоэмы находится *пучковый камбий*; части перициклического происхождения, огибающие первичные лучи ксилемы, называют *камбием межпучковым*. Межпучковый камбий образует паренхимные клетки, отходящие от радиальных лучей первичной ксилемы, называемых *сердцевинными лучами*. Поскольку в корнях нет сердцевины, правильнее их называть *паренхимными лучами*.

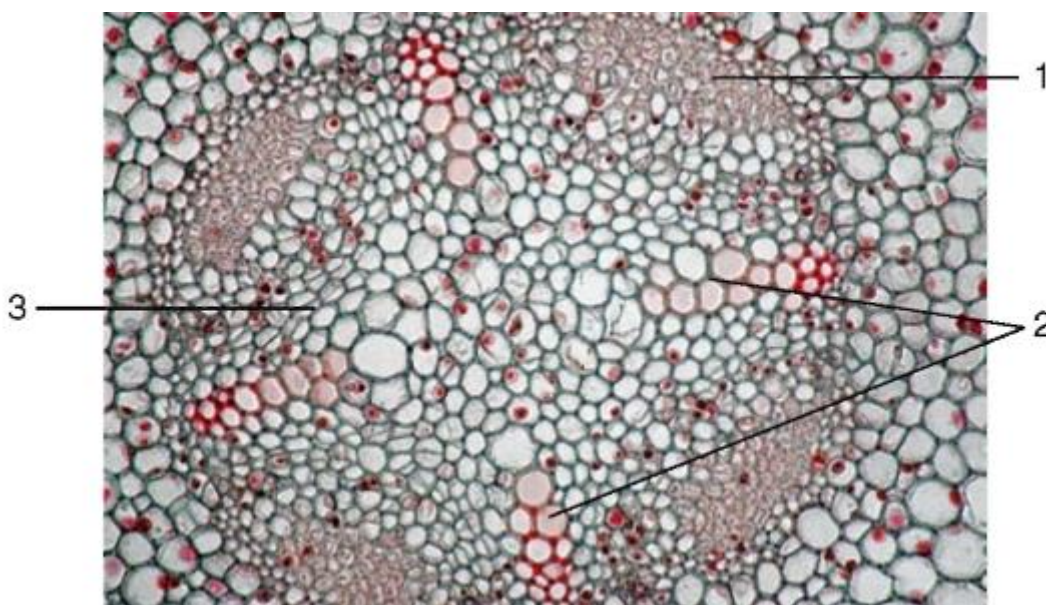


Рис. 3.10. Переход от первичного к вторичному строению корня: 1 - участки флоэмы; 2 - четыре луча ксилемы; 3 - дуги камбия

Паренхимные лучи, образованные межпучковым камбием, изначально представляют собой первичные лучи. Клетки камбия образуют к центру *вторичную ксилему* (древесину), а к периферии - *вторичную флоэму* (луб). Вторичной ксилемы всегда бывает больше, чем вторичной флоэмы, и она оттесняет камбий наружу. При этом дуги камбия сначала выпрямляются, а затем принимают выпуклую форму (рис. 3.11).

Переход от первичного к вторичному строению корня показан на рис. 3.12, 3.13.

Таким образом, в результате деятельности камбия в корне между лучами первичной ксилемы формируются открытые коллатеральные сосудисто-волокнистые пучки, количество которых равно числу лучей первичной ксилемы. Первичная флоэма при этом оттесняется вторичными тканями к периферии и сплющивается (см. рис. 3.13).

В перицикле, кроме межпучкового камбия, может закладываться *феллоген*, дающий начало *перидерме* - вторичной покровной ткани. При тангентальном делении клеток феллогена наружу отделяются клетки пробки, а внутрь - клетки феллодермы. Непроницаемость клеток пробки, пропитанных суберином, служит причиной изоляции первичной коры от центрального осевого цилиндра. Первичная кора при этом постепенно отмирает и сбрасывается. Все ткани, расположенные от перидермы до камбия, входят в понятие «вторичная кора». В самом центре осевого цилиндра сохраняются лучи первичной ксилемы (от одного до пяти), между которыми расположены открытые коллатеральные пучки в количестве, соответствующем лучам первичной ксилемы (см. рис. 3.12, 3.13; рис. 3.14).

Метаморфозы корней

Для корней характерны разнообразные метаморфозы - изменения внешнего вида и приобретение соответствующих дополнительных функций.

Микориза. Это симбиотическое взаимодействие гиф гриба и корневых окончаний растения. Грибы, живущие на корнях растений, используют органические вещества, синтезируемые зеленым растением, и поставляют растению из почвы воду и минеральные вещества. Благодаря сильно разветвленным гифам гриба у растения увеличивается всасывающая поверхность. Однако иногда симбиоз может переходить в паразитизм, например, когда гифы гриба наносят растению вред, угнетая его рост, или когда растение начинает использовать клеточное содержимое гиф гриба, проникших в коровую паренхиму растения.

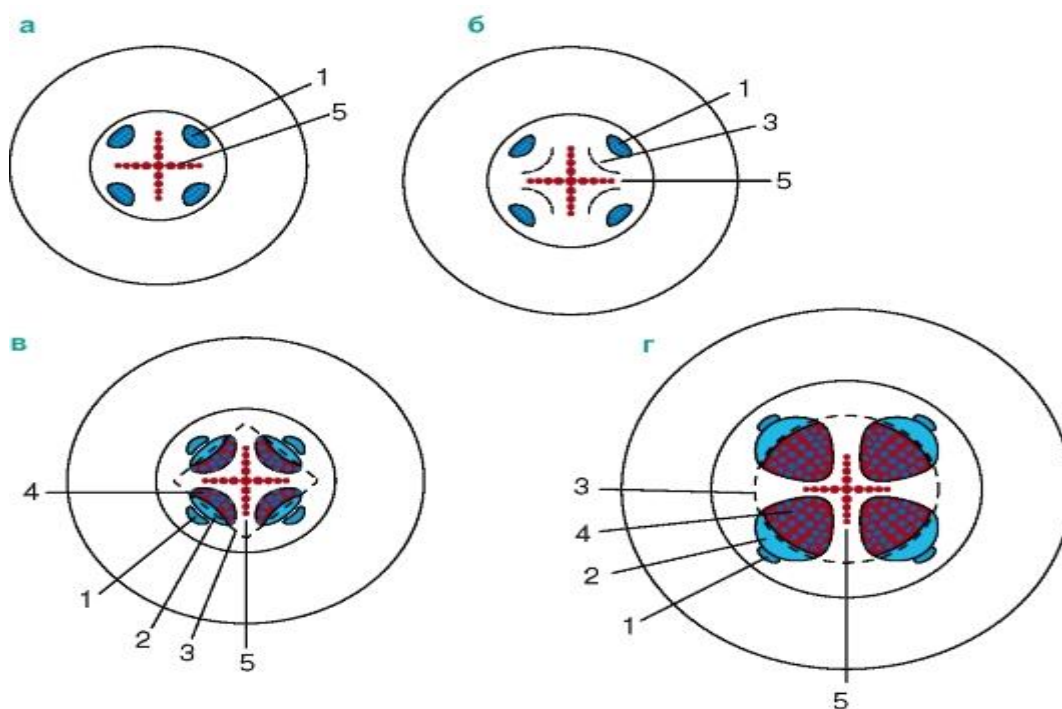


Рис. 3.11. Схема развития вторичного строения корня: а- первичное строение; б - заложение камбия; в - начало образования вторичных коллатеральных пучков; г -

вторичное строение корня; 1 - первичная флоэма; 2 - вторичная флоэма; 3 - камбий; 4 - вторичная ксилема; 5 - первичная ксилема

Клубеньки. Наличие клубеньков характерно для представителей семейства бобовых (люпина, клевера и др.). Клубеньки образуются в результате проникновения через корневые волоски в кору корня бактерий рода *Rhizobium*. Бактерии вызывают усиленное деление паренхимы, которая образует выросты бактериоидной ткани на корне - клубеньки. Кроме того, они фиксируют атмосферный молекулярный азот и переводят его в связанное состояние в виде азотистых соединений, усваиваемых растением. Бактерии, в свою очередь, используют вещества, находящиеся в корнях растения.

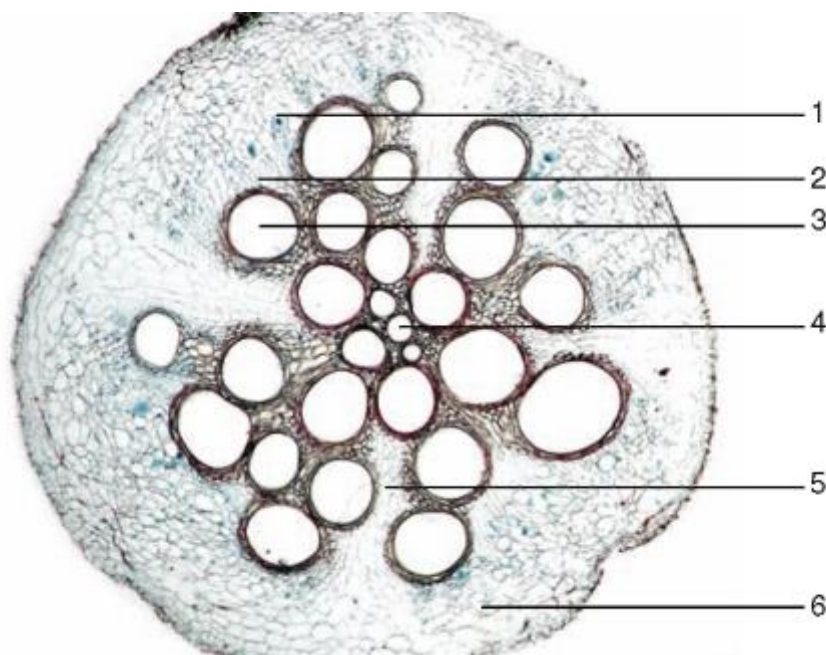


Рис. 3.12. Вторичное строение корня тыквы. Открытый коллатеральный пучок: 1 - флоэма; 2 - камбий; 3 - вторичная ксилема; 4 - лучи первичной ксилемы; 5 - сердцевинный луч; 6 - паренхима вторичной коры

Такой симбиоз очень важен для почв и используется в сельском хозяйстве для их обогащения азотистыми веществами.

Воздушные корни. У многих тропических травянистых растений, живущих на деревьях (здесь они получают необходимое количество солнечного света), образуются воздушные корни, которые свободно свисают и способны усваивать влагу в виде дождя и росы. На их поверхности образуется своеобразная покровная ткань - *веламен* в виде многослойной ткани, клетки которой имеют спиральные или сетчатые утолщения.

Корневые клубни. У многих двудольных и однодольных растений в результате метаморфозы придаточных корней образуются корнеклубни (чистяка весеннего, любки двулистной, ятрышника пятнистого и т.д.).

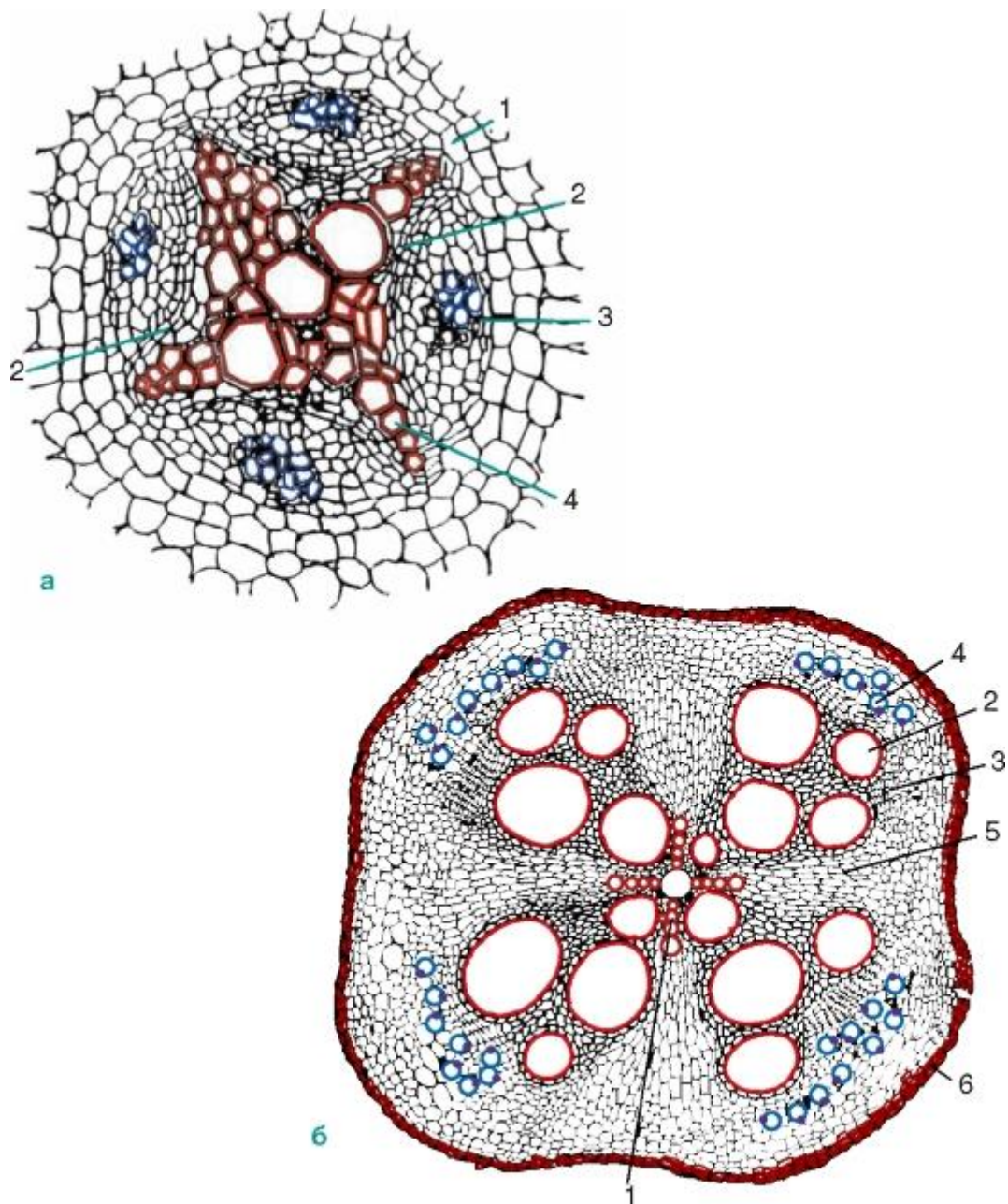


Рис. 3.13. Заложение камбиального кольца и вторичное строение корня двудольного растения (поперечные срезы): а - *камбиальное кольцо* : 1 - внутренние слои первичной коры; 2 - эндодерма; 3 - перицикл; 4 - камбий; 5 - первичная флоэма; 6 - первичная ксилема; б- *строение корня тыквы*: 1 - остаток первичной ксилемы; 2 - сосуды и трахеиды вторичной ксилемы; 3 - камбий; 4 - вторичная флоэма; 5 - сердцевинный луч; 6 - покровная ткань (пробка)

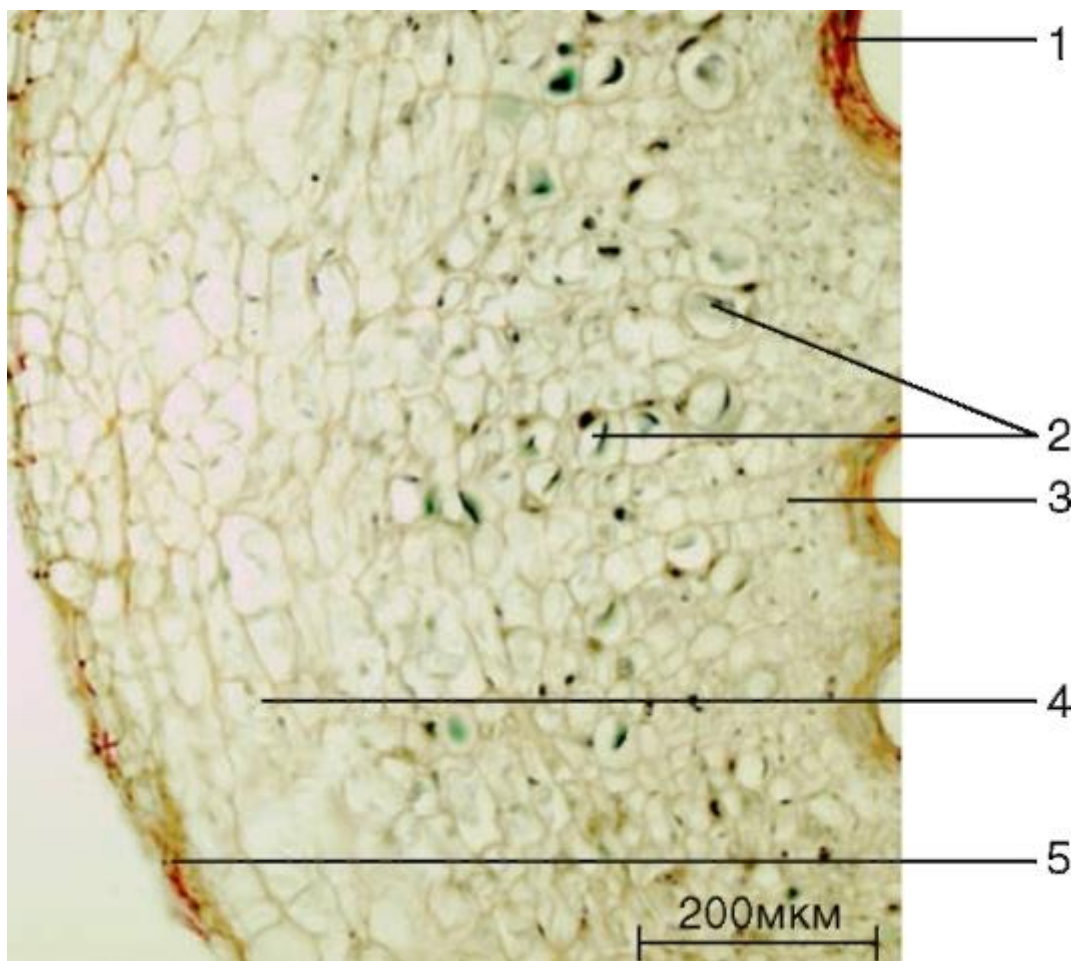


Рис. 3.14. Периферическая часть вторичного строения корня тыквы: 1 - сосуды ксилемы; 2 - ситовидные трубки с клетками-спутницами флоэмы; 3 - камбий; 4 - паренхима вторичной коры; 5 - перидерма

Корневые клубни имеют ограниченный рост и приобретают овальную или веретеновидную форму. Такие клубни выполняют запасную функцию, а поглощение почвенных растворов за них выполняют хорошо ветвящиеся всасывающие корни. У некоторых растений, таких как георгин, лилейник, корнеклубни выполняют запасную функцию только в определенной части (базальной, срединной) а остальная часть клубня имеет типичное строение корня.

Такие корнеклубни могут выполнять как запасную, так и всасывающую функции.

Корнеплоды. В образовании корнеплода могут участвовать различные части растения, например, разросшаяся базальная часть главного корня, утолщенный гипокотиль и др. Короткокорнеплодные сорта представителей семейства капустных (редис, репа) имеют плоский или округлый клубень, большая часть которого представлена разросшимся гипокотилем. Такие корнеплоды имеют вторичное анатомическое строение при диархной первичной ксилеме и хорошо развитой вторичной ксилеме, выполняющей запасную функцию (рис. 3.15, 3.16). Клубень длиннокорнеплодных сортов представителей семейства сельдерейных(моркови, пастернака, петрушки) состоит из утолщенной базальной части главного корня (рис. 3.17). Эти корнеклубни также имеют диархную первичную ксилему, но запасную функцию выполняет разросшаяся вторичная флоэма (рис. 3.18). Корнеплод свеклы имеет поликамбиальное строение, которое достигается многократным заложением камбиальных колец соответственно многокольцевому расположению проводящих тканей (рис. 3.19).

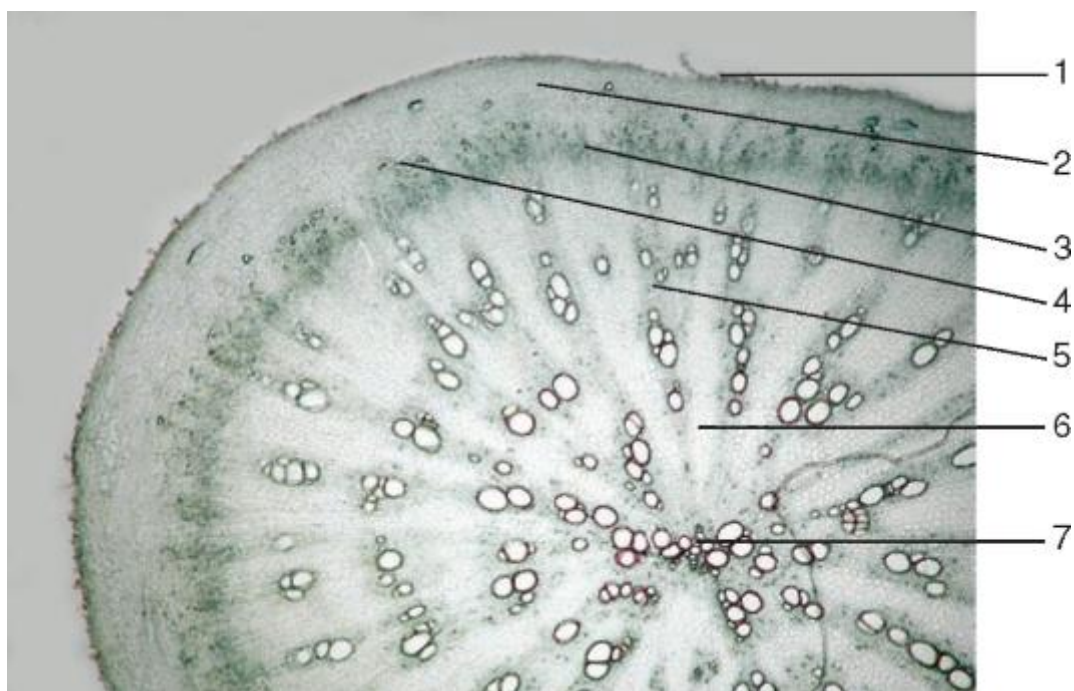


Рис. 3.15. Вторичное строение корня редьки: 1 - перидерма; 2 - паренхима вторичной коры; 3 - флоэма; 4 - камбий; 5 - разросшаяся вторичная ксилема; 6 - сердцевинный луч; 7 - два луча первичной ксилемы

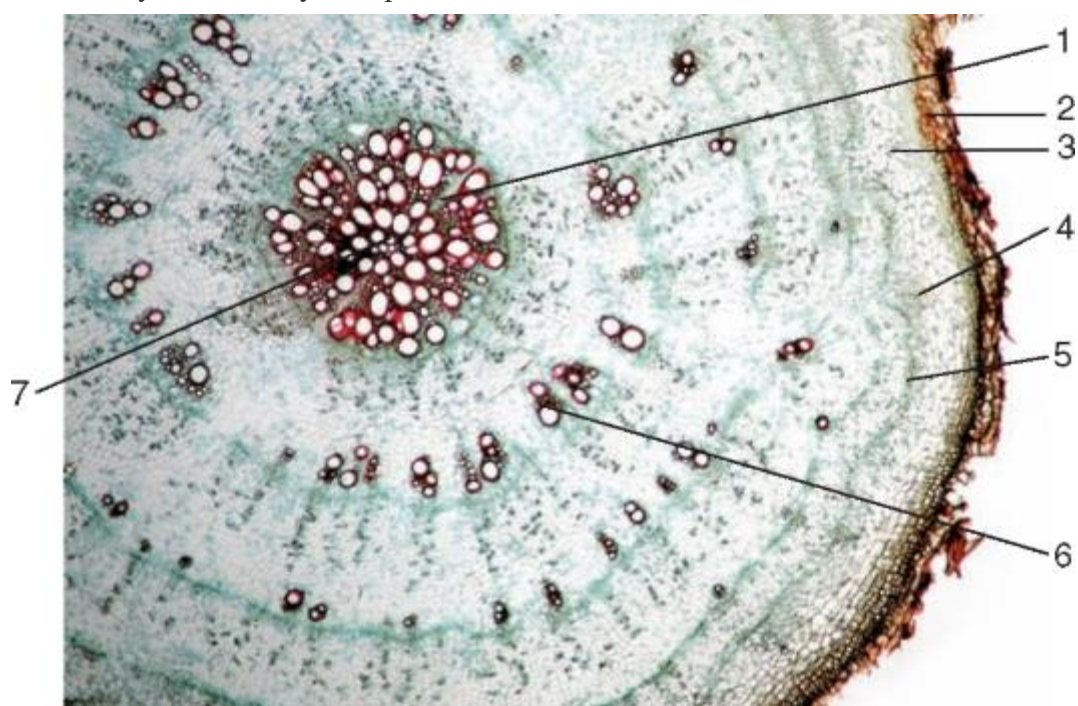


Рис. 3.16. Вторичное строение корня свеклы: 1 - сердцевинный луч; 2 - перидерма; 3 - паренхима вторичной коры; 4 - флоэма; 5 - камбиальное кольцо; 6 - разросшаяся вторичная ксилема; 7 - лучи первичной ксилемы

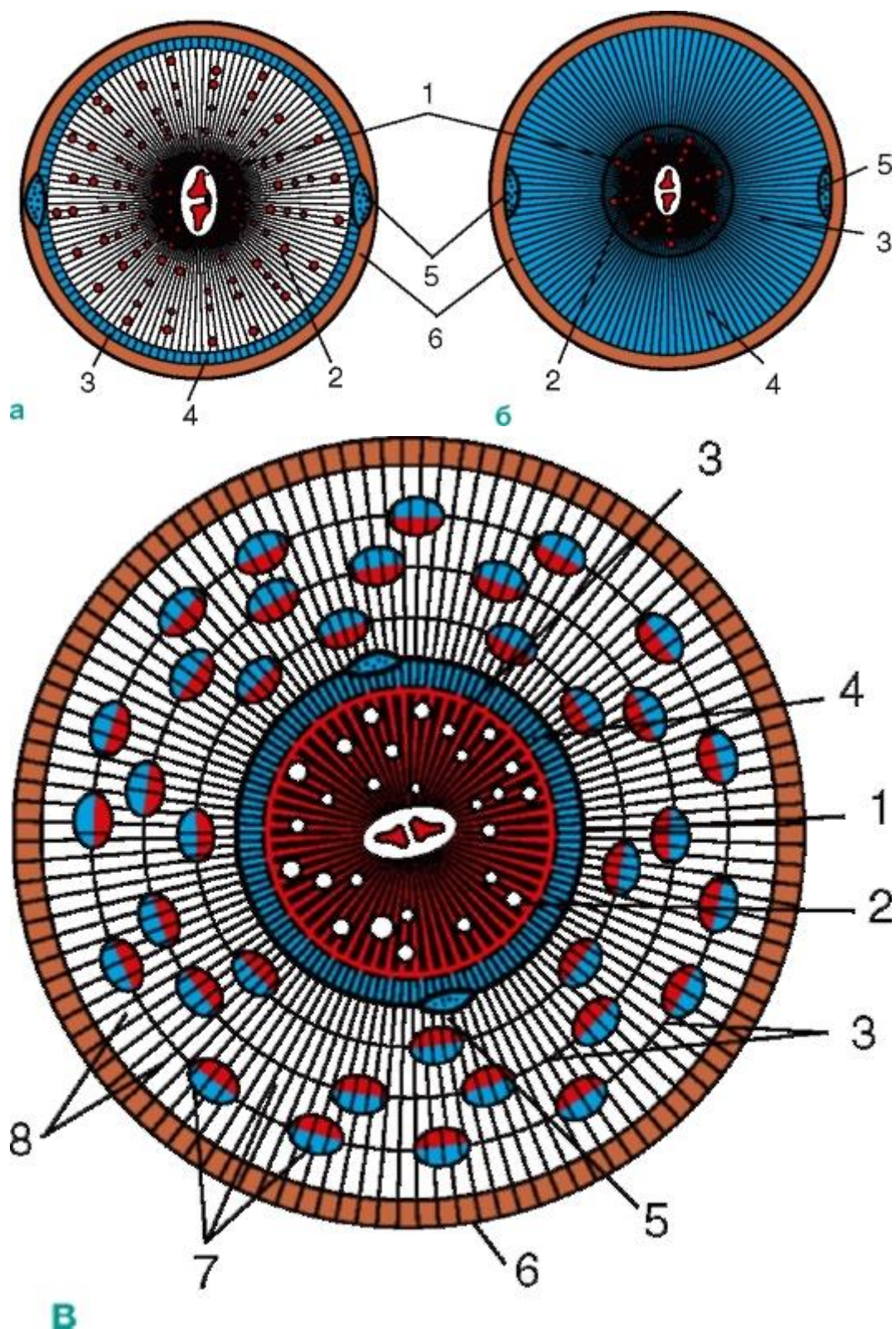


Рис. 3.17. Схема строения корнеплодов: а - редьки; б - моркови; в - свеклы; 1 - первичная ксилема; 2 - вторичная ксилема; 3 - камбий; 4 - вторичная флоэма; 5 - первичная флоэма; 6 - перидерма; 7 - проводящие пучки; 8 - запасаящая паренхима

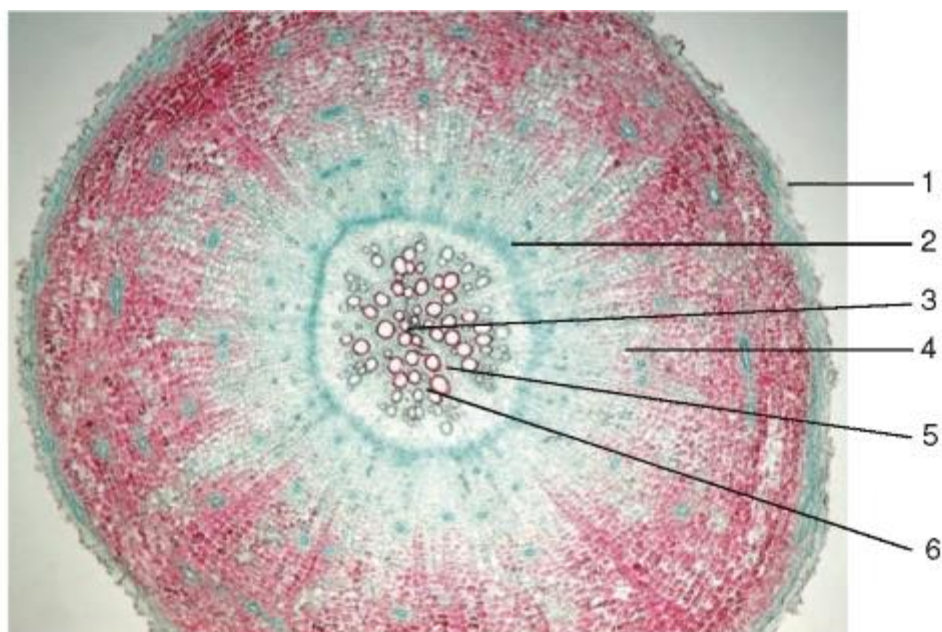


Рис. 3.18. Вторичное строение корня петрушки: 1 - перидерма; 2 - камбий; 3 - первичная ксилема; 4 - флоэма; 5 - сердцевинный луч; 6 - вторичная ксилема

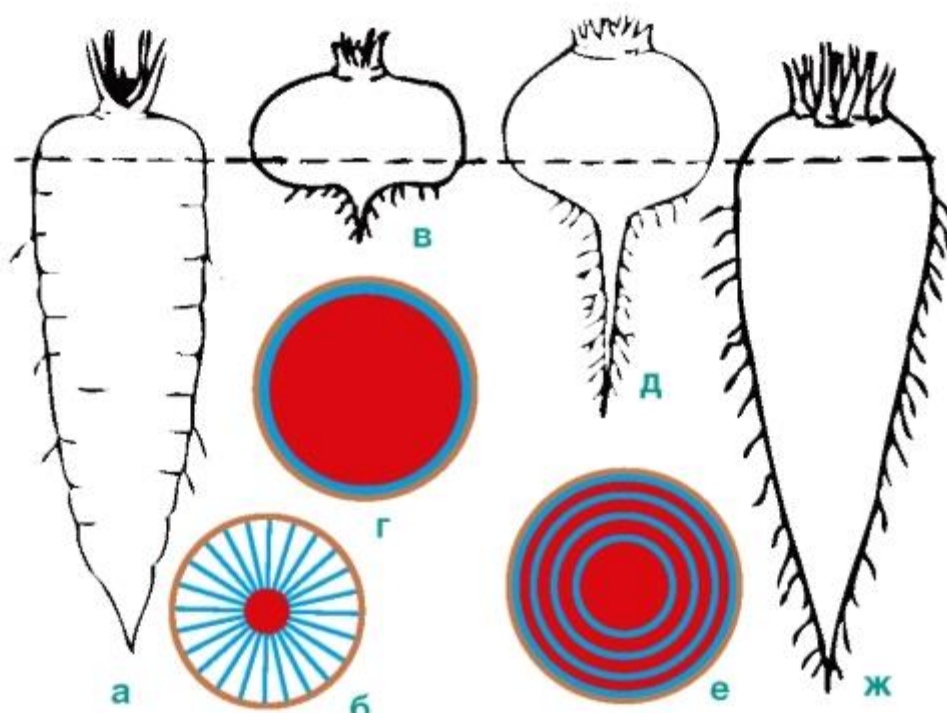


Рис. 3.19. Корнеплоды моркови (а, б), репы (в, г), свеклы(д, е, ж). На поперечных срезах (б, г, е) ксилема показана красным. Пунктирной линией обозначена граница стебля и корня

ПОБЕГ И СИСТЕМА ПОБЕГОВ

Общая характеристика побега и почки

Побегом называют стебель с листьями и почками. В более узком значении под побегом понимают однолетний неразветвленный стебель с листьями и почками, развившийся из почки или семени. Он представляет собой один из основных органов высших растений. Побег развивается из почечки зародыша, или пазушной почки. Таким образом, почка - зачаточный побег. Функция побега состоит в воздушном питании

растения. Видоизмененный побег - в виде цветка (или спороносного побега) - выполняет функцию размножения.

Основные органы побега - стебель и листья, формирующиеся из меристемы конуса нарастания и обладающие единой проводящей системой (рис. 3.20). Участок стебля, от которого отходит лист (или листья), называют *узлом*, а расстояние между узлами - *междоузлем*. В зависимости от длины междоузлия каждый повторяемый узел с междоузлем называют *метамером*. Как правило, метамеров вдоль оси побега бывает много, т.е. побег состоит из серии метамеров. В зависимости от длины междоузлий побеги бывают удлинненными (у большинства древесных растений) и укороченными (например, у яблони). У таких травянистых растений, как одуванчик, земляника, подорожник, укороченные побеги представлены в виде прикорневой розетки.

Стеблем называют орган, представляющий собой ось побега и несущий на себе листья, почки и цветки. Основные функции стебля - опорная, проводящая, запасающая; кроме того, он представляет собой орган вегетативного размножения. Через стебель осуществляется связь между корнями и листьями. У некоторых растений только стебель выполняет функцию фотосинтеза (хвоща, кактуса). Главная внешняя черта, отличающая побег от корня, - наличие листьев.

Лист - плоский боковой орган, отходящий от стебля и обладающий ограниченным ростом. Основные функции листа:

- фотосинтез;
- газообмен;
- транспирация.

Угол между листом и вышележащим участком стебля называют *листовой пазухой*.

Почка - зачаточный, но еще не развившийся побег. В классификацию почек положены различные признаки. По составу и функциям различают вегетативные, вегетативно-генеративные (смешанные) и генеративные почки (рис. 3.21). *Вегетативная* почка состоит из конуса нарастания стебля, зачатков листьев, зачатков почек и почечных чешуй. В *смешанных* почках заложен ряд метамеров, а конус нарастания трансформируется в зачаточный цветок или соцветие. *Генеративные*, или *цветочные*, почки имеют только зачаток соцветия (вишня) или одиночный цветок.

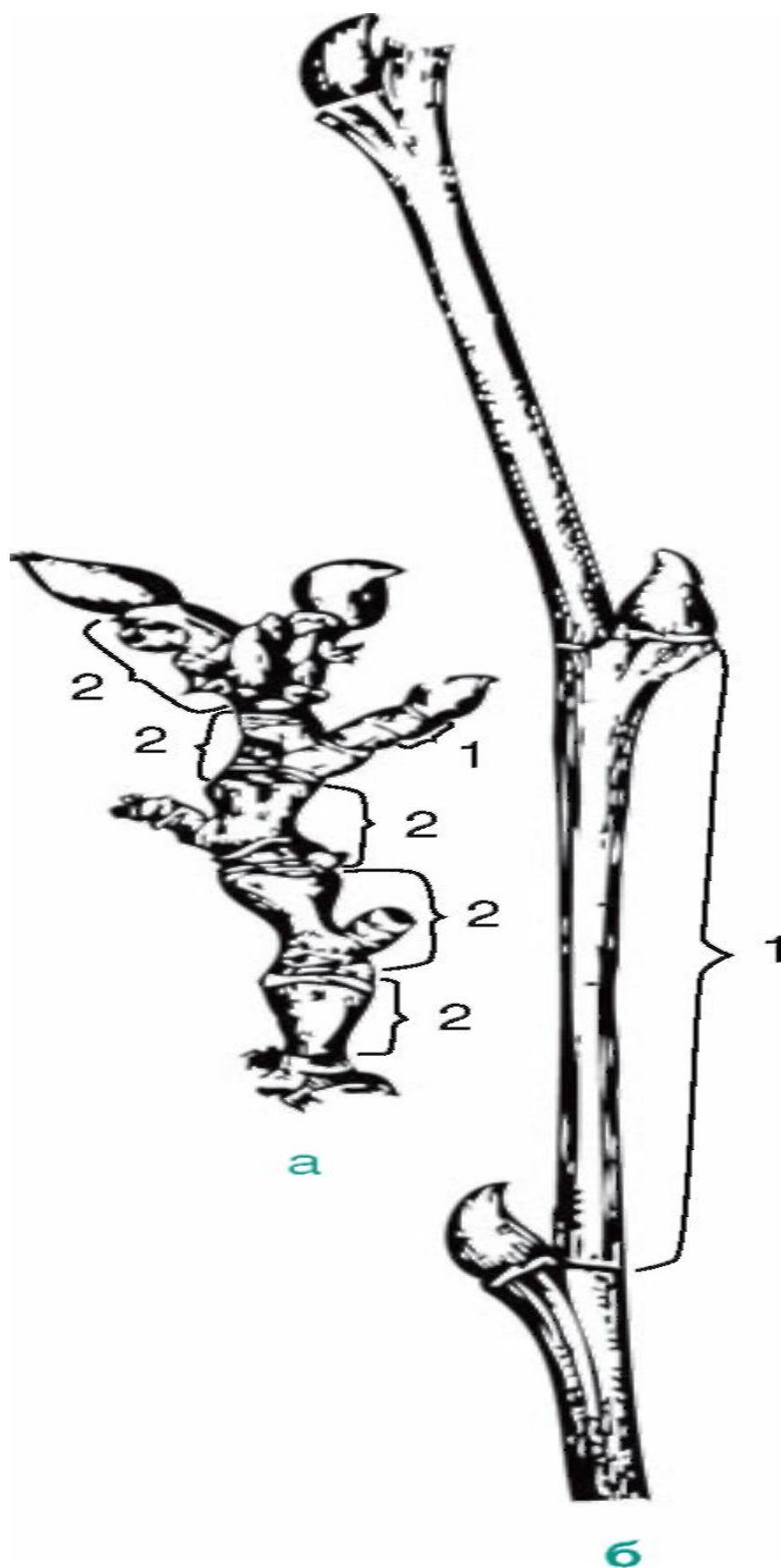


Рис. 3.20. Основные части побега. Укороченный (а) и удлинённый (б) побеги платана восточного: 1 - междуузлие; 2 - годовичные приросты

По наличию защитных чешуй почки бывают закрытыми и открытыми (рис. 3.22). *Закрытые* почки имеют кроющие чешуи, защищающие их от иссушения и колебания температур окружающей среды (у большинства растений наших широт). Закрытые почки могут впадать на зиму в состояние покоя, поэтому их еще называют *зимующими*. *Открытые* почки - голые, без защитных чешуй. Конус нарастания у них защищен зачатками срединных листьев (у крушины ломкой, древесных пород тропиков и субтропиков, водных цветковых растений). Почки, из которых весной образуются побеги, называют почками *возобновления*.

По месторасположению на стебле почки бывают верхушечными и боковыми (пазушными). За счет *верхушечной* почки осуществляется рост основного побега в длину, а за счет *боковых* почек - ветвление побега. Если верхушечная почка отмирает, в рост трогается боковая почка. Генеративная верхушечная почка после разворачивания верхушечного цветка или соцветия больше не способна к верхушечному росту.

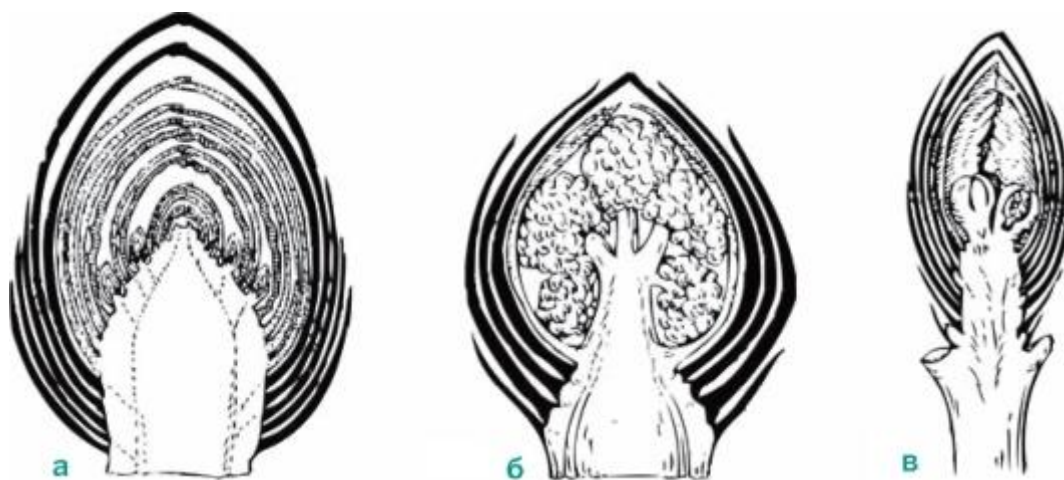


Рис. 3.21. Различные типы закрытых почек: а - вегетативная (дуб); б - вегетативно-генеративная (бузина); в - генеративная (вишня)

Пазушные почки закладываются в пазухах листьев и дают боковые побеги следующего порядка. Пазушные почки имеют такое же строение, что и верхушечные. Конус нарастания представлен первичной меристемой, защищен зачаточными листочками, в пазухах которых лежат пазушные почки. Многие пазушные почки находятся в состоянии покоя, поэтому их также называют *спящими* (или *глазками*). При повреждении верхушечных почек (животными, при обмерзании или обрезке) в рост трогаются спящие почки, дающие, например, волчки, которые в садоводстве называют водяными побегами. Их, как правило, удаляют, поскольку они забирают много питательных веществ.

Придаточные почки развиваются обычно на корнях. У древесных и кустарниковых растений из них возникает корневая поросль.

Разворачивание побега из почки

Первый побег растения формируется при прорастании семени из зародышевого побега. Это *главный* побег, или побег *первого* порядка. Все последующие метамеры главного побега образуются из зародышевой почки. Из боковых пазушных почек главного побега формируются *боковые* побеги второго, а в дальнейшем и третьего порядка. Так формируется система побегов (главного и боковых побегов второго и последующих порядков).

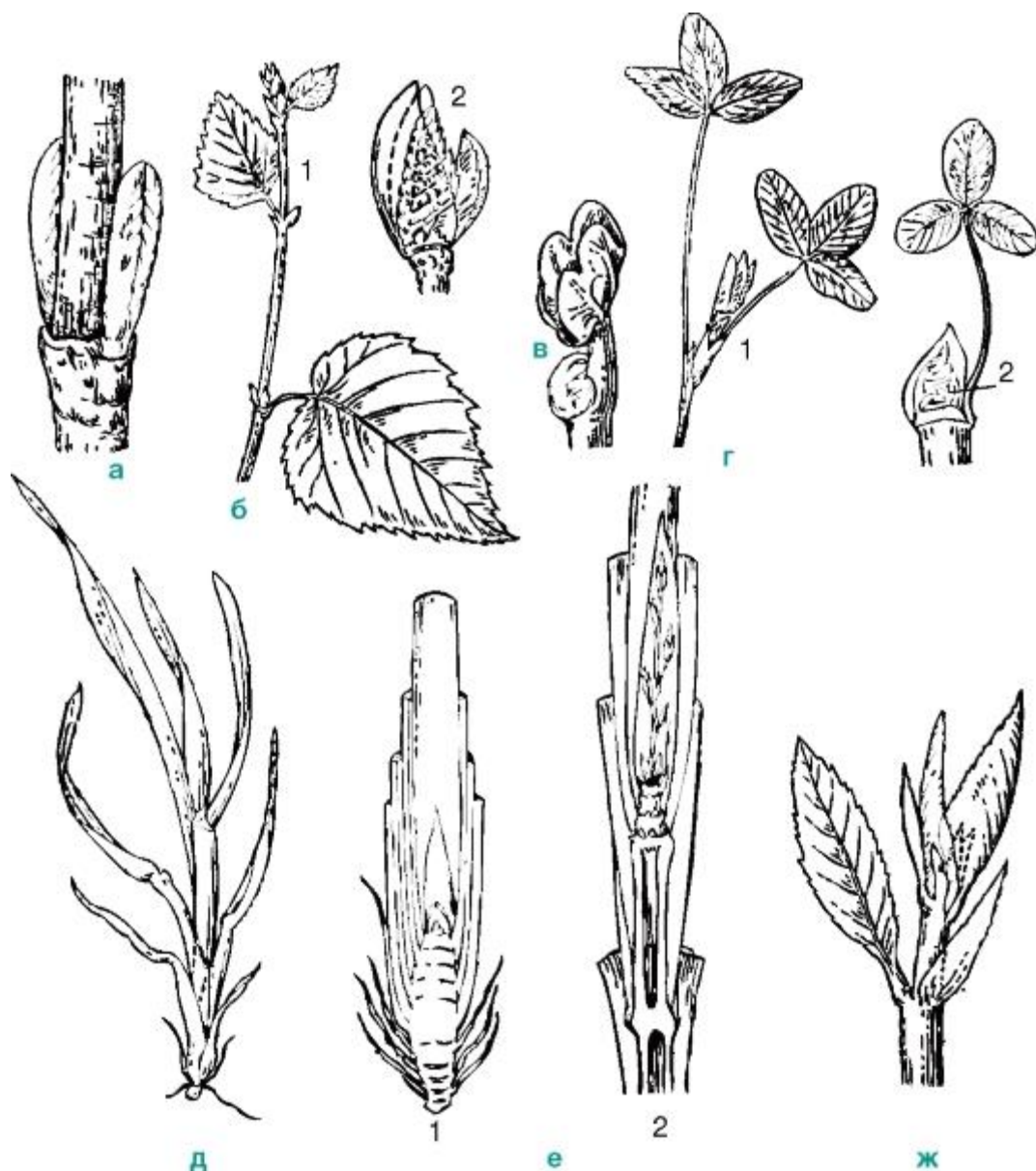


Рис. 3.22. Строение открытых почек: а - зимующие почки калины гордовины; б - береза, кончик растущего побега (1) и его верхушечная почка (2); в - почка настурции; г - почка клевера, общий вид (1) и схема внутреннего строения (2); д - побег злака; е - схема продольного разреза его верхушечной почки, вегетативной (1) и вегетативно-генеративной (2); ж - черемуха, кончик растущего побега

Превращение почки в побег начинается с открытия почки, появления листьев и роста междоузлий. Почечные чешуи быстро подсыхают и опадают в начале разворачивания почки. У основания побега от них часто остаются рубцы - так называемые почечные кольца, которые хорошо заметны у многих деревьев и кустарников. По числу почечных колец можно подсчитать возраст ветви. Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называются *годовыми* побегами, или *годовым приростом*.

В нарастании побега в длину и толщину участвует ряд меристем. *Рост в длину* происходит за счет верхушечной и вставочной меристем, а *в толщину* - за счет боковых меристем (камбия и феллогена). На начальных этапах развития формируется первичная анатомическая структура стебля, сохраняющаяся у однодольных растений в течение всей их жизни. У древесных двудольных и голосеменных растений в результате деятельности вторичных образовательных тканей довольно быстро из первичной структуры формируется вторичное строение стебля.

Листорасположение

Листорасположение - порядок размещения листьев на оси побега (рис. 3.23).
Различают несколько вариантов листорасположения:

- *очередное*, или *спиральное*, - от каждого узла стебля отходит один лист (береза, дуб, яблоня, горох);
- *супротивное* - на каждом узле прикреплены друг против друга два листа (клен);
- *накрест супротивное* - разновидность супротивного, когда супротивно расположенные листья одного узла находятся во взаимно перпендикулярной плоскости другого узла (яснотковые, гвоздичные);
- *мутовчатое* - от каждого узла отходят три листа и более (вороний глаз, ветреница).

Характер ветвления побега

Ветвление побега у растений необходимо для увеличения площади соприкосновения со средой - водной, воздушной и почвенной (рис. 3.24).
Различают следующие виды ветвления побега:

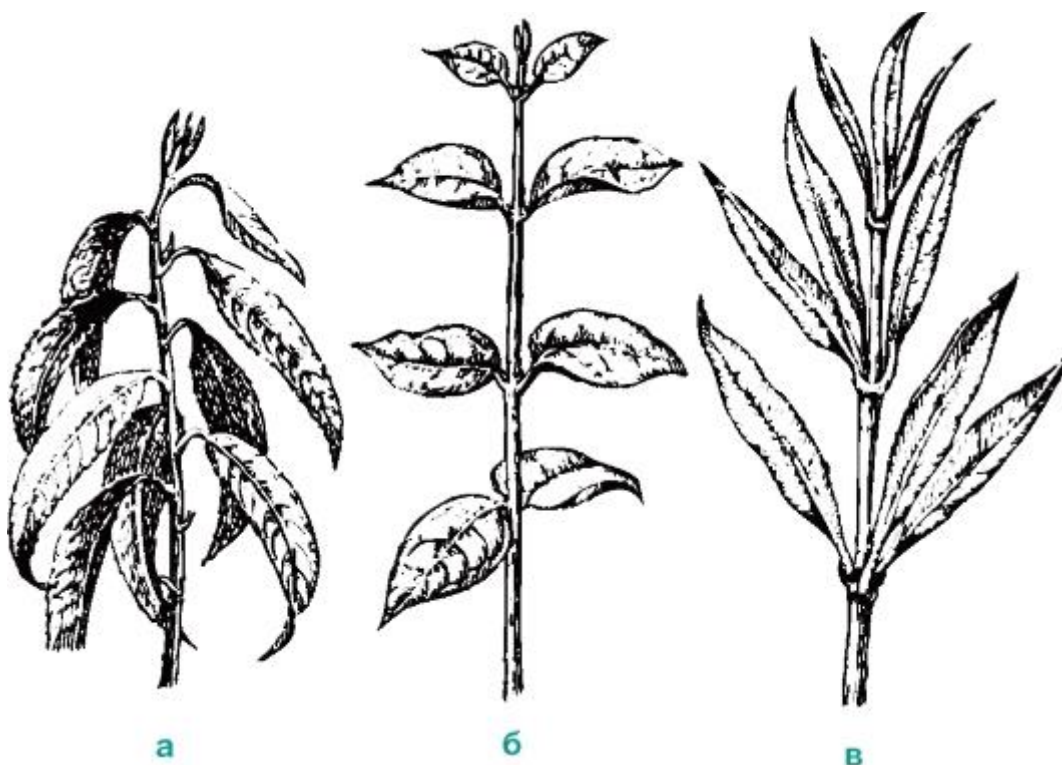


Рис. 3.23. Листорасположение: а - очередное (персик обыкновенный); б - супротивное (бирючина овальнолистная); в - мутовчатое (олеандр)

- *моноподиальное* - длительное время сохраняется рост побега за счет верхушечной меристемы (ель);
- *симподиальное* - ежегодно верхушечная почка отмирает, а рост побега продолжается за счет ближайшей боковой почки (береза);
- *ложнодихотомическое* (при супротивном листорасположении, вариант симподиального) - верхушечная почка отмирает, а рост идет за счет двух ближайших боковых почек, расположенных ниже апекса (клен);
- *дихотомическое* - конус нарастания верхушечной почки (апекс) делится надвое (плаун, маршанция и т.д.).

По расположению в пространстве различают побеги:

- *прямостоячий*;
- *приподнимающийся* - в гипокотильной части развивается в горизонтальном направлении, а в дальнейшем растет вверх, как прямостоячий;
- *стелющийся* - растет в горизонтальном направлении, параллельно поверхности земли;

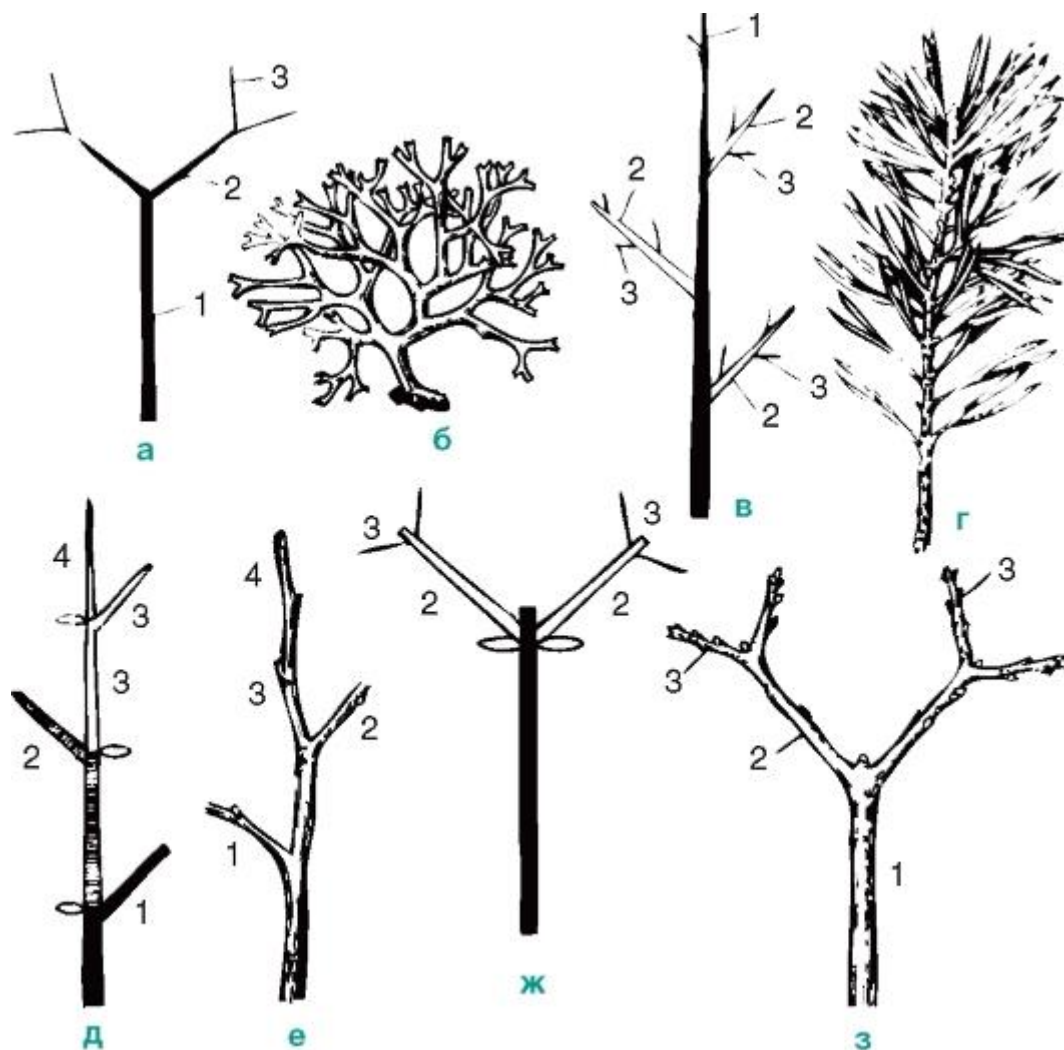


Рис. 3.24. Типы ветвления побегов: *верхушечное дихотомическое*: а - схема; б - водоросль (диктиота); *боковое моноподиальное*: в - схема; г - ветка сосны; *боковое симподиальное по типу монохазия*: д - схема; е - ветка черемухи; *ложнодихотомическое*: ж - схема; з - ветка сирени; 1-4 - оси первого и последующих порядков

- *ползучий (усы)* - если на стелющемся стебле имеются пазушные почки, которые укореняются, в узлах таких побегов образуются придаточные корни (традесканция) или усы-столоны, заканчивающиеся прикорневой розеткой и дающие начало дочерним растениям (земляника);

- *вьющийся* - обвивает дополнительную опору, поскольку в нем плохо развиты механические ткани (вьюнок);

- *цепляющийся* - растет так же, как и вьющийся, вокруг дополнительной опоры, но с помощью специальных приспособлений - усиков (видоизмененной части сложного листа).

Метаморфозы побегов

Видоизменение побегов произошло в процессе длительной эволюции в результате приспособления к выполнению специальных функций. Например, корневища, клубни и луковицы, будучи запасными побегами, часто выполняют функцию вегетативного размножения. Видоизменения побега способны также служить органом прикрепления (усики) и средством защиты (колючки).

Видоизменения подземных побегов

К этим видоизменениям побегов относят корневище, клубень, луковицу и клубнелуковицу (рис. 3.25).

Корневище (папоротник, ландыш) - многолетний подземный побег, имеющий редуцированные листья в виде бесцветных или бурых мелких чешуек, в пазухе которых лежат почки.

Клубень (картофель) - метаморфоз побега с ярко выраженной запасной функцией стебля, наличием чешуевидных листьев, которые быстро отшелушиваются, и почек, формирующихся в пазухах листьев и называемых глазками. *Столony* - однолетние подземные недолговечные корневища, на которых образуются клубни.

Луковица - укороченный побег, стеблевую часть которого называют *донцем*. В луковице различают два типа видоизмененных листьев: листья с чешуевидными сочными основаниями, запасными воду с растворенными в ней питательными веществами (главным образом сахарами), и листья сухие, покрывающие луковицу снаружи и выполняющие защитную функцию. Из верхушечной и пазушных почек вырастают фотосинтезирующие надземные побеги, а на донце образуются придаточные корни. Различают два типа луковиц:

1) у лука репчатого монолит луковицы образован разросшимися основаниями зеленых листьев, содержащих воду и питательные вещества;

2) у лилии монолит луковицы представлен видоизмененными бесцветными чешуевидными листьями, также содержащими запасные вещества.

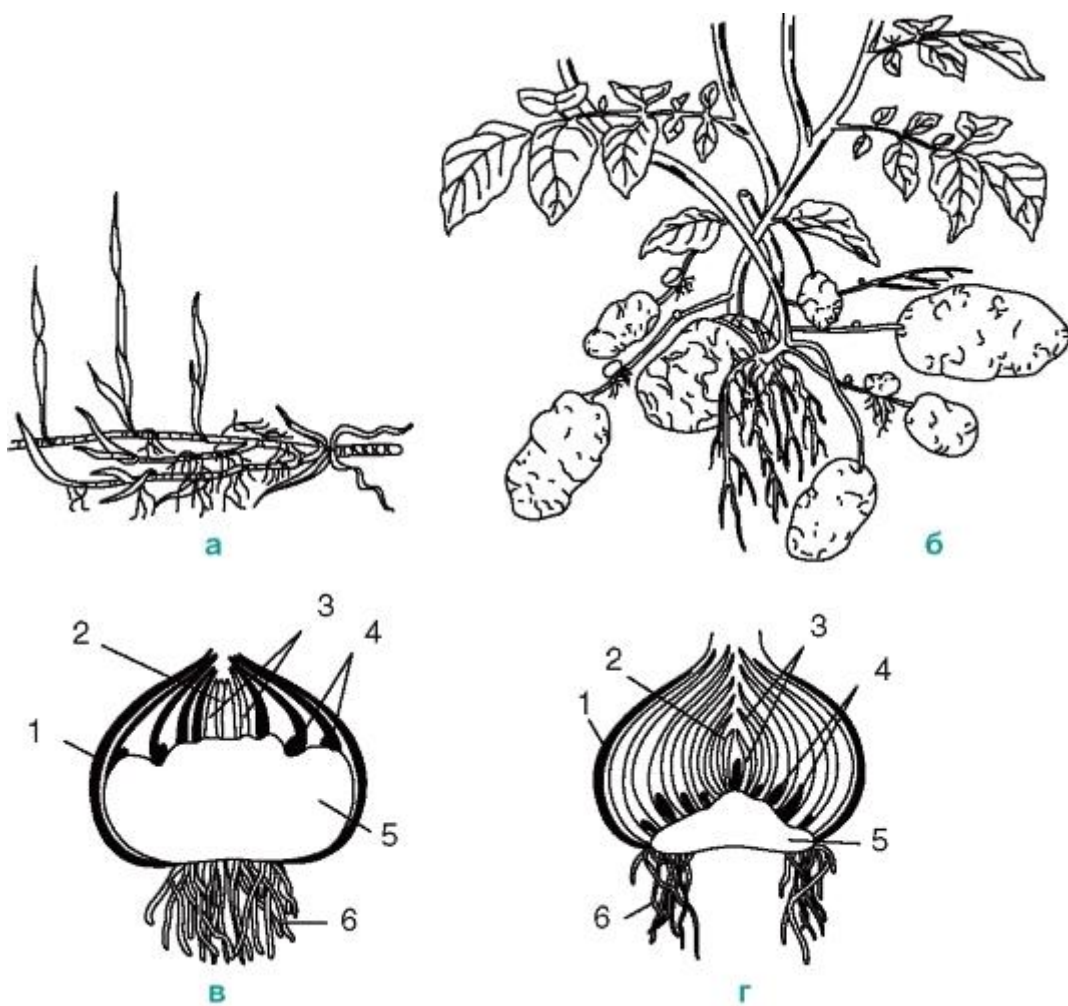


Рис. 3.25. Подземные видоизменения побега: а - корневище; б - клубень; в - клубнелуковица (продольный разрез); г - луковица (продольный разрез); 1 - отмершие чешуи; 2 - зачаток цветоносного побега; 3 - листья будущего вегетативного периода; 4 - почки; 5 - укороченный стебель (у луковиц - донце); 6 - придаточные корни

Клубнелуковица (гладиолус) - видоизмененная луковица с разросшимся донцем, образующим клубень, покрытый основаниями зеленых листьев. Зеленые листья высыхают и образуют пленчатые чешуи.

Видоизменения надземных побегов

К этим видоизменениям относят колючки, усики, кладодии и филлокладии (рис. 3.26).

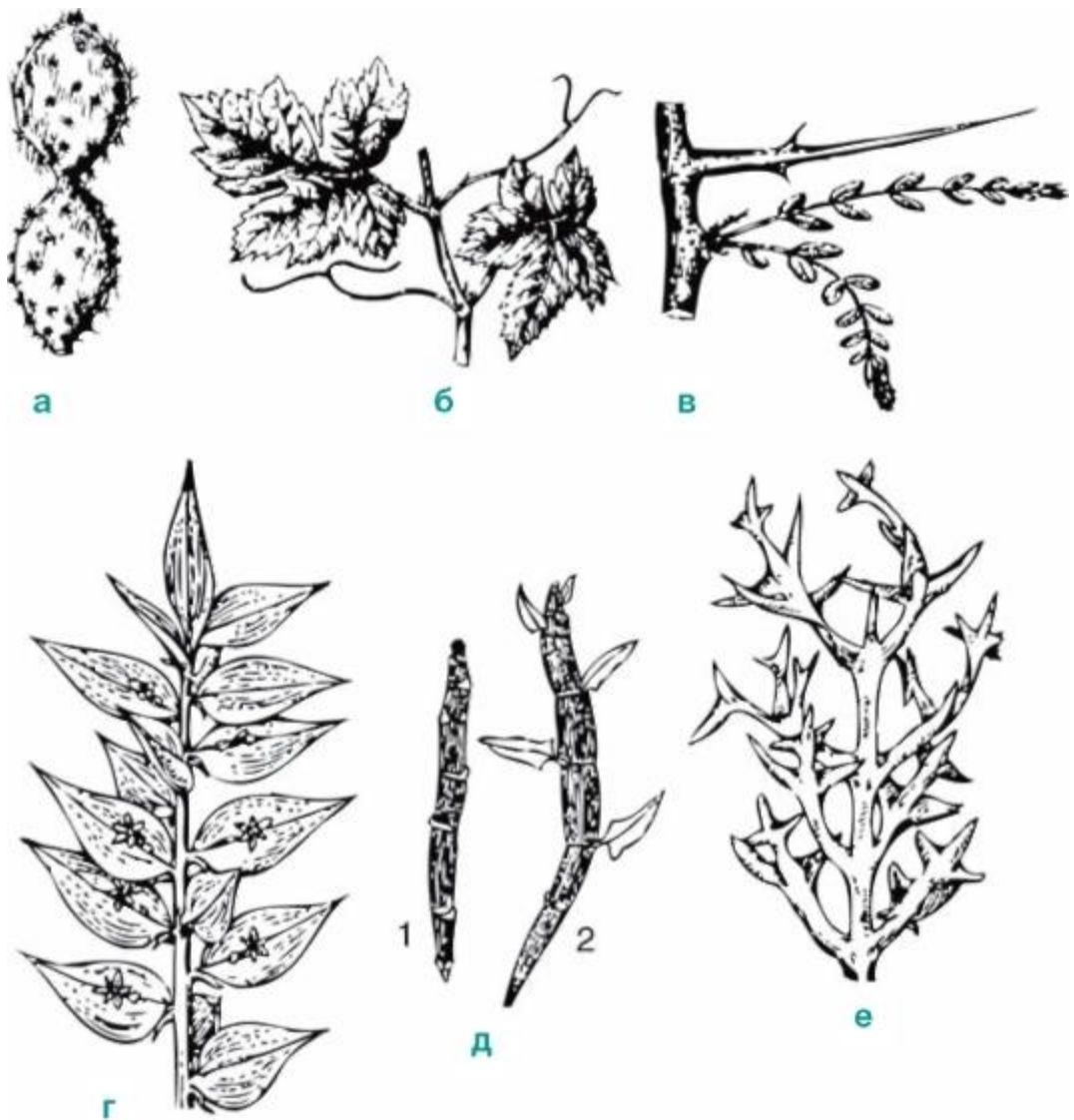


Рис. 3.26. Надземные видоизменения побега: а - мясистый побег кактуса с редуцированными листьями; б - усы-прищепки винограда (видоизмененные соцветия); в - колючка гледичии; г - филлокладии иглицы; д - кладодии мюленбекии: 1 - в нормальных условиях, 2 - при повышенной влажности; е - кладодии коллереи

Колючки побегового происхождения выполняют главным образом защитную функцию. Они могут образовываться вследствие превращения бокового побега в острие - колючку. У таких растений, как дикая яблоня, терн, алыча, концы ветвей оголены, заострены и превращены в колючки, торчащие во все стороны и предохраняющие плоды и листья от поедания животными. У представителей семейства рутовых (лимона, апельсина, грейпфрута) в колючку полностью превращается специализированный боковой побег. У таких растений в пазухе листа есть одна крупная прочная колючка. Многие виды боярышника имеют множественные колючки - видоизмененные укороченные побеги, развивающиеся из пазушных почек нижней части однолетних побегов.

Усики характерны для растений, которые не могут самостоятельно поддерживать вертикальное (ортотропное) положение, и поэтому всегда образуются в пазухе листа. Неветвящаяся прямая часть усика представляет собой первое междоузлие пазушного побега, а закручивающаяся часть соответствует листу. У одних представителей семейства тыквенных (огурца, дыни) усики простые, неветвящиеся, а у других (арбуза, тыквы) - сложные, образующие 2-5 ветвей.

Кладодии и филлокладии - уплощенные видоизмененные побеги, выполняющие функцию листьев.

Кладодии - боковые побеги, сохраняющие способность к длительному росту и находящиеся на зеленых плоских длинных стеблях (опунция).

Филлокладии - уплощенные боковые побеги, имеющие ограниченный рост, поскольку верхушечная меристема быстро дифференцируется в постоянные ткани. Побеги филлокладиев зеленые, плоские, короткие, внешне часто напоминают листья (иглица). У представителей рода Спаржа филлокладии имеют нитевидную, линейную или игловидную форму.

ФОРМИРОВАНИЕ ТКАНЕЙ СТЕБЛЯ

Формирование тканей стебля первичного строения

В 1924-1928 гг. немецкие ученые Дж. Будар и А. Шмидт разработали теорию роста стебля (теорию туники и корпуса), отличающуюся от гистогенной теории Р. Ганштейна (от греч. *histos* - ткань и *genos* - род, происхождение). Согласно этой теории, в конусе нарастания стебля покрытосеменных растений выделяются две зоны: наружная - *туника* и внутренняя - *корпус*. Туника состоит из нескольких слоев клеток, чаще из двух, которые делятся перпендикулярно поверхности органа. Самый поверхностный ее слой дает начало протодерме, из которой в дальнейшем развивается эпидерма, покрывающая листья и стебли. Внутренний слой (или слой туники) образует все ткани первичной коры.

Иногда внутренние слои туники могут образовывать только наружную часть первичной коры. В таком случае происхождение внутренней части первичной коры связано с корпусом.

Это свидетельствует об отсутствии резкой границы между туникой и корпусом. Теория туники и корпуса объясняет и формирование органов побега: листьев и пазушных почек. Так, зачатки листьев закладываются во втором слое туники, а пазушные почки - в корпусе.

Развитие стебля осуществляется за счет дифференциации клеток туники и корпуса - первичных меристем. Из них образуются первичная покровная ткань - эпидерма, первичная кора и центральный осевой цилиндр (табл. 3.2).

Таблица 3.2. Структура меристем стебля

АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА	Первичная меристема	Первичная ткань	Вторичная меристема	Вторичная ткань
	Протодерма →	Эпидерма		—
	Основная меристема	Первичная кора →	Феллоген	Феллема
		Паренхима сердцевинны		Феллодерма
		Камбий межпучковый →	Паренхима сердцевинных лучей	
Прокамбий →	Первичная проводящая система	Камбий →	Вторичная проводящая система	

Первичное строение стебля формируется за счет деятельности первичных меристем апекса. В первичном строении выделяют три анатомотопографические зоны:

- 1) покровную ткань;
- 2) первичную кору;

3) центральный осевой цилиндр (рис. 3.27, 3.28).

Поверхность стебля однодольных растений покрыта однослойной эпидермой, которая впоследствии покрывается кутикулой. Непосредственно под эпидермой расположена первичная кора. Она представлена однородными клетками хлорофиллоносной паренхимы, граничащей со склеренхимой перициклического происхождения центрального осевого цилиндра. Перициклическая склеренхима придает растению прочность. Иногда хлорофиллоносная паренхима отсутствует, и тогда перициклическая склеренхима располагается сразу под эпидермой.

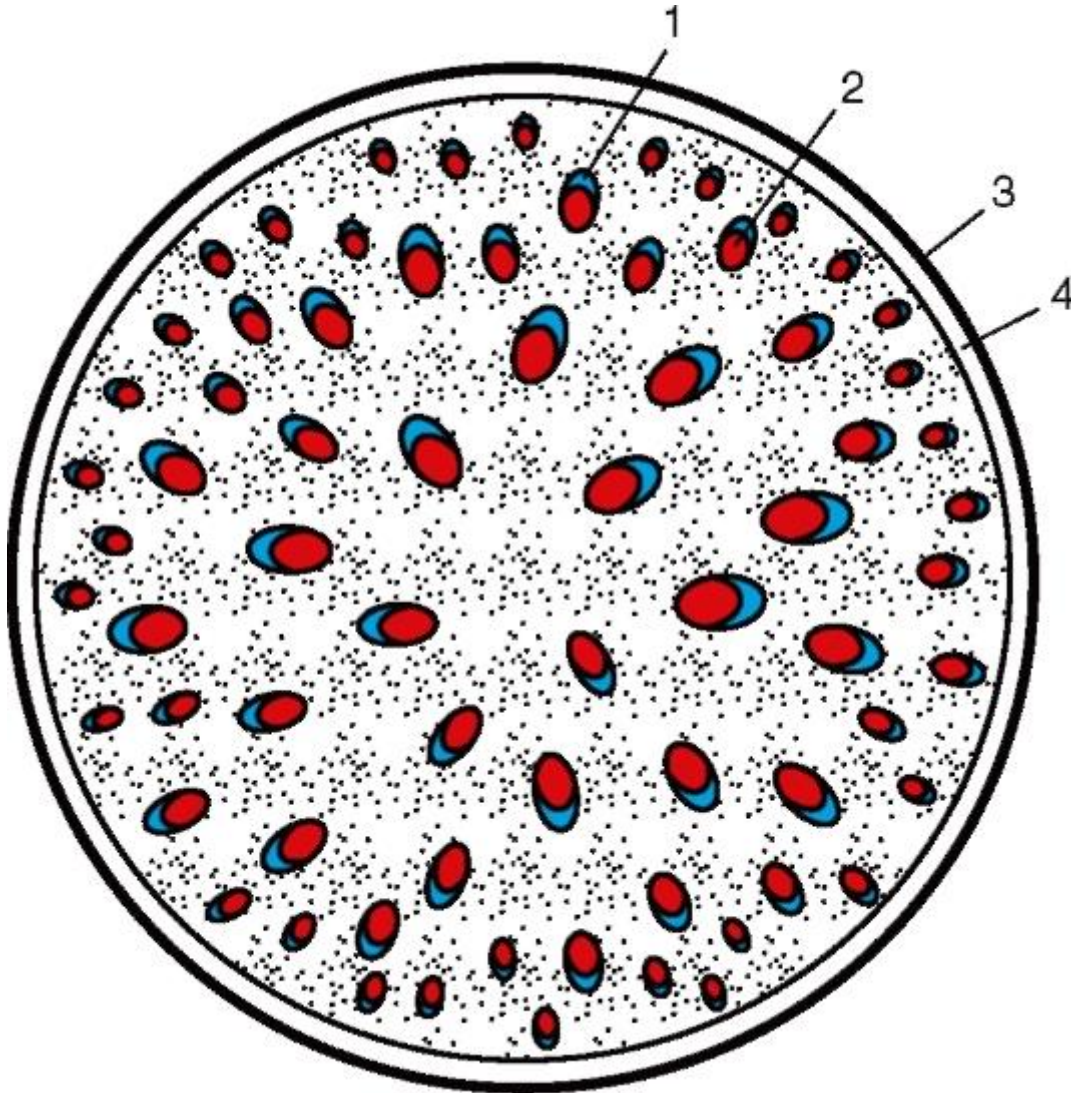


Рис. 3.27. Схема строения стебля однодольного растения: 1 - флоэма; 2 - ксилема; 3 - эпидерма; 4 - механическое кольцо

Весь центральный осевой цилиндр пронизан изолированными сосудисто-волокнистыми пучками, которые образуются за счет деятельности прокамбия. Дифференциация клеток прокамбия происходит центростремительно: флоэма формируется от периферии пучка к его центру, а ксилема - навстречу ей. У однодольных растений прокамбий полностью дифференцируется в первичные проводящие элементы (у двудольных растений прокамбиальные клетки в центре пучка формируют камбий). Форма пучков на поперечном срезе овальная: к периферии стебля расположены элементы первичной флоэмы, а к центру - первичной ксилемы. У стеблей однодольных растений формируются пучки коллатерального типа, всегда закрытые, поэтому стебель к дальнейшему утолщению не способен. Сформировавшиеся сосудисто-волокнистые пучки на срезе расположены беспорядочно в центральном осевом цилиндре. Как правило, пучки

оказаны склеренхимой, максимальное количество которой сосредоточено возле поверхности стебля. От периферии к центру стебля размер пучков увеличивается. Пространство между пучками занято запасующей или основной паренхимой (рис. 3.29, 3.30). Клетки основной паренхимы крупные, среди них могут быть межклетники.

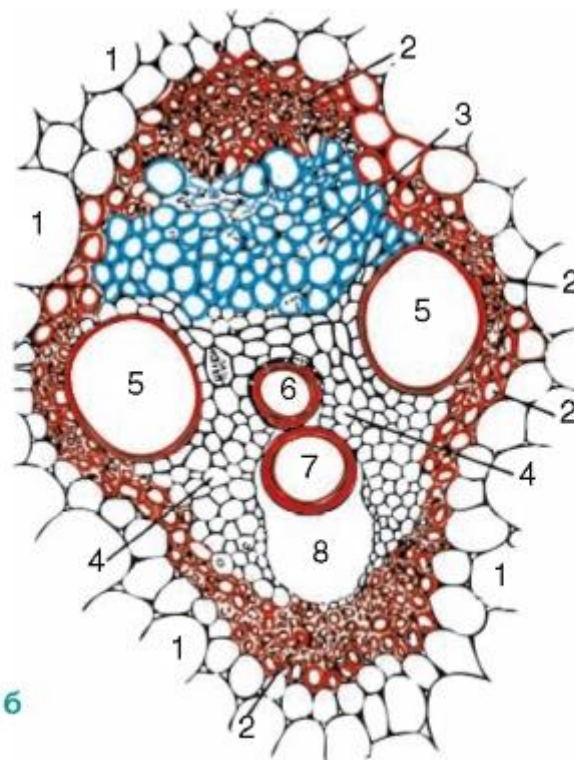
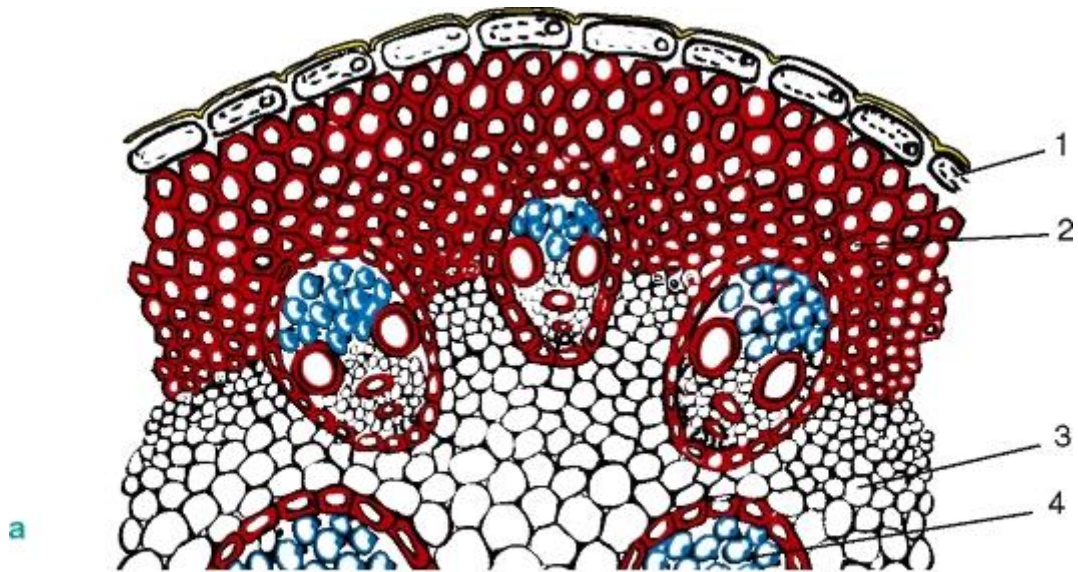


Рис. 3.28. Поперечные срезы: а - стебля кукурузы: 1 - эпидерма; 2 - склеренхима; 3 - основная паренхима; 4 - закрытый коллатеральный пучок; б - закрытого сосудисто-волокнистого пучка кукурузы: 1 - тонкостенная паренхима стебля; 2 - склеренхима; 3 - луб (флоэма); 4 - древесинная паренхима; 5 - сетчатые сосуды; 6 - кольчато-спиральный сосуд; 7 - кольчатый сосуд; 8 - воздушная полость

Для однодольных растений, в отличие от двудольных, нехарактерно наличие сердцевины в центре стебля, хотя может быть развита центральная воздушная полость (например, у стеблей злаков - соломина) (рис. 3.31, 3.32). Соломина - особый тип стебля с полыми междоузлиями и узлами между ними (рис. 3.33).

В зрелой солоmine ржи, пшеницы и других злаков эпидерма и хлорофиллоносная паренхима, утратившие хлоропласты, подвергаются одревеснению. Это происходит к моменту созревания зерна для придания механической прочности стеблю, который приобретает в этот период вместо зеленой желтую окраску. Пучки расположены в два слоя в шахматном порядке и окружены склеренхимой. Внутренние пучки более крупные, наружные мелкие, и их склеренхимная обкладка сливается с периферической склеренхимой, образуя кольцо механической ткани.

Для стеблей однодольных растений характерны:

- сохранение у травянистых однодольных растений первичного строения в течение всей жизни;
- слабовыраженная первичная кора;
- разбросанное расположение сосудисто-волокнистых пучков (по спирали);

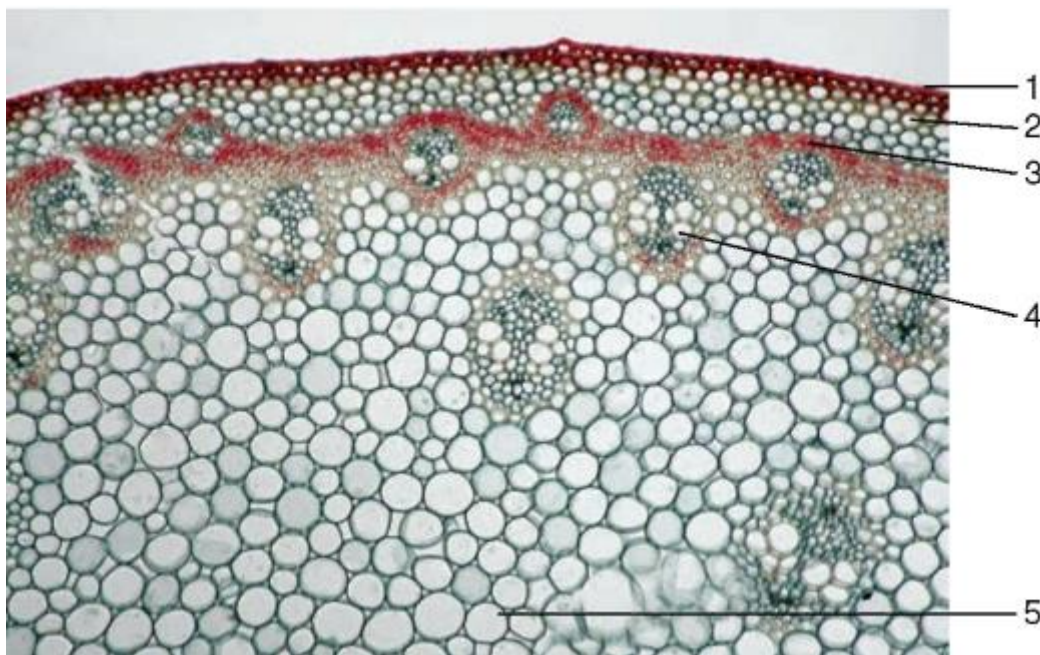


Рис. 3.29. Стебель однодольного растения (купены): 1 - одревесневшая эпидерма; 2 - паренхима первичной коры; 3 - периферическая склеренхима; 4 - закрытый коллатеральный пучок; 5 - основная паренхима

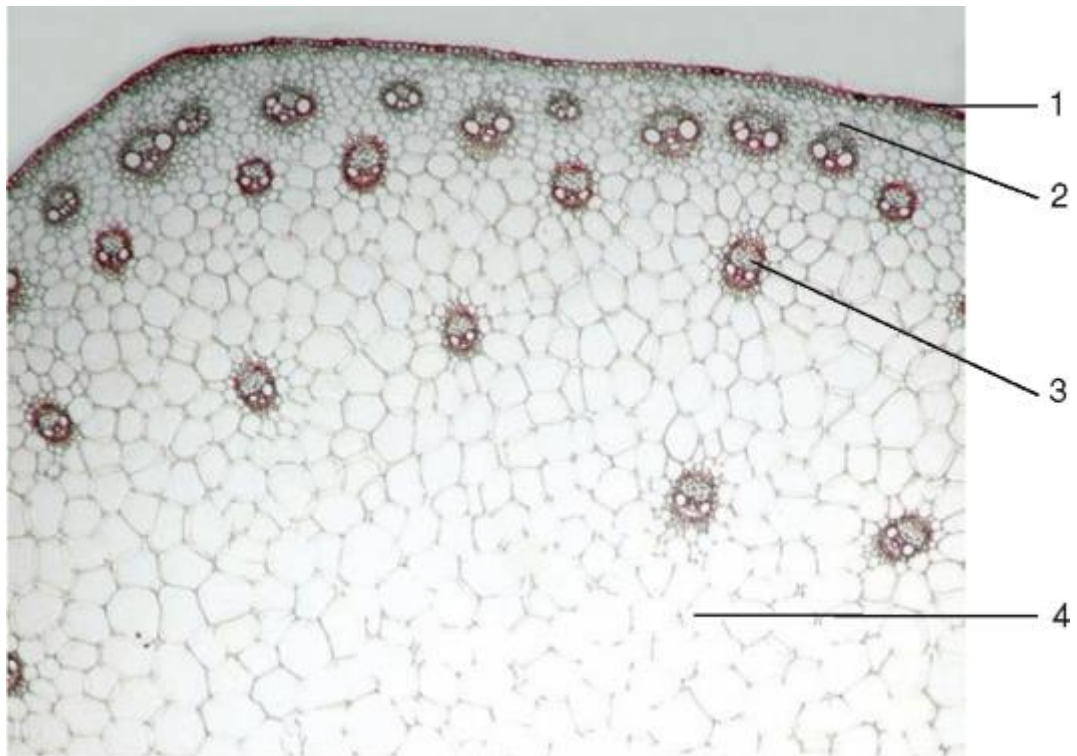


Рис. 3.30. Строение стебля однодольного растения (кукурузы): 1 - эпидерма; 2 - паренхима первичной коры; 3 - закрытый коллатеральный пучок; 4 - основная паренхима центрального осевого цилиндра

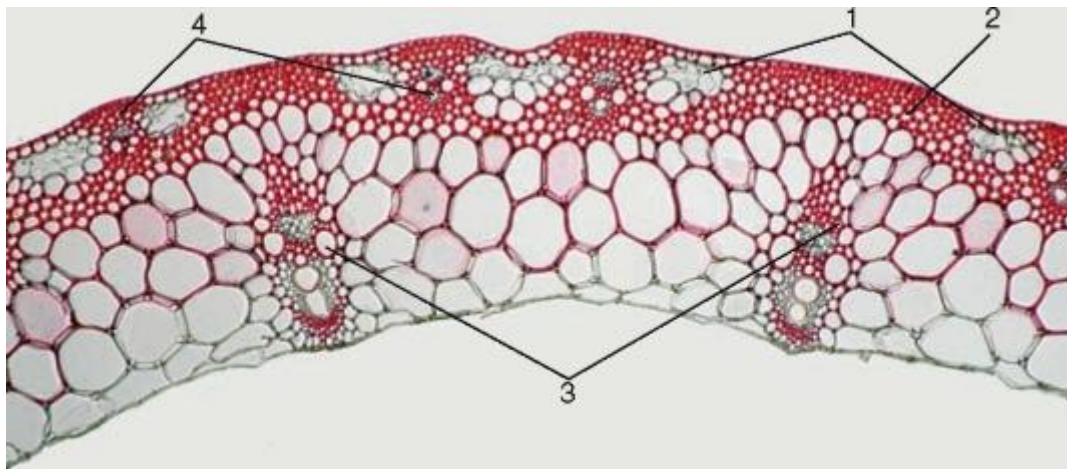


Рис. 3.31. Строение стебля соломины риса: 1 - участки хлорофиллоносной паренхимы; 2 - склеренхима; 3 - крупные пучки (мелкие и крупные пучки расположены в шахматном порядке); 4 - мелкие пучки

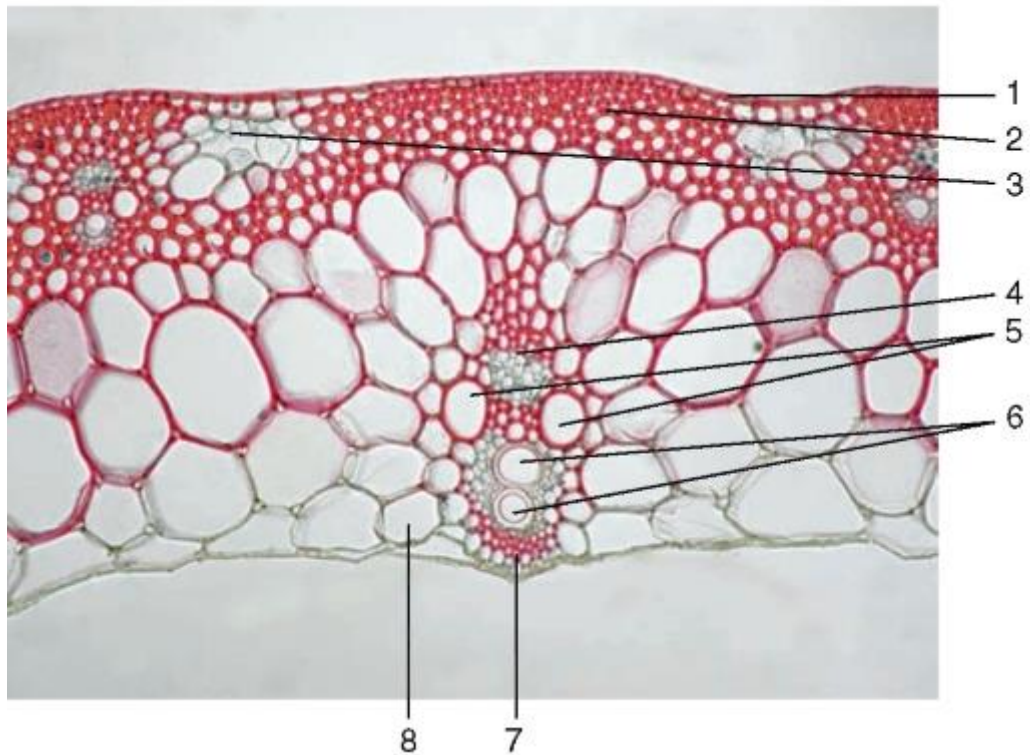


Рис. 3.32. Стебель однодольного растения соломины ржи (увеличенный фрагмент): 1 - одревесневшая эпидерма; 2 - склеренхима; 3 - хлорофиллоносная паренхима; 4 - флоэма; 5 - метаксилема; 6 - протоксилема; 7 - склеренхимная обкладка пучка; 8 - основная паренхима

- коллатеральные пучки только закрытого типа (без камбия);
- наличие во флоэме только проводящих элементов - ситовидных трубочек с клетками-спутницами;
- отсутствие сердцевины.

Вторичное утолщение стеблей древесных однодольных растений осуществляется за счет кольца утолщения, которое представляет собой особый валик вокруг конуса нарастания, дающий дополнительный ряд сосудисто-волокнистых пучков. Подобное утолщение наблюдается у таких однодольных растений, как пальма, банановое дерево, алоэ.

Ниже рассмотрены особенности *строения корневищ однодольных растений*. Корневища, будучи подземным видоизменением побега, сохраняют в своем анатомическом строении характерные черты стеблей и приобретают некоторые особенности, связанные с подземным существованием. Покровной тканью остается эпидерма, часто одревесневшая. Первичная кора значительно шире и представлена запасотрального цилиндра (рис. 3.36). Каждый прокамбиальный тяж превращается в коллатеральный пучок, состоящий из первичной флоэмы и первичной ксилемы. Между ними закладывается камбий, и за счет его антиклинальных делений формируются элементы вторичной флоэмы и вторичной ксилемы. К периферии органа откладываются новые участки флоэмы, а к центру - ксилемы, причем ксилем откладывается больше. Первичные флоэма и ксилема остаются на периферии пучка, а вторичные элементы примыкают к камбию. Для стеблей двудольных растений характерно формирование открытых коллатеральных или биколлатеральных пучков.

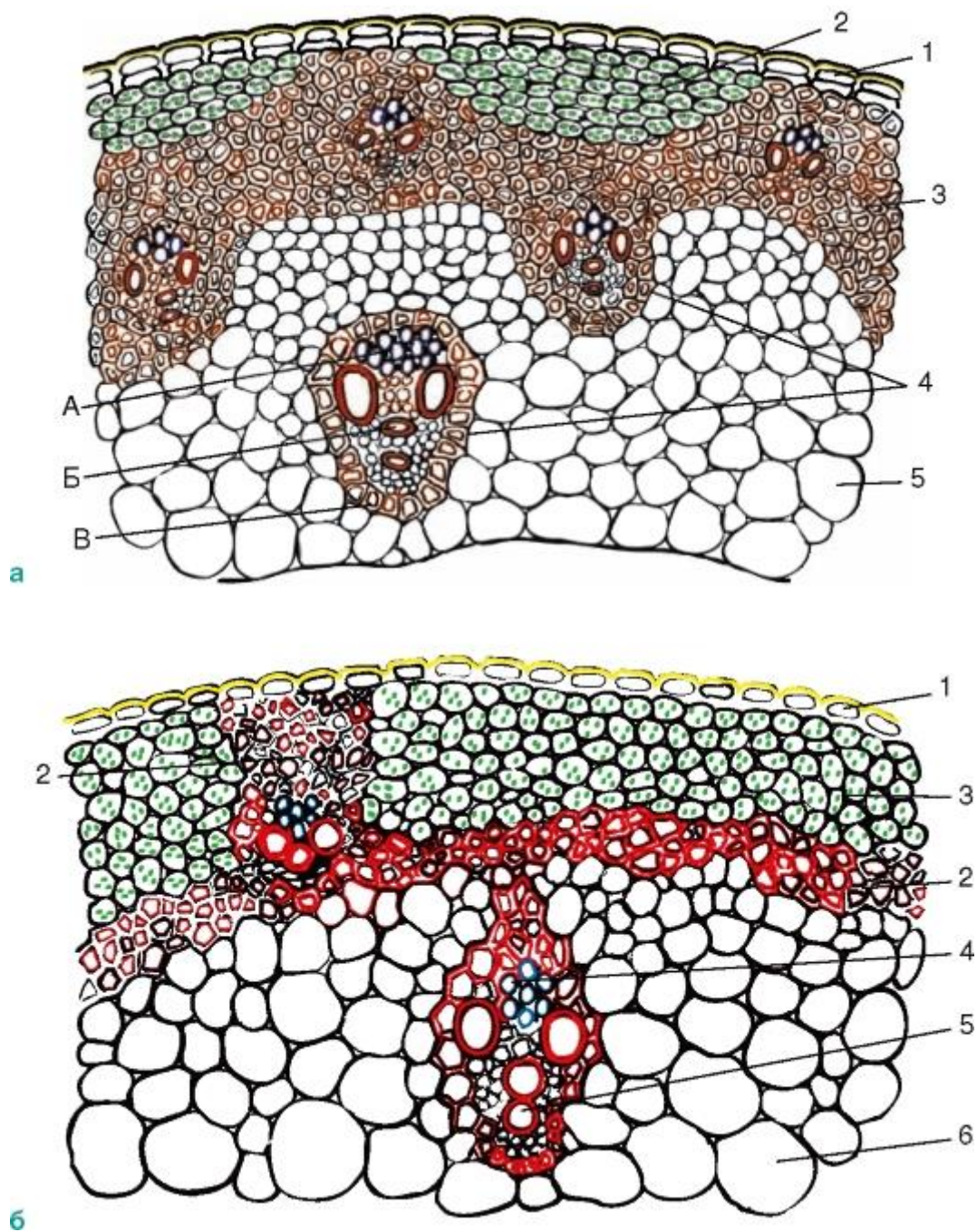


Рис. 3.33. Строение соломины: а - ржи: 1 - эпидерма; 2 - хлорофиллоносная ткань; 3 - склеренхима; 4 - закрытые коллатеральные сосудисто-волокнистые пучки: А - флоэма; Б - ксилема; В - склеренхимная обкладка пучка; 5 - основная паренхима; б - пшеницы: 1 - эпидерма; 2 - склеренхима; 3 - хлоренхима; 4 - флоэма; 5 - ксилема; 6 - основная паренхима

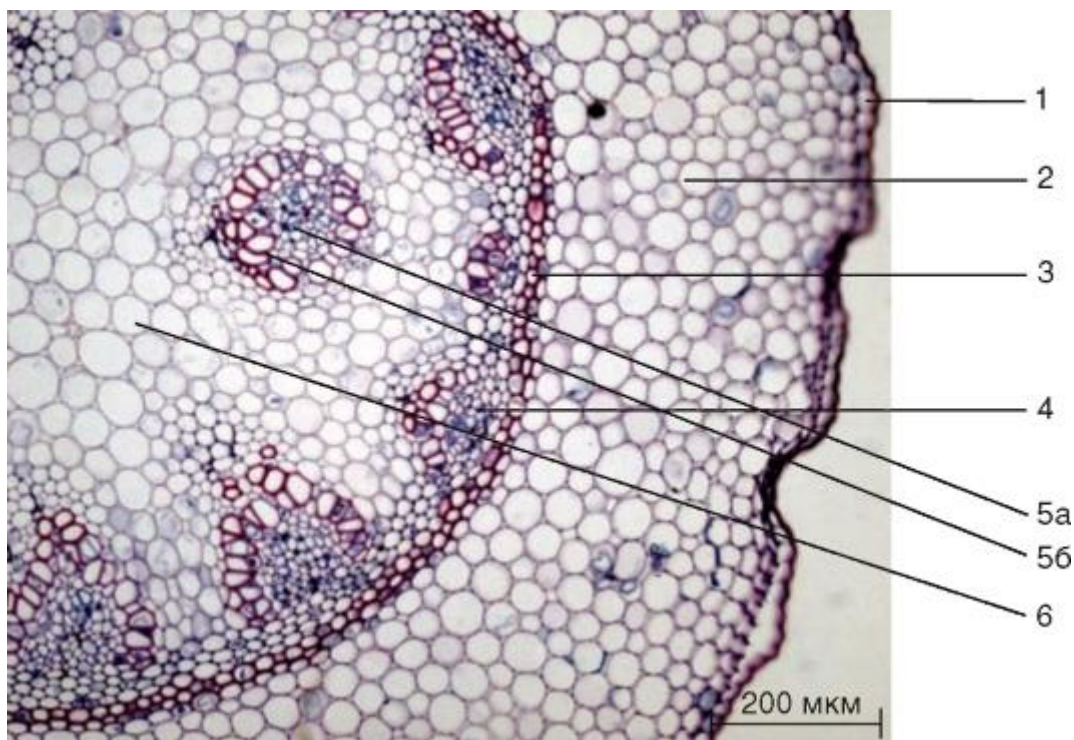


Рис. 3.34. Поперечный срез корневища ландыша: 1 - эпидерма; 2 - запасяющая паренхима первичной коры; 3 - эндодерма с подковообразными утолщениями; 4 - закрытый коллатеральный пучок; 5 - концентрический пучок: 5а - флоэма; 5б - ксилема; 6 - основная паренхима

Деятельность пучкового камбия стимулирует межпучковую паренхиму к делению. Из нее формируется межпучковый камбий, который далее сливается с пучковым в одно камбиальное кольцо. За счет деятельности камбиального кольца происходит утолщение стебля. Межпучковый камбий откладывает паренхиму (укроп) или склеренхимоподобные удлиненные, одревесневающие клетки между участками ксилемы (клевер) (рис. 3.37, а). При таком строении пучки остаются разобщенными, но соединенными одревесневающей паренхимой.

Для стеблей двудольных растений характерна дифференциация первичной коры, в состав которой входят колленхима (уголковая или пластинчатая), хлорофиллоносная паренхима и эндодерма - это внутренний слой. В эндодерме накапливается крахмал, и тогда она называется *крахмаленосным влагалищем*. Это образование играет важную роль в геотропической реакции стеблей. На границе первичной коры и центрального цилиндра находится периклическая склеренхима. Она располагается сплошным кольцом или участками в виде полудуг над флоэмой. Сердцевина стебля выражена и представлена паренхимой. Внутри от проводящей ткани расположена сердцевина, обычно состоящая из относительно тонкостенных паренхимных клеток. В сердцевине часто откладываются запасные питательные вещества, нередко встречаются клетки идиобласты, заполненные таннидами, кристаллами, слизью и др. Иногда часть сердцевины разрушается и образуется полость. Периферическую часть сердцевины называют *перимедуллярной зоной* (рис. 3.37, б).

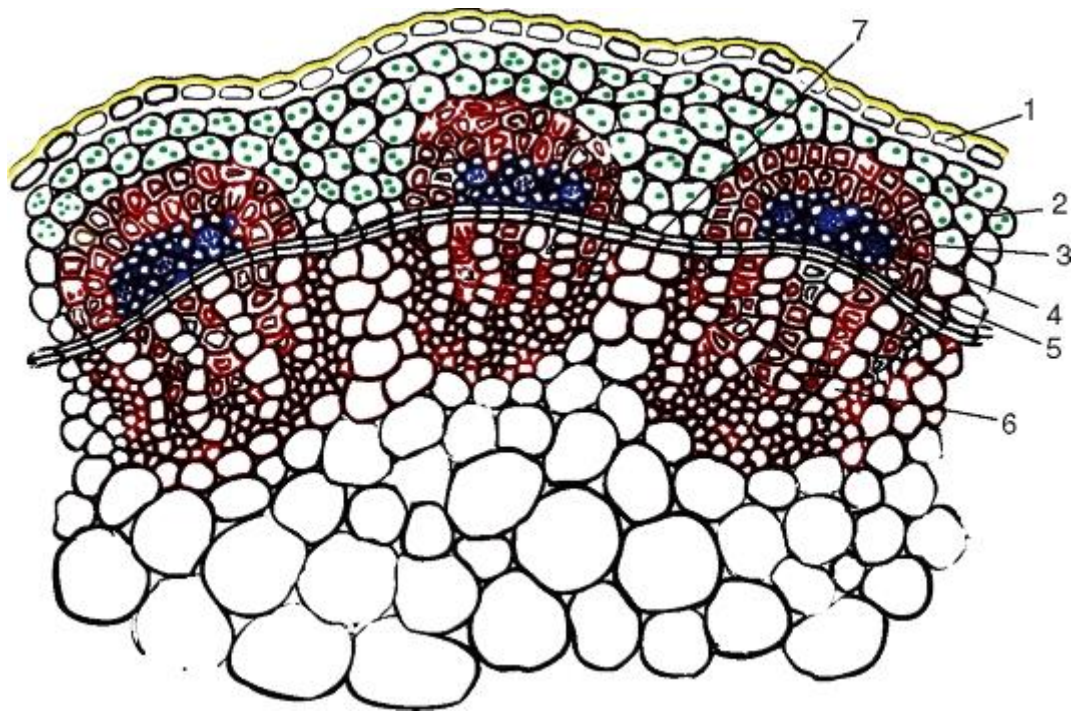


Рис. 3.37. Пучковый тип строения стебля двудольных растений (поперечные срезы): а - клевера: 1 - эпидерма; 2 - хлоренхима; 3 - склеренхима перичиклического происхождения; 4 - флоэма; 5 - пучковый камбий; 6 - ксилема; 7 - межпучковый камбий

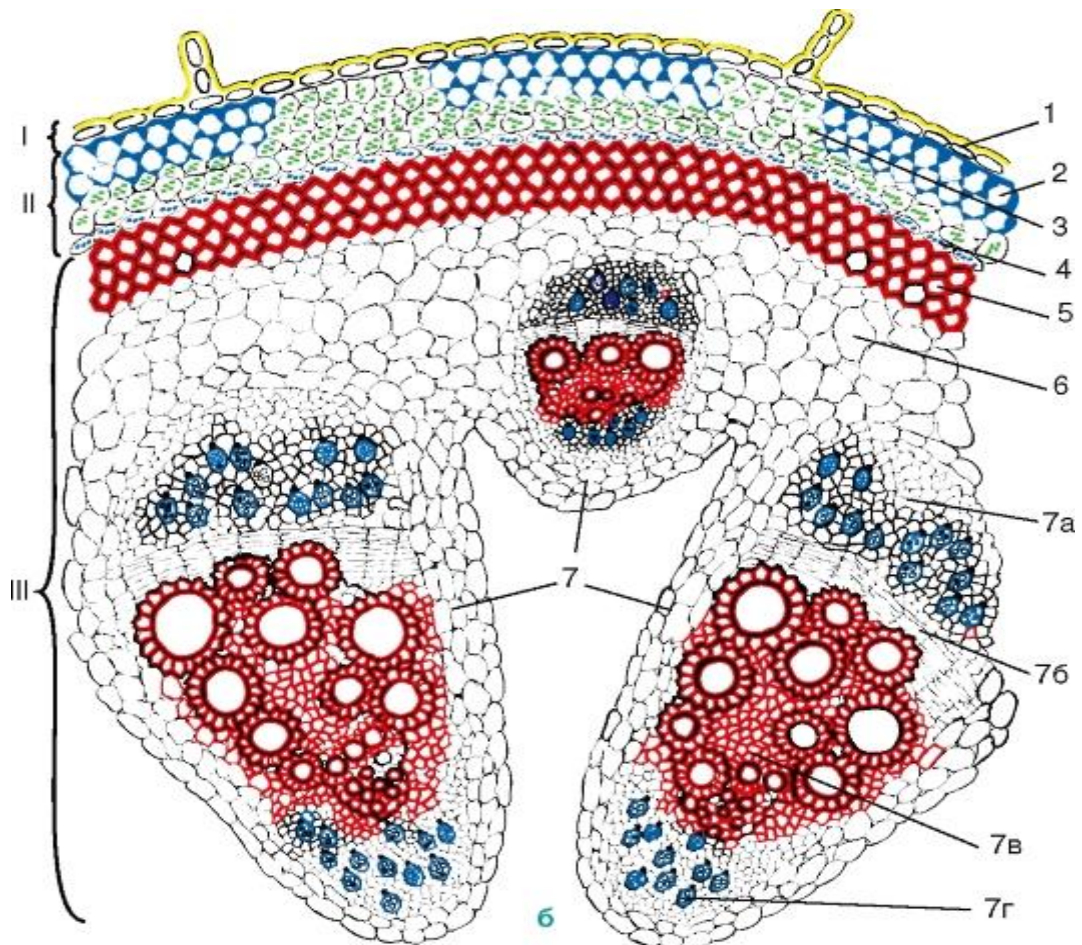


Рис. 3.37. Продолжение: б - тыквы: I - покровная ткань; II - первичная кора; III - центральный осевой цилиндр; 1 - эпидерма; 2 - уголковая колленхима; 3 - хлоренхима; 4 -

эндодерма; 5 - склеренхима; 6 - основная паренхима; 7 - биколлатеральные сосудисто-волокнистые пучки: 7а - флоэма; 7б - камбий; 7в - ксилема; 7г - внутренняя флоэма

Переходное строение стебля

У таких растений, как подсолнечник, петрушка, георгин, пучковое строение со временем сменяется сплошным (непучковым). Это происходит вследствие того, что межпучковый камбий откладывает вторичные ксилему и флоэму, а не паренхиму. Образовавшиеся добавочные пучки сливаются с ранее сформированными пучками в сплошное проводящее кольцо (рис. 3.38).

Непучковое строение стебля

Это строение характерно для древесных растений (липы) и многих трав (льна). В конусе нарастания прокамбиальные тяжи сливаются и образуют сплошной цилиндр, видимый на поперечном срезе в виде кольца. Кольцо прокамбия кнаружи формирует кольцо первичной флоэмы, а внутрь - кольцо первичной ксилемы, между ними закладывается кольцо камбия. Клетки камбия делятся антиклинально (параллельно поверхности органа) и наружу откладывают кольцо вторичной флоэмы, а внутрь - кольцо вторичной ксилемы в соотношении 1:20.

Ниже рассмотрено непучковое строение на многолетнем древесном стебле липы (рис. 3.39). Молодой побег липы, образовавшийся весной из почки, покрыт эпидермой. Все ткани, лежащие до камбия, называют *корой*. Кора бывает первичной и вторичной. *Первичная кора* представлена пластинчатой колленхимой, расположенной сразу под эпидермой сплошным кольцом, хлорофиллоносной паренхимой и однорядным крахмалоносным влагалцем. В этом слое находятся зерна «оберегаемого» крахмала, который растение не расходует. Считается, что этот крахмал играет роль в поддержании растением равновесия.

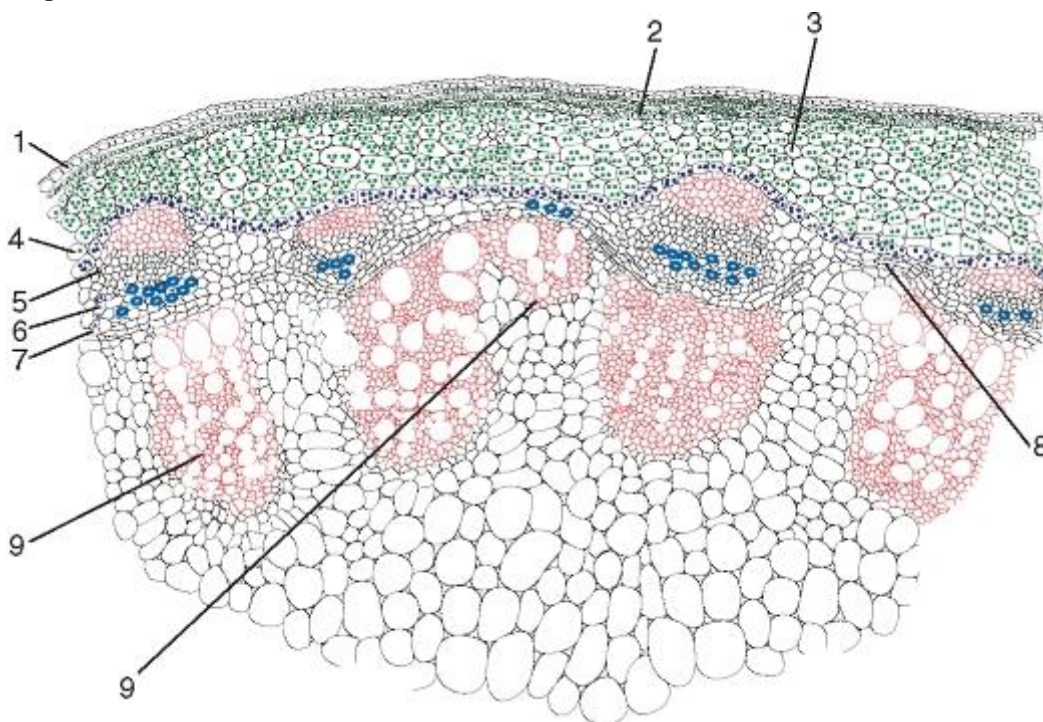


Рис. 3.38. Переходное строение стебля двудольного растения - подсолнечника (поперечный срез): 1 - эпидерма; 2 - колленхима; 3 - паренхима; 4 - крахмалоносное влагалце; 5 - склеренхима периклического происхождения; 6 - флоэма; 7 - пучковый камбий; 8 - межпучковый камбий; 9 - ксилема

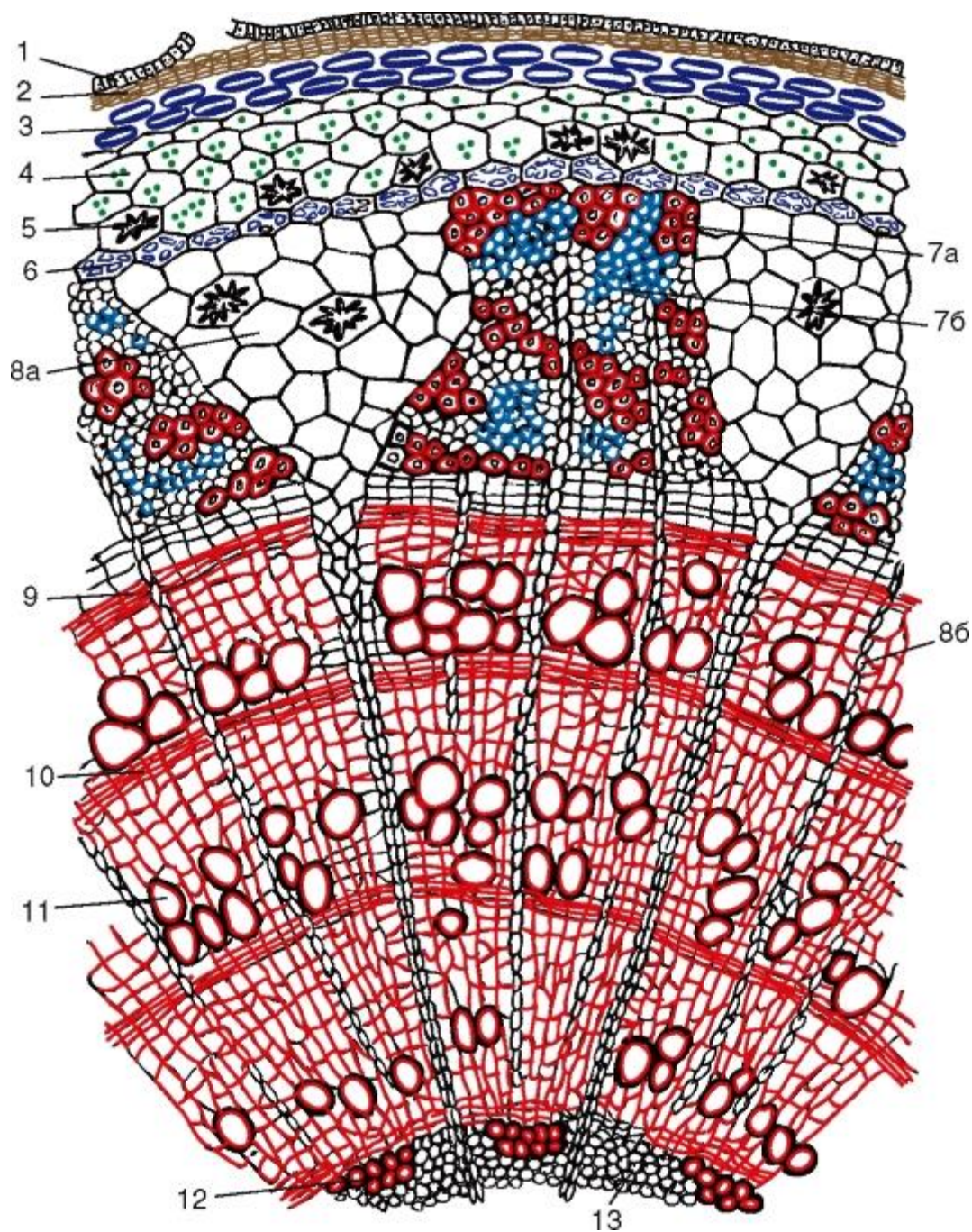


Рис. 3.39. Непучковое строение трехлетней ветви липы (поперечный срез): 1 - остатки эпидермы; 2 - пробка; 3 - пластинчатая колленхима; 4 - хлоренхима; 5 - друзы; 6 - эндодерма; 7 - флоэма: 7а - твердый луб (лубяные волокна); 7б - мягкий луб (ситовидные трубочки с клетками-спутницами и лубяная паренхима); 8а - первичный сердцевинный луч; 8б - вторичный сердцевинный луч; 9 - камбий; 10 - осенняя древесина; 11 - весенняя древесина; 12 - первичная ксилема; 13 - паренхима сердцевины

Центральный осевой цилиндр у липы начинается со склеренхимы над участками флоэмы. В результате деятельности камбия возникает *вторичная кора* (от камбия до перидермы), представленная вторичной флоэмой, сердцевинными лучами и паренхимой вторичной коры. Кору с липы снимают по камбию. Особенно легко это делать весной, когда клетки камбия активно делятся. Кору липы (лыко) издавна использовали для изготовления коробов, мочалок, плетения лаптей и др. Трапециевидная флоэма разделена треугольными сердцевинными лучами, пронизывающими древесину до сердцевины. Состав флоэмы у липы неоднороден. В ней имеются одревесневшие лубяные волокна,

составляющие твердый луб; мягкий луб представлен ситовидными трубочками с клетками-спутницами и лубяной паренхимой. Луб теряет способность проводить органические вещества обычно через год и обновляется новыми слоями за счет деятельности камбия.

Камбий образует и вторичные сердцевинные лучи, но они не доходят до сердцевины, теряясь во вторичной древесине. Сердцевинные лучи служат для продвижения воды и органических веществ в радиальном направлении. В паренхимных клетках сердцевинных лучей к осени откладываются запасные питательные вещества (крахмал, масла), расходуемые весной на рост молодых побегов.

Уже летом под эпидермой закладывается феллоген и формируется вторичная покровная ткань - перидерма. К осени, с образованием перидермы, клетки эпидермы отмирают, но их остатки сохраняются в течение 2-3 лет. Наслоение многолетних перидерм формирует корку.

Слой ксилемы, образуемый камбием у древесных растений, значительно шире, чем слой флоэмы. Древесина функционирует в течение нескольких лет. Затиллованные сосуды не принимают участия в проведении веществ, но способны поддерживать колоссальную тяжесть кроны растения.

Тиллы (от греч. *thyllis* - мешок) - выросты клеток осевой или лучевой паренхимы, заполняющие полости сосудов и трахеид в ядровой древесине или в поврежденных участках ксилемы. Оболочки их клеток могут оставаться тонкостенными, могут утолщаться и лигнифицироваться; возможно их деление.

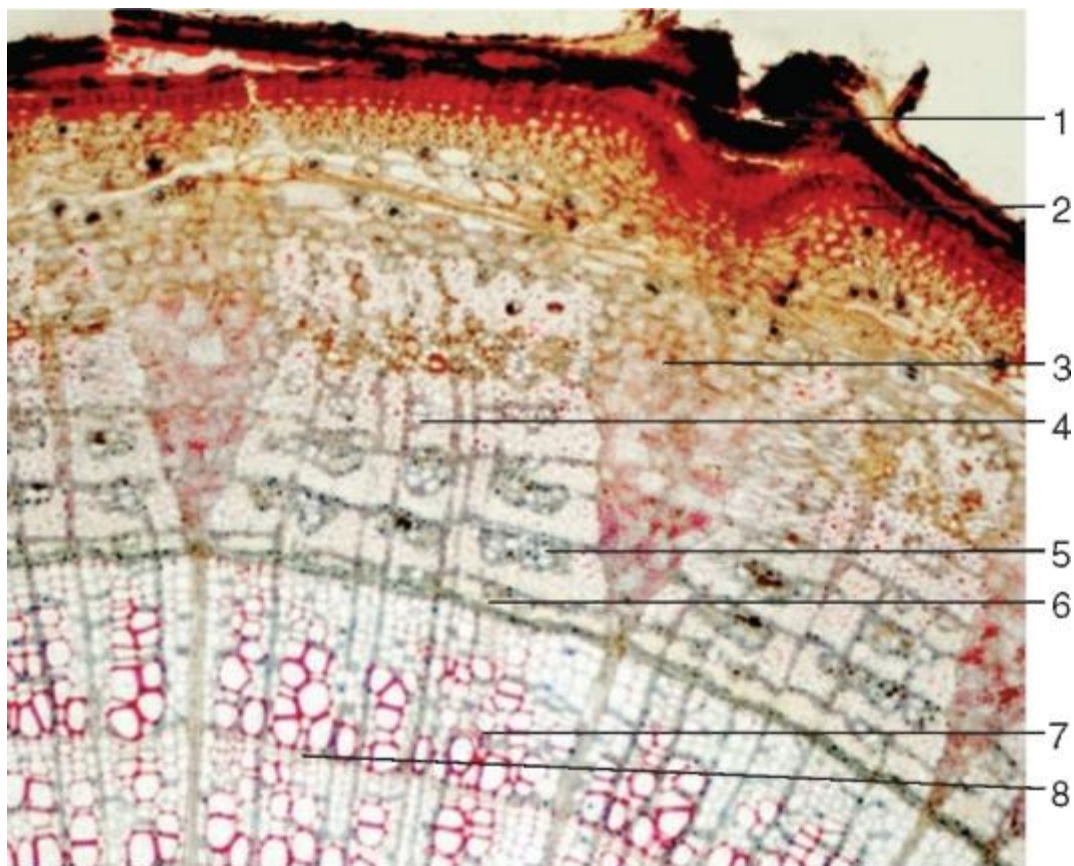


Рис. 3.40. Стебель древесного растения (липа): 1 - чечевичка; 2 - перидерма; 3 - первичный сердцевинный луч (в виде треугольника); 4 - трапециевидный участок флоэмы; 5 - лубяные волокна; 6 - камбий; 7 - сосуды вторичной ксилемы; 8 - годовичное кольцо

Клеток ксилемы всегда откладывается значительно больше, чем клеток флоэмы. Древесина составляет $\frac{9}{10}$ объема ствола. Состав древесины неоднороден, в нее входят трахеиды, трахеи, древесинная паренхима и либриформ.

Древесина характеризуется наличием годовичных колец (рис. 3.40). Ранней весной, когда в растении возникает активное сокодвижение, камбий в ксилеме формирует широкопросветные и тонкостенные проводящие элементы - сосуды и трахеиды, а с приближением осени, когда эти процессы замирают и деятельность камбия ослабевает, возникают узкопросветные толстостенные сосуды, трахеиды и древесинные волокна. Таким образом образуется годовичный прирост, или годовичное кольцо (от одной весны до другой), хорошо различимое на поперечном срезе.

По годовичным кольцам можно определить возраст растения (см. рис. 3.39).

Особенности строения стебля двудольных растений

Для стебля двудольных растений характерно следующее:

- рост стебля в толщину (за счет деятельности камбия);
- хорошо дифференцированная первичная кора (колленхима, хлорофиллоносная паренхима, крахмалоносная эндодерма);
- коллатеральные (биколлатеральные) пучки только открытого типа (с камбием);
- сосудисто-волокнистые пучки расположены по кольцу или сливаются (непучковое строение);
- наличие сердцевины;
- для древесных растений - наличие в ксилеме годовичных колец.

Особенности строения корневищ двудольных растений

Покровной тканью корневищ двудольных растений может быть эпидерма, а у многолетних корневищ эпидерма сменяется перидермой. Первичная кора представлена запасующей паренхимой и эндодермой с пятнами Каспари, причем ширина первичной коры приближается к ширине центрального осевого цилиндра. Строение центрального осевого цилиндра, сосудисто-волокнистых пучков и их расположение в нем имеют те же особенности.

Особенности строения центрального осевого цилиндра однодольных и двудольных растений

Представления об эволюции типов стелы (центрального осевого цилиндра) обобщены *встелярной теорией*, основы которой в 1886 г. заложил французский ботаник Ф.Э.Л. ван Тигем. Типы стелы у двудольных и однодольных растений неодинаковы. Так, у двудольных часть клеток прокамбия сохраняется и преобразуется в клетки камбия. Если тяжи прокамбия очень сближены (то есть фактически имеется сплошное кольцо), формируются сплошные кольца первичных флоэмы и ксилемы, и, таким образом, возникает *беспучковый (слитный)* тип строения стебля. Если закладывающиеся прокамбиальные тяжи у двудольных растений не сближены и между ними из клеток образовательного кольца дифференцируется паренхима сердцевинных лучей, формируются изолированные проводящие пучки, расположенные кольцом. Такой тип строения стебля называют *пучковым*. Стела, главный компонент которой - расположенные кольцом проводящие пучки, получила название *эустелы*. Эустела характерна для большинства двудольных растений.

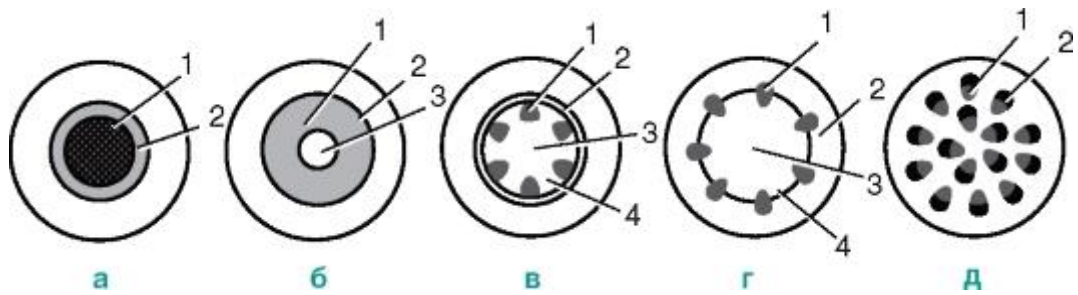


Рис. 3.41. Схема эволюции стелы: а - протостела; б - сифоностела; в - диктиостела; г - эустела; д - атактостела; 1 - ксилема; 2 - флоэма; 3 - сердцевина; 4 - прорывы в стеле (сердцевинные лучи)

У однодольных растений весь прокамбий полностью расходуется на формирование первичных проводящих тканей и первичная структура стебля сохраняется в течение всей жизни растения. В стебле однодольных растений образовательного кольца не возникает. В силу этого стела однодольных устроена иначе, чем стела двудольных растений. Многочисленные закрытые пучки однодольных растений равномерно распределены по всей толще стебля, занятой клетками основной паренхимы. Хорошо выраженной сердцевины здесь нет, а граница центрального цилиндра в связи со слабо развитым перициклом также неясна. Стела однодольных растений известна под названием *атактостелы* (рис. 3.41).

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

ЛИСТ - БОКОВОЙ ОРГАН ПОБЕГА

Общая характеристика листа

Лист - уплощенный боковой орган побега с билатеральной симметрией; он закладывается в виде листового бугорка, представляющего собой боковой выступ побега. Зачаток листа увеличивается в длину за счет роста верхушки и в ширину - за счет краевого роста. У семенных растений верхушечный рост быстро прекращается. После разворачивания почки происходит многократное деление всех клеток листа (у двудольных) и увеличение их размеров. После дифференциации клеток меристемы в постоянные ткани лист нарастает за счет меристемы в основании листовой пластинки. У большинства растений деятельность этой меристемы быстро заканчивается, и лишь у немногих, таких как кливия, амариллис, продолжается достаточно долго.

У однолетних травянистых растений продолжительность жизни стебля и листа практически одинаковая - 45-120 дней, у вечнозеленых - 1-5 лет, у хвойных, таких как пихта, - до 10 лет.

Первые листья семенных растений представлены семядолями зародыша. Следующие (настоящие) листья формируются в виде меристематических бугорков - *примордиев*, возникающих из верхушечной меристемы побега.

Основные функции листа - фотосинтез, транспирация и газообмен.

Основные части листа

В листе различают листовую пластинку, черешок, основание и прилистники (рис. 3.42).

- Листовая пластинка - основная, наиболее важная фотосинтезирующая часть листа.
- Черешки ориентируют листовые пластинки по отношению к источнику света, создавая листовую мозаику, т.е. такое размещение листьев на побеге, при котором они не затеняют друг друга. Это достигается:

- различной длиной и изогнутостью черешка;
- различной величиной и формой листовой пластинки;
- светочувствительностью листьев.

Если черешок отсутствует, лист называют *сидячим*; он прикрепляется к стеблю основанием листовой пластинки.

• Основание - базальная часть листа, сочлененная со стеблем. Если основание листа разрастается, образуется листовое *влагалище* (семейства злаковых, лилейных, зонтичных). Влагалище защищает пазушные почки и основания междоузлий. У многих однодольных растений влагалища листьев, охватывая друг друга, образуют ложный стебель (у гемантуса, бананового дерева).

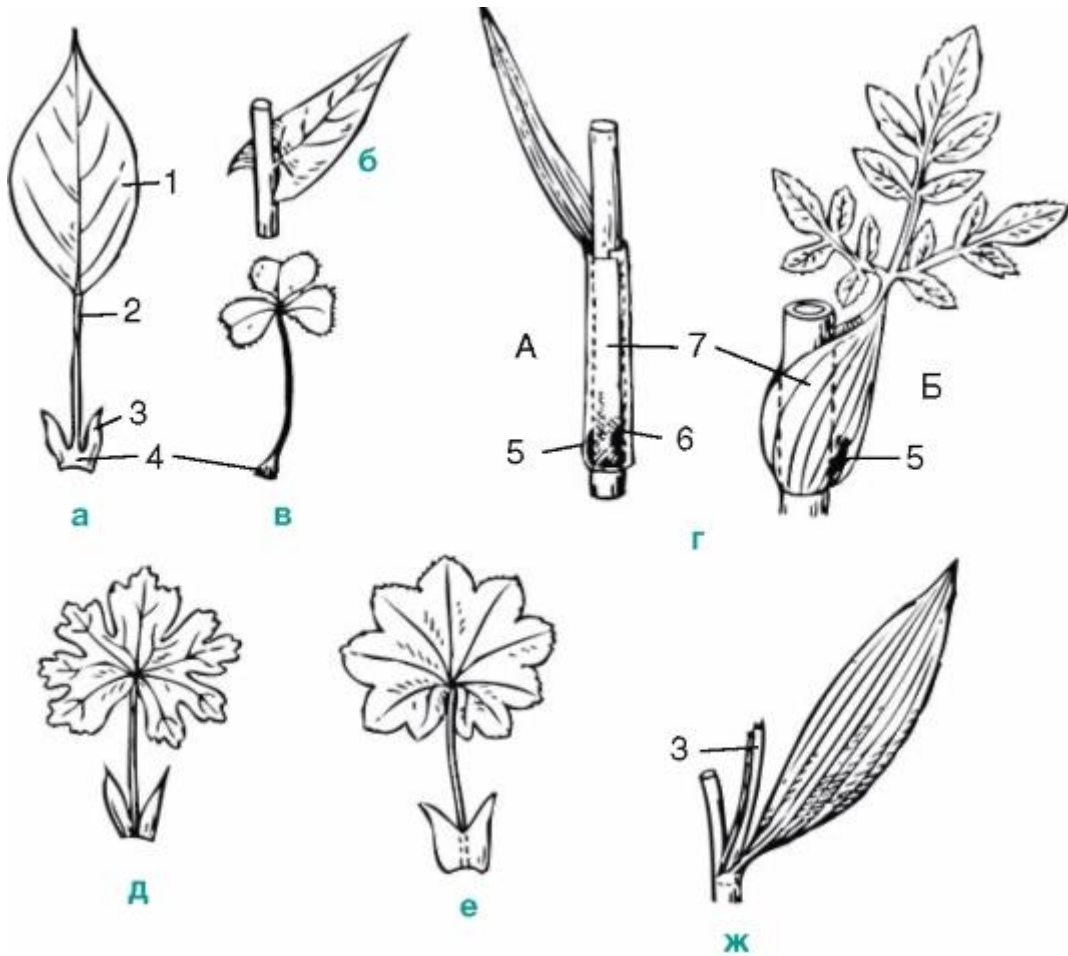


Рис. 3.42. Основные части листа (схема): а - черешковый; б - сидячий; в - с подушечкой в основании; г (А, Б) - с влагалищем; д - со свободными прилистниками; е - с приросшими прилистниками; ж - с пазушными прилистниками; 1 - пластинка; 2 - черешок; 3 - прилистники; 4 - основание; 5 - пазушная почка; 6 - интеркалярная меристема; 7 - влагалище

• Прилистники - парные боковые выросты основания листа. Они прикрывают листовую пластинку еще в почке и предохраняют ее от различных повреждений. В почке прилистники обязательно закладываются вместе с листьями, но у многих растений быстро опадают или пребывают в зачаточном состоянии. Если прилистники срастаются, образуется *раструб* (например, в семействе гречишных).

Жилкование

Жилка листа представлена сосудисто-волокнистым пучком и выполняет проводящую и механическую функции. Жилки, входящие в лист от стебля через

основание и черешок, называют *главными*. От главных отходят *боковые* жилки первых, вторых и последующих порядков. Между собой жилки могут соединяться сетью мелких жилок - *анастомозов*.

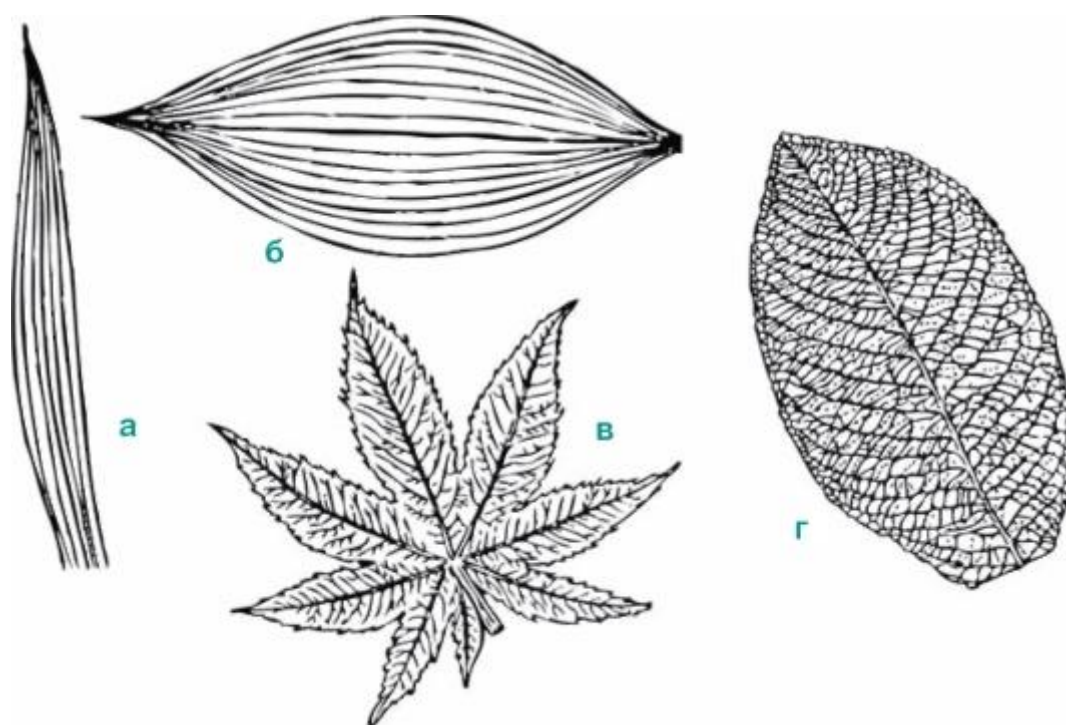


Рис. 3.43. Типы жилкования: а - дуговое; б - параллельное; в - пальчатое; г - перистое

Дуговое и параллельное жилкование чаще встречаются у однодольных растений. При дуговом жилковании неветвящиеся жилки расположены дугообразно и сходятся на верхушке и к основанию листовой пластинки (ландыш). При параллельном жилковании жилки листовой пластинки проходят параллельно друг другу (злаки, осоки).

Пальчатое жилкование - из черешка в листовую пластинку входят несколько главных жилок первого порядка (в виде пальцев руки). От главных отходят жилки последующих порядков (характерно для двудольных растений, например, для клена татарского).

Перистое жилкование - выражена центральная жилка, идущая от черешка и сильно ветвящаяся в листовой пластинке в виде пера (характерно для двудольных растений, например, для листа черемухи обыкновенной) (рис. 3.43).

Разновидность перистого жилкования - *сетчатое жилкование*, когда многие жилки связаны анастомозами, образуя рисунок, напоминающий сетку.

Классификация листьев, имеющих свои черешочки

При листопаде у сложного листа сначала опадают листочки, а затем рахис (семейства бобовых и розоцветных).

Среди *простых листьев* различают листья с цельной и расчлененной листовой пластинкой. Простые листья *сцельной* листовой пластинкой (рис. 3.44) характеризуются:

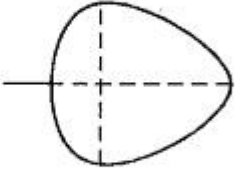
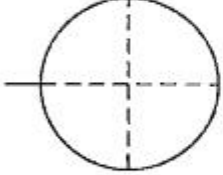
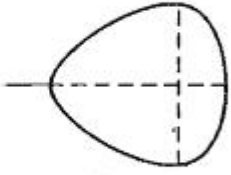
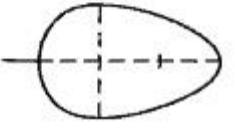
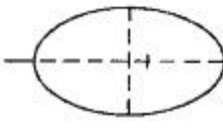
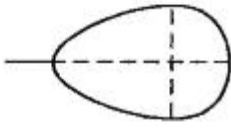
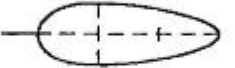
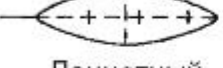
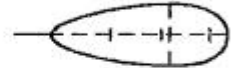
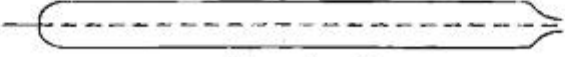
	Наибольшая ширина листовая пластинки		
	ближе к основанию листа	посередине листа	ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или несколько превышает ее	 Широко-яйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1,5–2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратно-яйцевидный
Длина превышает ширину в 3–4 раза	 Узко-яйцевидный	 Ланцетный	 Обратно-узкояйцевидный
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	 Линейный		

Рис. 3.44. Простые листья с цельной листовой пластинкой

- формой листовой пластинки - округлая, яйцевидная, продолговатая и т.д.;
- формой основания листа - сердцевидное, копьевидное, стреловидное и т.д.;
- формой края листовой пластинки - зубчатый, пильчатый, выемчатый и т.д.

Простые листья с *расчлененной* листовой пластинкой в зависимости от жилкования (пальчатого или перистого) и степени глубины расчленения подразделяют:

- на пальчато-лопастные, или перисто-лопастные, если расчленение листовой пластинки доходит до $1/3$ ширины пластинки или полупластинки;
- пальчато-раздельные, или перисто-раздельные, если расчленение листовой пластинки доходит до $1/2$ ширины пластинки или полупластинки;
- пальчато-рассеченные, или перисто-рассеченные, если степень расчленения листовой пластинки доходит до ее основания или центральной жилки (рис. 3.45).

Сложные листья бывают тройчато-сложными, состоящими из трех листочков (земляника), и пальчато-сложными, состоящими из множества листочков (каштан). У этих типов сложных листьев все листочки прикрепляются к верхушке рахиса.

Кроме того, у некоторых сложных листьев листочки расположены по всей длине рахиса. Среди них различают парноперисто-сложные, если они заканчиваются на верхушке

листовой пластинки парой листочков (горох посевной), и непарноперистосложные (рябина обыкновенная), заканчивающиеся одним листочком (см. рис. 3.43).

Анатомическое строение листовой пластинки

Клетки меристемы зачатка листа дифференцируются в первичную покровную ткань - эпидерму, основную паренхиму и механические ткани. Слои прокамбия, возникшие из срединного меристематического слоя зачатка листа, дифференцируются в проводящие пучки.

По анатомическому строению различают изолатеральные, дорсовентральные и радиальные листья.

При равномерном освещении листа с двух сторон, когда листовая пластинка расположена почти вертикально (под острым углом к стеблю), лист становится *изолатеральным*, т.е. *равносторонним*. При такой структуре листа столбчатая хлоренхима располагается с верхней и нижней стороны, например, у листьев гладиолуса, нарцисса, ириса.

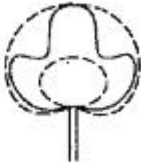
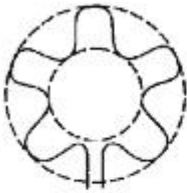


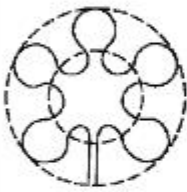
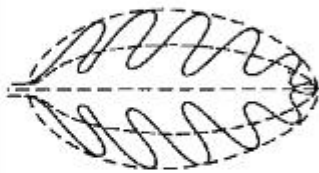


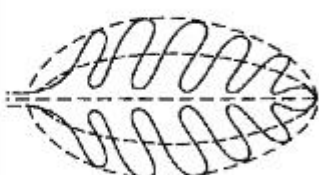

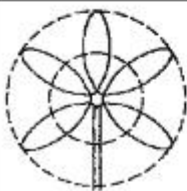
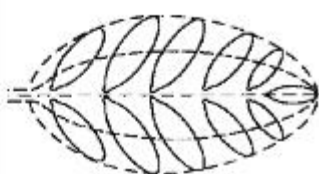
		Тройчато-расчлененные	Пальчато-расчлененные	Перисто-расчлененные
Простые листья	лопастные (разделены менее чем до половины ширины полуластинки)			
	разделенные (глубже половины ширины полуластинки)			
	расчетные (до основания)			
Сложные листья (листочки на черешках с сочленениями)				

Рис. 3.45. Сложные и простые листья с расчлененной листовой пластинкой

Вследствие неравномерного освещения листа с верхней и нижней стороны у большинства растений на верхней стороне листовой пластинки развивается столбчатая хлоренхима, а на нижней - губчатая. Такую структуру, где ярко выражены дорсальная и вентральная стороны (свекла сахарная), называют *дорсовентральной*. У хвои сосны

ассимиляционная часть листа представлена складчатой хлоренхимой, расположенной вокруг центрального осевого цилиндра. Структуру таких листьев называют *радиальной*.

Строение листа дорсовентральной структуры

Строение листа дорсовентральной структуры представлено на рис. 3.46, 3.47. Сверху и снизу лист покрыт живой однослойной *эпидермой*. Верхняя эпидерма по сравнению с нижней представлена более крупными клетками и покрыта кутикулой. Часто верхняя эпидерма покрывается воском, что усиливает защитную функцию листа от потери воды. Клетки эпидермы плотно сомкнуты, чему способствуют их извилистые очертания. Клетки эпидермы играют заметную роль в образовании трихом. *Трихомы* могут быть различной формы: одноклеточными, многоклеточными, ветвистыми, в виде щетинок, звездчатыми (см. «Покровные ткани»). В клетках трихом протопласт отмирает, содержимое заполняется воздухом; их основная функция - защита от потери воды, перегрева, поедания животными.

В эпидерме расположены устьица. Они встречаются чаще в нижней эпидерме, но могут находиться и с двух сторон; у водных растений с плавающими листьями устьица имеются только в верхней эпидерме. Если у двудольных растений устьица расположены достаточно свободно по всей эпидерме, то у однодольных с линейными листьями - ровными рядами, причем устьичные щели ориентированы вдоль оси листа. Устьицам всегда сопутствуют воздухоносные полости, через которые осуществляются транспирация и газообмен.

Под верхней эпидермой в 1-3 слоя размещен *столбчатый мезофилл* (столбчатая хлоренхима). Клетки его имеют цилиндрическую форму, причем узкая сторона примыкает к эпидерме. Это высокоспециализированная ткань участвует в фотосинтезе. Цилиндрическая форма клеток обеспечивает сохранность хлорофилла в хлоропластах. Находясь большую часть времени на вытянутых радиальных стенках, чечевицеобразные хлоропласты не подвергаются воздействию прямых солнечных лучей. Лучи скользят вдоль них, равномерно освещая хлоропласты, не разрушая при этом хлорофилл. Все это способствует активному протеканию фотосинтеза.

Ниже лежит *губчатый мезофилл*, характеризуемый рыхло расположенными округлыми клетками с большими межклетниками. Губчатый мезофилл, как и столбчатый, содержит хлоропласты, но их количество в клетках в 2-6 раз меньше, чем в клетках столбчатой хлоренхимы. Основные функции губчатой ткани - транспирация и газообмен, но она участвует и в фотосинтезе.

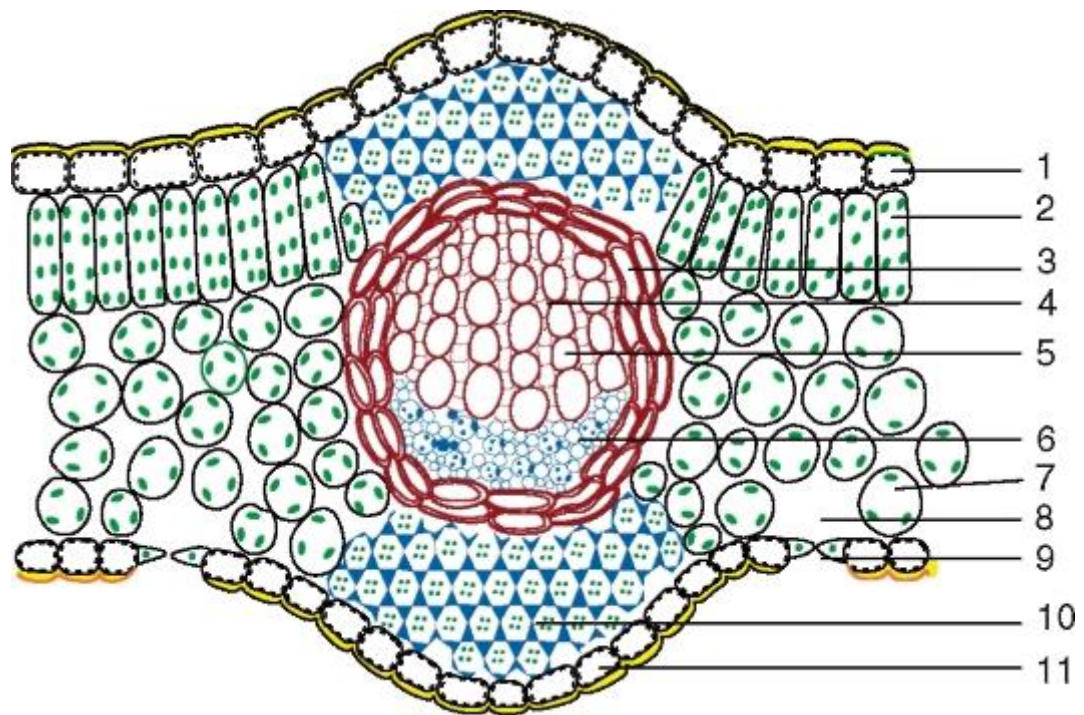


Рис. 3.46. Схема строения дорсовентрального листа: 1 - верхняя эпидерма; 2 - столбчатая хлоренхима; 3 - склеренхима; 4 - сердцевинные лучи ксилемы; 5 - сосуды ксилемы; 6 - флоэма; 7 - губчатая хлоренхима; 8 - воздухоносная полость; 9 - устьице; 10 - колленхима; 11 - нижняя эпидерма

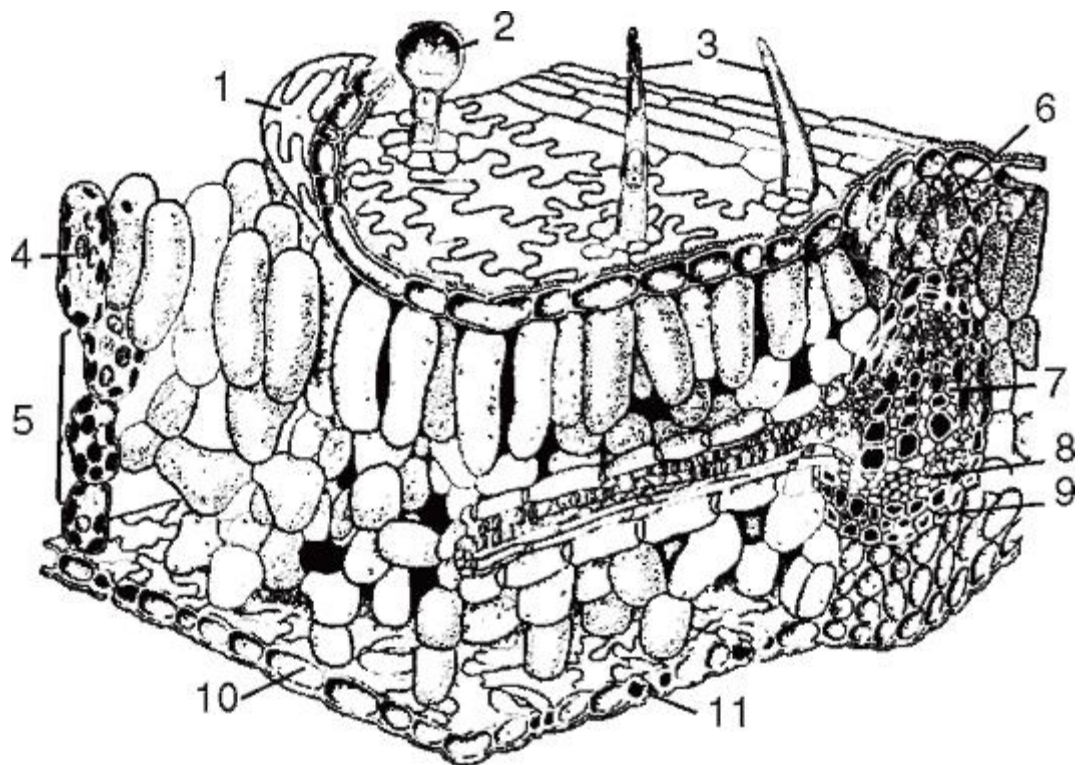


Рис. 3.47. Объемное изображение части листовой пластинки: 1 - верхняя эпидерма; 2 - железистый волосок; 3 - крючий волосок; 4 - палисадный (столбчатый) мезофилл; 5 - губчатый мезофилл; 6 - колленхима; 7 - ксилема; 8 - флоэма; 9 - обкладочная склеренхима пучка; 10 - нижняя эпидерма; 11 - устьице

Крупные жилки листа представлены полным сосудисто-волокнистым пучком, а мелкие - неполным. Вверху полного сосудисто-волокнистого пучка расположена ксилема, а под ней - флоэма. Как правило, они лишены камбия, но у некоторых двудольных

растений видны следы деятельности камбия, который рано прекращает свою работу. У двудольных растений вокруг пучка кольцом лежит склеренхимная обкладка, оберегающая пучок от давления разрастающихся клеток мезофилла листа. Над пучком и под ним расположена уголковая или пластинчатая колленхима, примыкающая к эпидерме и выполняющая опорную функцию. Мелкие жилки проходят в толще мезофилла под столбчатой хлоренхимой. Склеренхима может располагаться участками или вокруг этих жилок (рис. 3.48-3.50).

Строение листа радиальной структуры

Ниже рассмотрено строение листьев хвойных растений на примере хвои сосны (рис. 3.51). Клетки эпидермы толстостенные, одревесневшие, почти квадратной формы, покрыты толстым слоем кутикулы. Под эпидермой расположена гиподерма; она лежит одним слоем, а по углам - несколькими слоями. Клетки гиподермы со временем одревесневают и выполняют водозапасающую и механическую функции. С обеих сторон листа имеются погруженные устьица, под которыми лежат большие воздухоносные полости. Под гиподермой находится мезофилл, представленный клетками с внутренними складками, увеличивающими ассимилирующую поверхность клеток. В складчатой хлоренхиме проходят смоляные ходы.

Центральный осевой цилиндр отделяется от складчатой хлоренхимы эндодермой с пятнами Каспари. Проводящая система, представленная двумя пучками, снизу обрамлена тяжами склеренхимы. Остальное пространство занято трансфузионной тканью, осуществляющей связь пучков с мезофиллом. Трансфузионная ткань состоит из мертвых и живых клеток. По рядам живых клеток передаются ассимиляты во флоэму. По мертвым клеткам передается вода из ксилемы к хлоренхиме.

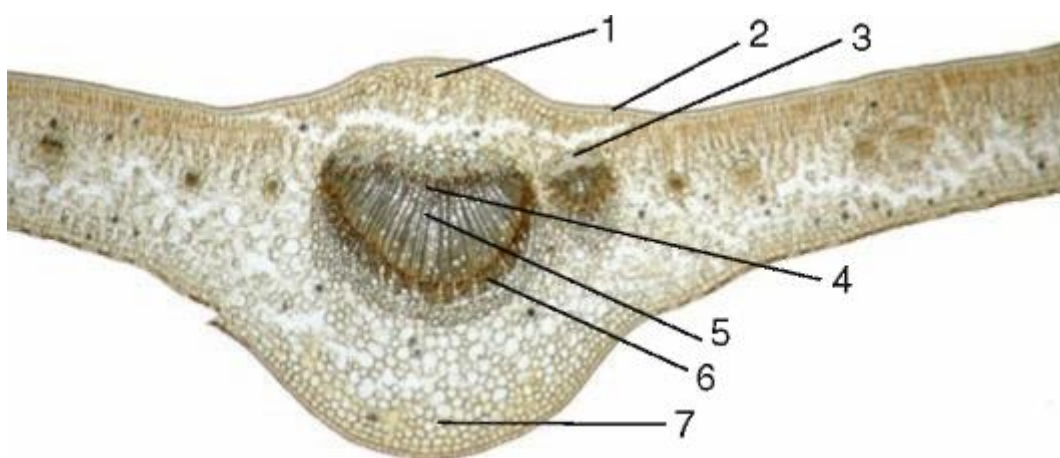


Рис. 3.48. Общий план строения листа камелии: 1, 7 - уголковая колленхима; 2 - эпидерма; 3 - пучок боковой жилки; 4 - пучок центральной жилки; 5 - ксилема; 6 - флоэма

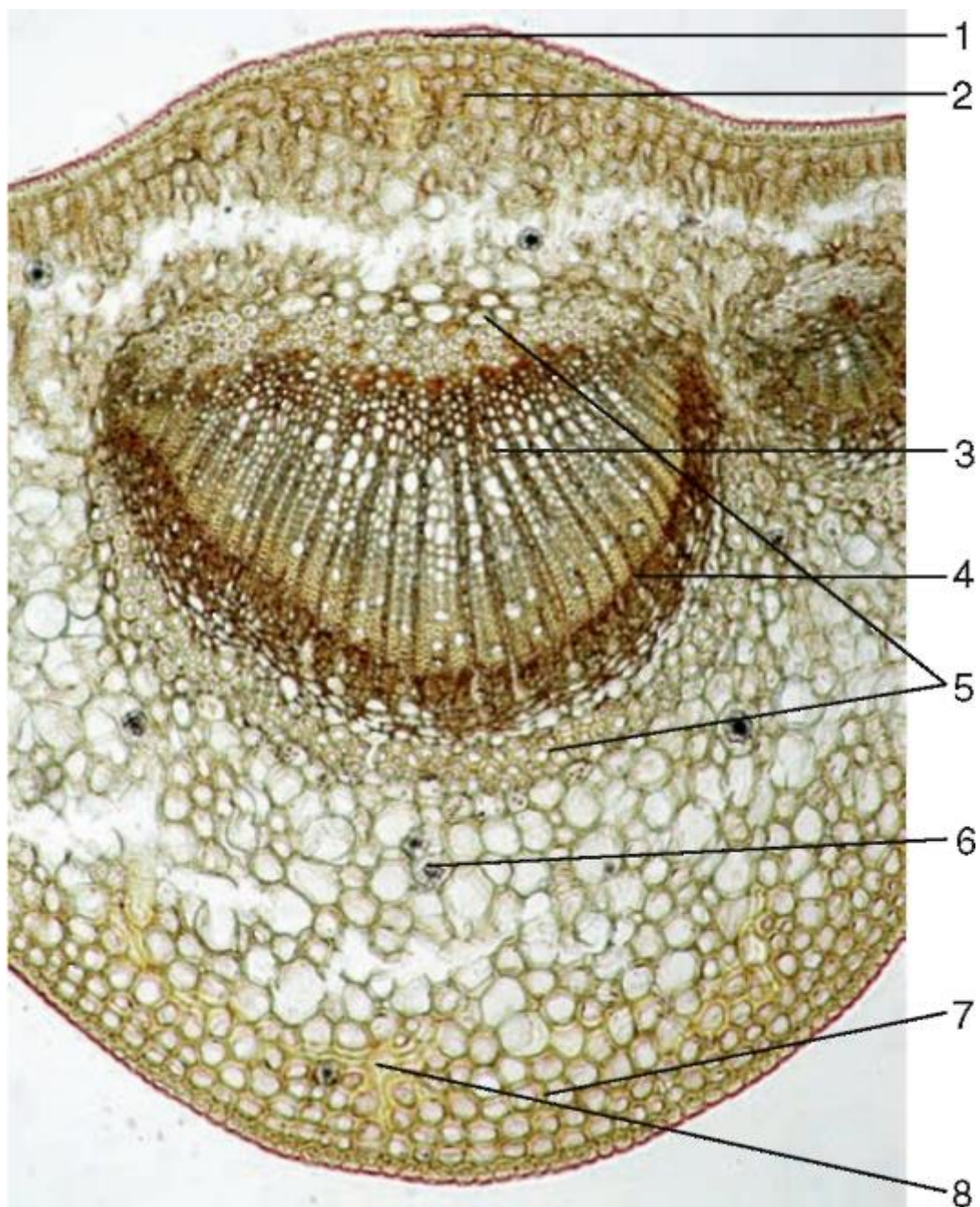


Рис. 3.49. Центральная часть листа камелии: 1 - эпидерма; 2, 7 - уголковая колленхима; 3 - ксилема; 4 - флоэма; 5 - склеренхима; 6 - друзы; 8 - астроклереиды

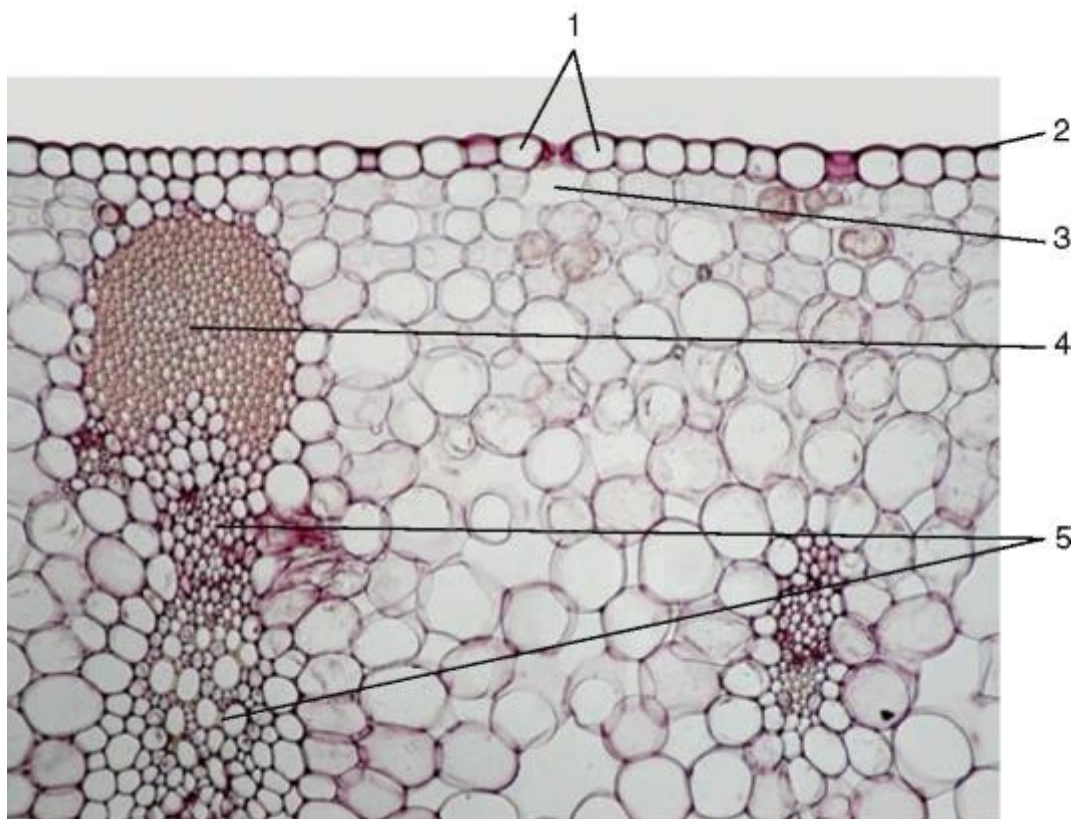


Рис. 3.50. Поперечный срез листа ириса: 1 - замыкающие клетки устьица; 2 - собственно эпидермальные клетки; 3 - воздухоносная полость; 4 - склеренхимная обкладка пучка; 5 - коллатеральный пучок

Листопад

Листопад - биологическое явление, обусловленное жизнедеятельностью растения. Лист, достигший предельных размеров, довольно быстро начинает стареть и отмирать. При старении листа замедляются жизненно важные процессы: дыхание, фотосинтез. Процессы распада начинают преобладать над синтезом, и из листа происходит отток органических веществ (углеводов, аминокислот). Лист освобождается от питательных веществ, но в нем начинают накапливаться балластные вещества, такие как соли оксалата кальция. Видимый признак старения листа - изменение его окраски. С разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов и антоцианов лист приобретает желтый, оранжевый или багряный цвет. Образованию антоцианов способствуют следующие условия: низкая температура, солнечная погода и высокое содержание сахара в клетках мезофилла. Во время дождливой, пасмурной осени листья, как правило, желтые, а не багряные, и дольше остаются на деревьях. У травянистых растений лист разрушается, но сохраняется на стебле, у деревьев и кустарников старые листья опадают. Таким образом, растения реагируют на уменьшающийся световой день и понижение температуры. Это связано с тем, что в конце лета в месте прикрепления листа к стеблю образуется отделительный пробковый слой, изолирующий лист от стебля. При порывах ветра и под собственной тяжестью лист отделяется от стебля по разделительному (пробковому) слою, и на этом месте остается *листовой рубец*. Листовой рубец покрыт пробкой, которая защищает ткани стебля на том месте, где был прикреплен лист.

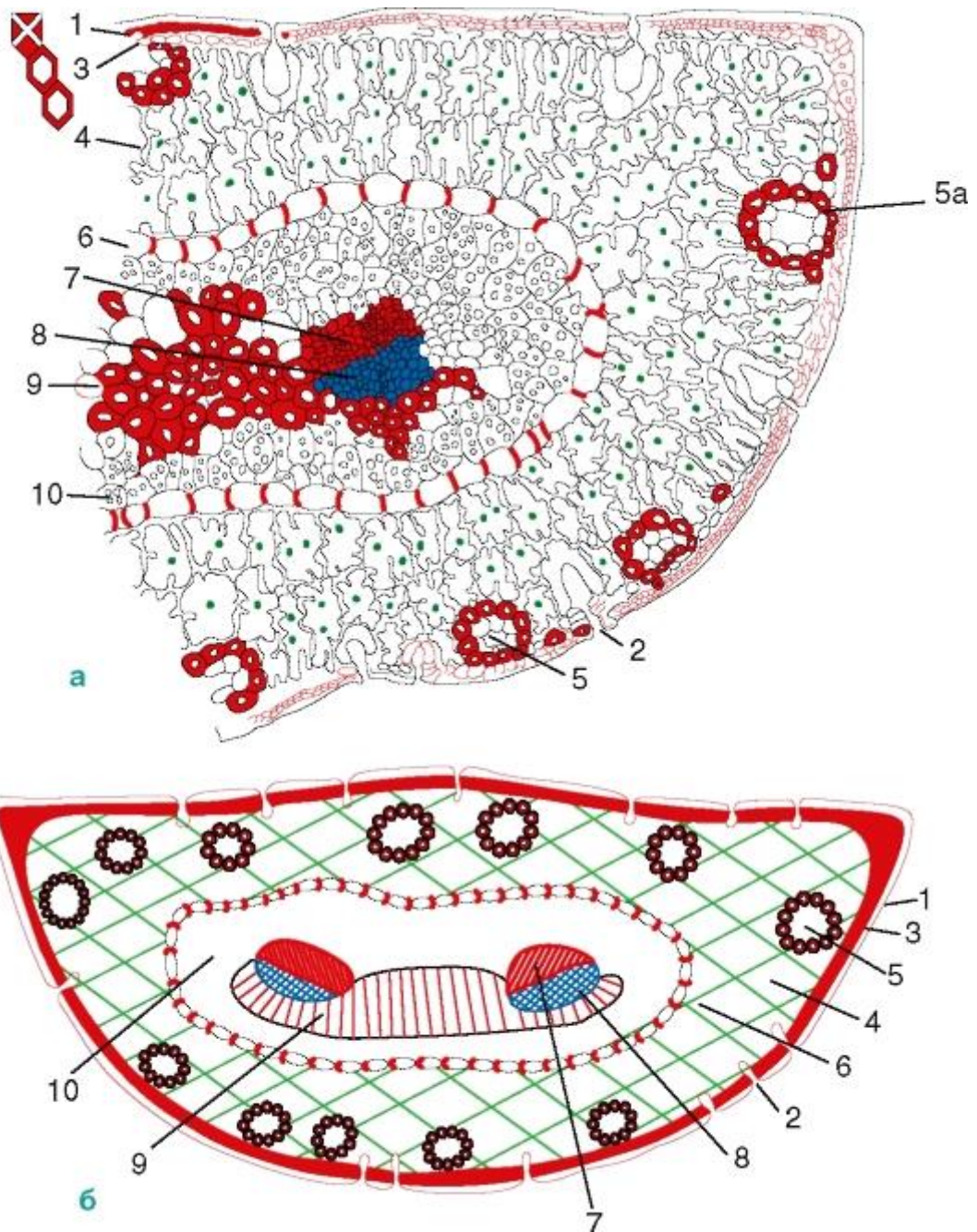


Рис. 3.51. Лист (хвоя) сосны в поперечном разрезе (а) и схематическое изображение (б): 1 - эпидерма; 2 - устьичный аппарат; 3 - гиподерма; 4 - складчатая паренхима; 5 - смоляной ход; 5а - склеренхимная обкладка; 6 - эндодерма с пятнами Каспари; 7 - ксилема; 8 - флоэма (7, 8 - закрытый проводящий пучок); 9 - склеренхима; 10 - паренхима (трансфузионная ткань)

Опадание листьев может происходить и летом в целях предотвращения растением физиологической засухи, поскольку оставшиеся листья испаряли бы воду, которая не может в это время в достаточном количестве поступить в корни.

Кроме листопадных растений есть и вечнозеленые. Они сохраняют зеленые листья в течение всего года, но по истечении своего жизненного срока (несколько лет) также опадают.

Метаморфозы листа

Листья, как и другие органы растения, подвержены разнообразным метаморфозам - изменениям внешнего вида и функций (рис. 3.52).

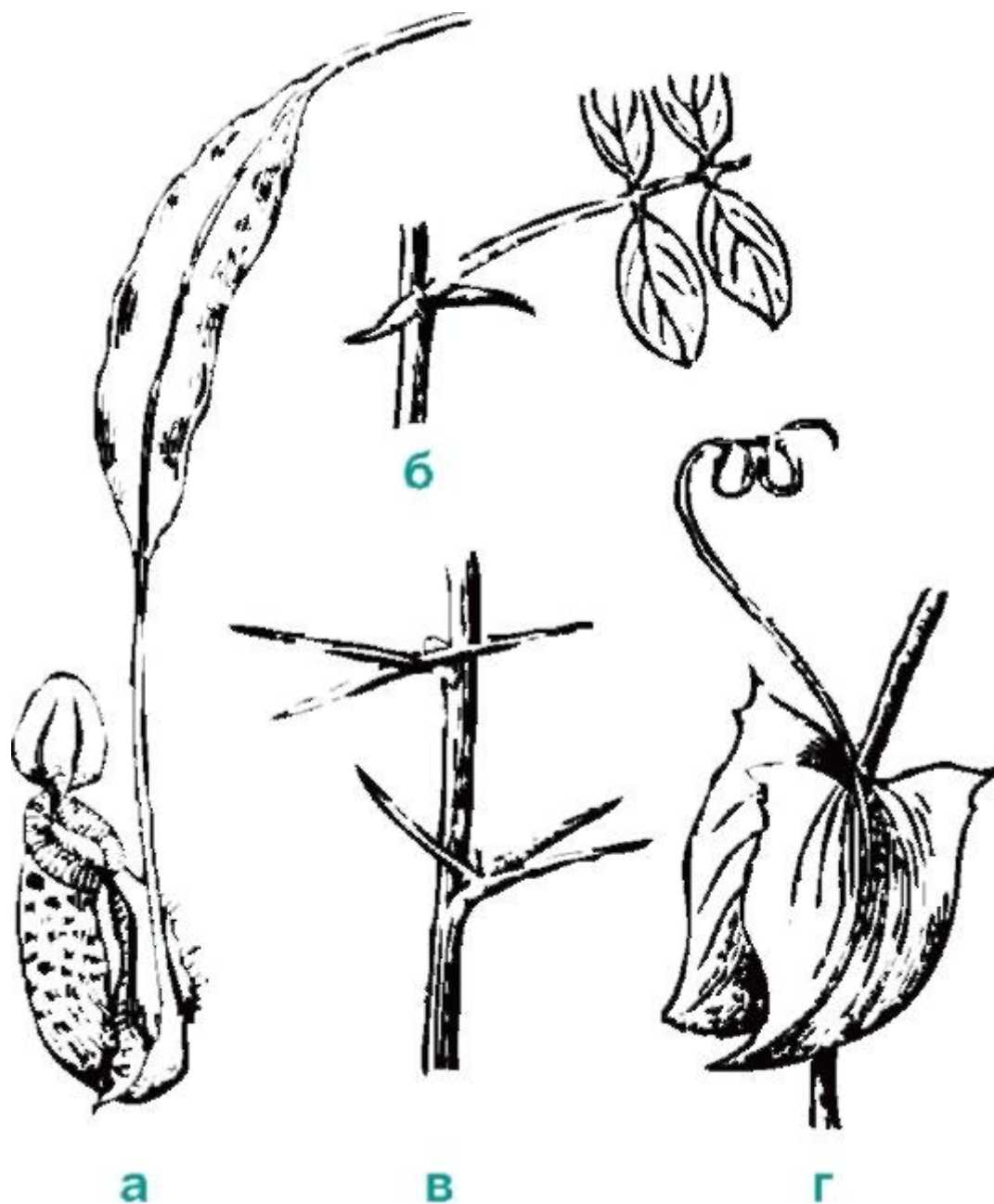


Рис. 3.52. Метаморфозы листа: а - ловчий аппарат непентеса; б - колючки акации белой; в - колючки барбариса; г - усик чины

- Усики. У многих лазающих растений, таких как диоскорея, настурция, часть листа или весь лист превращается в усики. У многих представителей семейства бобовых (гороха посевного, чечевицы) в усиках видоизменены верхняя часть рахиса и несколько пар листочков.

- Колючки - приспособления для уменьшения испарения влаги и от поедания животными. Лист полностью может быть метаморфизирован в колючку, как, например, у кактусов. У некоторых растений, например у акаций, робиний, молочаев, колючки образуются из прилистников.

- Филлодий - метаморфоз черешка (у некоторых видов чин Кавказа) или основания листа в образование, похожее на плоский лист, выполняющий фотосинтез. Филлодии характерны для растений, обитающих в засушливом климате.

• Ловчие аппараты насекомоядных растений представляют собой видоизмененные листья. Эти растения автотрофные, но способны также переваривать мелких насекомых и добывать готовые органические вещества. Например, росянка, обитающая на торфяных болотах, имеет ловчий аппарат в виде пурпурной ножки - выроста пластинки листа и овальной головки - железки, выделяющей секрет наподобие пепсина, с кислотой и ферментом (см. рис. 3.52).

Задания для самостоятельной подготовки

1. Назовите зоны корня. Дайте характеристику каждой зоне.
2. Охарактеризуйте первичное строение корня. Назовите отличия в строении корня однодольных и двудольных растений.
3. Охарактеризуйте переход от первичного к вторичному строению корня. Объясните, с чем связан и для каких растений характерен этот переход.
4. Охарактеризуйте вторичное строение корня и возможные формы образования корнеплодов.
5. Перечислите метаморфозы корня, типы корневых систем.
6. Дайте понятие побега, опишите его строение, типы ветвления.
7. Назовите типы расположения стебля в пространстве и листорасположение.
8. Дайте понятие почки. Опишите виды почек по их строению и месторасположению.
9. Перечислите надземные и подземные видоизменения побега. Дайте им характеристику.
10. Охарактеризуйте строение стебля и корневищ однодольных растений. Назовите пучки, характерные для этих растений.
11. Охарактеризуйте строение стебля и корневищ двудольных растений. Назовите пучки, характерные для этих растений.
12. Охарактеризуйте покровную ткань стебля древесного растения.
13. Перечислите ткани, входящие в первичную кору и центральный осевой цилиндр древесного стебля.
14. Опишите роль камбия в стебле древесного растения и механизм образования годичных колец.
15. Охарактеризуйте особенности строения древесины в стебле древесных растений.
16. Охарактеризуйте строение твердого и мягкого луба.
17. Охарактеризуйте покровную ткань листьев разной анатомической структуры.
18. Дайте характеристику типам мезофиллов листа.
19. Опишите механические и проводящие ткани листа. Назовите их местоположение.
20. Перечислите пигменты, содержащиеся в клетках зеленого листа, и назовите место их сосредоточения.
21. Назовите особенности строения радиального листа (хвоинки сосны).
22. Дайте морфологическую характеристику и классификацию листьев.
23. Перечислите метаморфозы листьев.

Глава 4. ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ - МУСНОТА. ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ - PROTOSTISTA. ЦАРСТВО ГРИБЫ - МУСОТА (FUNGI)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ И ТАКСОНЫ. БИНАРНАЯ НОМЕНКЛАТУРА

Систематика изучает многообразие растительных организмов, и ее основная задача - классификация этого огромного многообразия. Вид представляет собой основную таксономическую категорию в систематике. Каждый вид принадлежит к какому-либо роду, род - семейству, семейство - порядку, порядок - классу, класс - отделу, отдел - царству. При необходимости используют и промежуточные таксономические категории: подвид, подрод, подсемейство, надпорядок, надцарство и др.

Таксонами принято называть реально существующие или существовавшие группы организмов, которые в процессе классификации отнесены к определенным таксономическим категориям. Например, ранги рода или вида представляют таксономические категории, а род Шиповник и вид Шиповник собачий - два конкретных таксона. Первый таксон охватывает все существующие виды рода Шиповник, второй - все особи, относимые к виду Шиповник собачий (табл. 4.1).

Научные названия всех таксонов выше вида состоят из одного латинского слова, т.е. униномиальны. Для видов, начиная с 1753 г. (времени выхода в свет книги К. Линнея «Виды растений»), приняты *биномиальные названия*, включающие два латинских слова. Первое слово обозначает род, к которому относится данный вид, второе - видовой эпитет. После названия вида с заглавной буквы ставится первая буква фамилии ученого, описавшего этот вид. Например, ландыш майский (*Convallaria majalis* L.). Виды существуют и возникают 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».

Таблица 4.1. Таксономические категории и таксоны (на примере вида Шиповник собачий)

Таксономическая категория	Таксон
Царство	Растения (<i>Plantae</i>)
Отдел	Покрытосеменные (<i>Magnoliophyta</i> , или <i>Angiospermae</i>)
Класс	Двудольные (<i>Magnoliopsida</i> , <i>Dicotyledonae</i>)
Подкласс	Розиды (<i>Rosidae</i>)
Порядок	Розоцветные (<i>Rosales</i>)
Семейство	Розоцветные (<i>Rosaceae</i>)
Подсемейство	Розовые (<i>Rosoideae</i>)
Род	Шиповник (<i>Rosa</i>)
Вид	Шиповник собачий (<i>Rosa canina</i>)

Подвиды - более мелкие таксоны внутри вида, занимающие в природе свой ареал (щавель обыкновенный).

Разновидности - различаются между собой меньше, чем подвиды, не имеют своего ареала, но при этом морфологические признаки закреплены наследственно.

Сорт - группа особей внутри вида, подвида, разновидностей, имеющих ряд наследственных, стойких признаков (зимостойкость, крупноплодность, высокая урожайность и др.), не передаваемых по наследству. Для сохранения материнских признаков сорта обычно проводят вегетативное размножение.

ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ - МУСНОТА

Царство Дробянки объединяет доядерные (то есть не имеющие ядра, ограниченного мембраной) микроорганизмы, называемые прокариотами (от лат. *pro* - перед и греч. *karyon* - ядро). Прокариоты - очень древние организмы, появившиеся свыше 3 млрд лет назад. Царство Дробянки подразделяют на два подцарства - Настоящие бактерии и Оксифотобактерии.

Подцарство Настоящие бактерии - Bacteriobionta

Бактерии - в основном одноклеточные и колониальные организмы. Условно их относят к царству растений, но связь бактерий с высшими растениями или водорослями не доказана. Бактерии распространены повсеместно. Так, в 1 см³ воды их содержится около тысячи, а в 1 см³ молока - около миллиона.

Строение бактериальной клетки

В составе *клеточной стенки* бактерий отсутствуют хитин и целлюлоза, что характерно для грибных и растительных клеток. Опорный каркас стенок образован гликопептидом (мукопротеидом) муреином. Поверх клеточной стенки расположена *капсула*, или *слизистый слой*. Эта часть клеточной стенки, оказывая дополнительную защиту бактерий, служит также для формирования колоний из отдельных клеток. Клеточная стенка сверху покрывает плазматическую мембрану бактерий.

Цитоплазма бактерий имеет зернистый вид. В химическом отношении она представляет собой сложную смесь белков, жиров, углеводов, многочисленных других органических соединений, минеральных веществ, воды и включений - запасных питательных веществ (волютина, содержащего фосфор; гликогена; жира). У фотосинтезирующих бактерий во впячиваниях наружной плазматической мембраны находится пигмент бактериохлорофилл. Значительная часть органических веществ существует в коллоидном состоянии, причем они всегда тщательно перемешаны. В цитоплазме присутствуют также рибосомы 70S. Кроме них можно обнаружить сложные мембранные структуры в виде самостоятельных телец - мезосом, образующихся из наружной мембраны. *Мезосомы* выполняют функцию аппарата Гольджи.

Ядерный аппарат бактерий, представленный одной кольцевой молекулой ДНК, называют *нуклеотидом*. Нить ДНК у бактерий прикрепляется какой-либо частью к цитоплазматической мембране или ее выростам с помощью специфических белков. Таким образом, цитоплазматическая мембрана у бактерий принимает участие в делении нуклеотида. Кроме кольцевой хромосомы, могут находиться более короткие двухцепочечные нити ДНК - так называемые *плазмиды* (внехромосомные факторы наследственности).

Многие бактерии подвижны. Органами движения у них служат жгутики и тонкие палочковидные белковые выросты - *пили*, или *фимбрии* (они короче и тоньше жгутиков, помогают прилипать к другим клеткам). Основание жгутиков находится под цитоплазматической мембраной, закрепляясь там с помощью пары дисков (рис. 4.1).

Бактерии могут образовывать колонии. У большинства бактерий, растущих на неокрашенных средах, колонии бывают сероватыми или беловатыми, иногда они

полупрозрачны, а иногда совсем непрозрачны. Однако для некоторых видов характерно образование самых разнообразных пигментов (бактериохлорофилла, цитохромов, липохромов и др.).

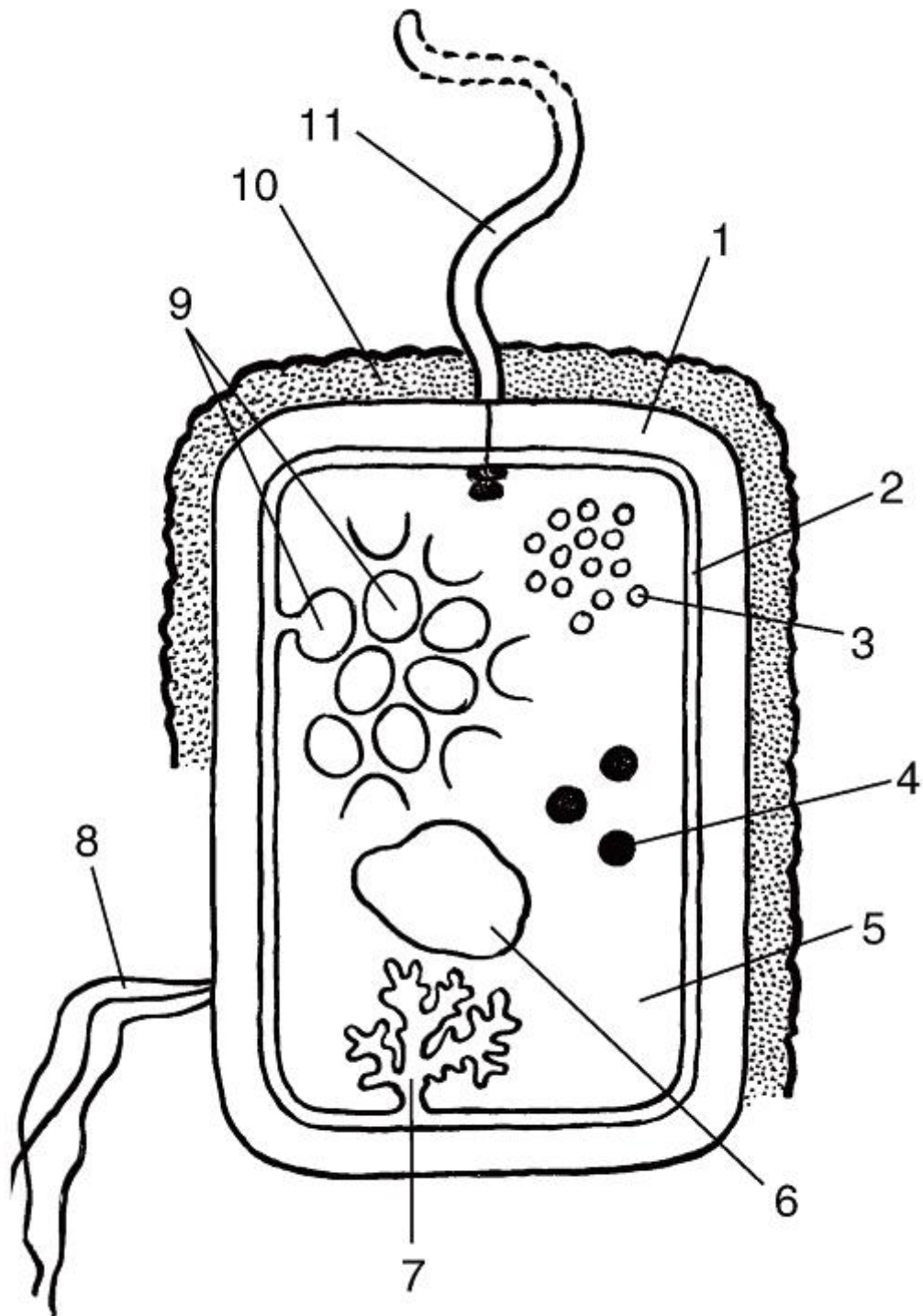


Рис. 4.1. Схема строения бактериальной клетки: 1 - клеточная стенка; 2 - плазматическая мембрана; 3 - рибосомы; 4 - запасные питательные вещества; 5 - цитоплазма; 6 - кольцевая молекула ДНК; 7 - мезосома; 8 - пили, или фимбрии; 9 - фотосинтетические мембраны; 10 - капсула; 11 - жгутик

При неблагоприятных условиях бактерии образуют споры. Процесс спорообразования состоит в том, что за счет потери воды протопласт сжимается,

покрывается плотной оболочкой, прежняя клеточная стенка разрушается и образовавшаяся эндоспора высвобождается. Плотная оболочка позволяет спорам длительное время пережить неблагоприятные условия (сотни и даже тысячи лет) и сохранять жизнеспособность. Морфологические типы бактерий показаны на рис. 4.2.

Питание и энергетический обмен

Бактерии, так же как и грибы, способны поглощать питательные вещества всей поверхностью через плазматическую мембрану, проницаемую для некрупных молекул белков, полисахаридов и др. Расщепление полимеров до более простых молекул происходит за счет выделяемых бактерией экзоферментов. Такое явление называют *внеклеточным перевариванием*.

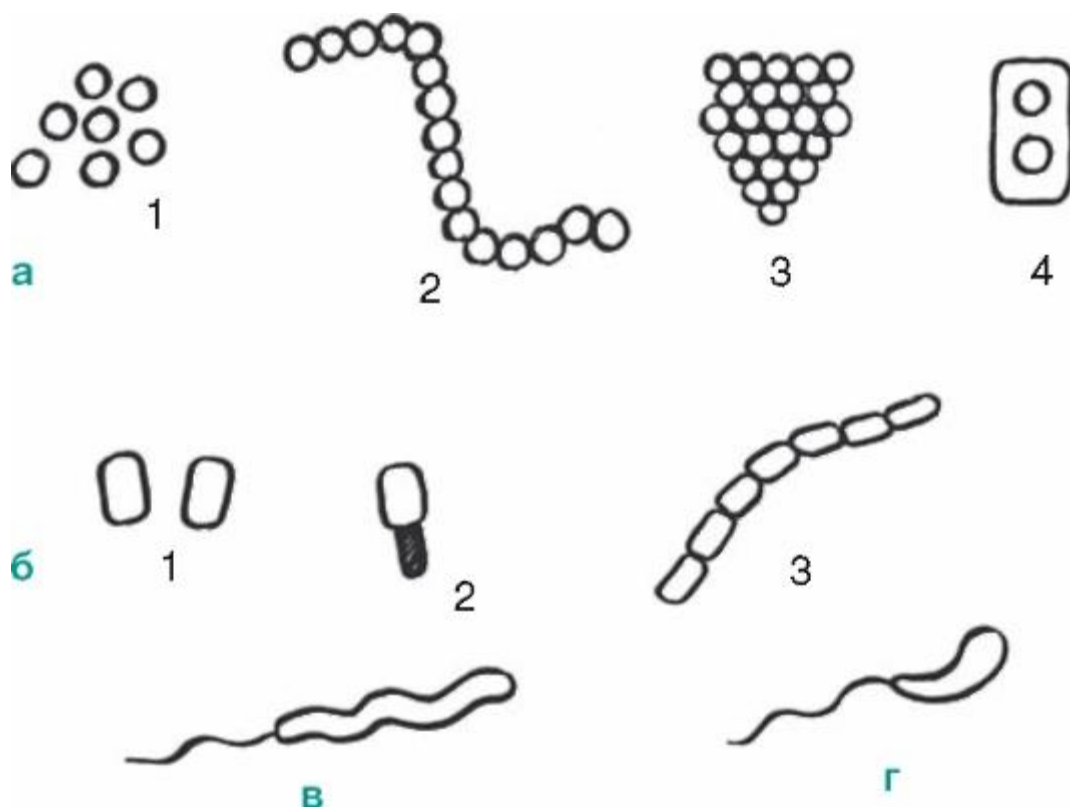


Рис. 4.2. Морфологические типы бактерий: а - *кокки*: 1 - кокки; 2 - стрептококки (многие виды вызывают инфекционные заболевания верхних дыхательных путей); 3 - стафилококки (разные штаммы вызывают фурункулез, воспаление легких, пищевые отравления); 4 - диплококки (две клетки в одной капсуле, например, пневмококк - возбудитель пневмонии); б - *бациллы* (палочковидные): 1 - одиночные палочки (возбудители брюшного тифа); 2 - бациллы с эндоспорами (например, возбудители столбняка); 3 - палочки, образующие цепочки клеток (возбудители сибирской язвы); в - *спириллы* (спиралевидные) - спиральная палочка с одним жгутиком (по форме клеток на спириллы похожи спирохеты, но есть различия по способу передвижения, например, возбудители сифилиса); г - *вибрионы* (короткие палочки, всегда изогнутые в виде запятой, например, возбудители холеры)

По типу питания различают следующие типы бактерий:

- автотрофы - хемосинтетики, фотосинтетики;
- гетеротрофы - сапрофиты, симбионты, паразиты. Автотрофы синтезируют органическое вещество самостоятельно.

Источником энергии для хемосинтетиков служит окисление минеральных веществ, а для фотосинтетиков - свет. К *хемосинтетикам* относят серобактерии, получающие энергию при окислении серы или сероводорода; железобактерии - при окислении двухвалентного железа; нитрифицирующие бактерии - при окислении аммиака или нитритов. К *фотосинтетикам* относят зеленые и пурпурные серобактерии, живущие в соленых, пресных и серных водоемах. Фотосинтез у них проходит по анаэробному типу, т.е. без выделения O_2 , с задействованием фотосистемы I, в отличие от сине-зеленых водорослей (цианобактерий) и растений.

Гетеротрофы питаются органическими веществами, произведенными другими организмами. *Сапрофиты* получают необходимый углерод путем разложения готового органического вещества мертвых организмов; *паразиты* используют вещество живых растений, животных и человека. Бактерии, живущие в симбиозе с растительными или животными организмами, называют *симбионтами* (например, клубеньковые азотфиксирующие бактерии бобовых). Энергетический обмен (катаболизм) у гетеротрофных бактерий связан с окислением органических веществ в форме аэробного дыхания и брожения. По типу дыхания бактерии бывают *анаэробами* (столбнячная палочка) и *аэробами* (туберкулезная палочка).

Размножение бактерий

Для бактерий характерно бесполое и половое размножение.

Бесполое размножение. После достижения определенных (критических) размеров клетка подвергается делению. Для подавляющего большинства прокариот характерно *равновеликое бинарное поперечное деление*, приводящее к образованию двух одинаковых дочерних клеток. Весь цикл деления прокариот можно разделить на три стадии:

1) редупликацию ДНК - начинается в точке прикрепления кольцевой хромосомы к цитоплазматической мембране, которая определяет начало и конец ее репликации;

2) синтез мембраны в области контакта ДНК с цитоплазматической мембраной - приводит к разделению (растаскиванию) дочерних молекул ДНК и оформлению обособленных хромосом;

3) образование поперечной перегородки, идущей от периферии к центру, - перегородка разделяет две дочерние хромосомы, каждая из которых прикреплена к цитоплазматической мембране (рис. 4.3).

Такое простое деление клетки в благоприятных условиях наступает каждые 15-20 мин, что обеспечивает большую интенсивность размножения. Таким образом, при равновеликом бинарном делении материнская клетка делится на две дочерние клетки.

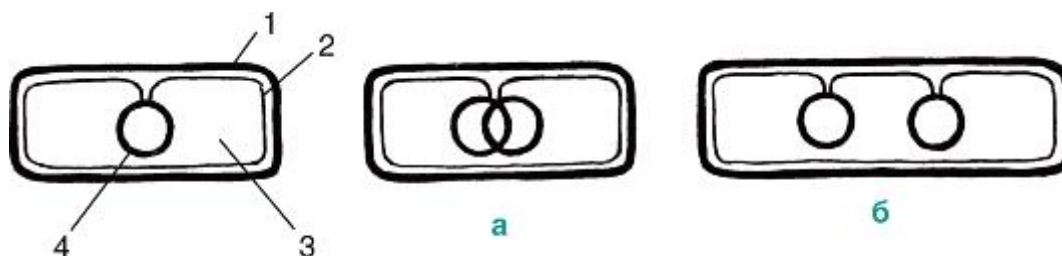


Рис. 4.3. Равновеликое бинарное поперечное деление бактерий: а - редупликация ДНК; б - синтез мембраны в области контакта ДНК с цитоплазматической мембраной; 1 - клеточная стенка; 2 - плазматическая мембрана; 3 - цитоплазма; 4 - молекула ДНК

Половое размножение. У некоторых бактерий известен половой процесс, при котором происходит лишь генетический обмен между клетками, но не образуются новые клетки. Он состоит в прямом контакте двух клеток, при этом формируется (клеткой-донором, выполняющей мужские функции) специальный вырост - копуляционный канал, по которому генетический материал (ДНК) передается в клетку-реципиент (имеющую женскую потенцию). Такой процесс называют *конъюгацией*. Очень часто наблюдается передача не всей молекулы ДНК, а только ее отдельных фрагментов.

У бактерий имеются и другие способы передачи наследственного материала - *трансформация* и *трансдукция*. Первая осуществляется путем внесения ДНК разрушенных клеток одной культуры в живую культуру другой бактерии. Трансдукция проявляется в переносе генетического материала от одной культуры к другой с помощью бактериофагов. Эти способы передачи наследственного материала расцениваются как хромосомные мутации.

Значение бактерий

Бактерии участвуют в разрушении мертвого органического материала в экосистемах и тем самым включаются в круговорот углерода, азота, фосфора, серы, железа и других элементов. Роль бактерий в процессах разложения определяющая, поскольку они разлагают практически все природные соединения.

Симбиотические бактерии кишечника млекопитающих (микрофлора) участвуют в синтезе ряда витаминов группы В и витамина К, а также расщепляют клетчатку. Многие виды бактерий служат причиной болезни животных и человека (дизентерии, холеры, туберкулеза, сифилиса, бруцеллеза и др.), а также растений (бактериозов - увядания, пятнистости и др.).

Человек использует полезные свойства бактерий в народном хозяйстве и медицинской промышленности. Большая группа молочнокислых бактерий производит молочнокислое брожение за счет анаэробного окисления сахара молока и других углеводов в молочную кислоту. Так, молочнокислый стрептококк (*Streptococcus lactis*) широко применяют для приготовления простокваши; сырную палочку (*Lactobacterium bulgaricum*) - для приготовления кефира, сметаны, сыров. Бактерии используют для создания новых способов получения важнейших для промышленности веществ, в том числе спиртов, органических кислот, сахаров, полимеров, аминокислот и ряда ферментов. Они служат источником для получения антибиотиков (стрептомицина, грамицидина С).

Подцарство Оксифотобактерии - Oxiphotobacteria

Подцарство Оксифотобактерий включает в том числе отдел очень древних живых организмов - цианобактерий, называемых также синезелеными водорослями.

Цианобактерии, или сине-зеленые водоросли (*Cyanobacteria*), относят к фототрофным прокариотам. Несмотря на то что их организация близка к прокариотам (по строению клеток, наличию муреина, способности фиксировать азот), имеются и отличия от бактерий:

- наличие фотосистемы II;
- организация пигментной системы, аналогичной таковой системы красных водорослей;
- фотосинтез с выделением кислорода;
- водный (в основном пресноводный) образ жизни.

Строение

Клетки - округлые, эллиптические, цилиндрические, бочонковидные по форме - могут оставаться одиночными, объединяться в колонии или образовывать многоклеточные нити.

Клеточная стенка довольно толстая, содержит некоторое количество целлюлозы, но главные ее компоненты представлены иными полисахаридами и пектиновыми веществами. Подобно клеточным стенкам многих прокариот, клеточная стенка сине-зеленых водорослей содержит муреин (гликопептид). В клеточной стенке есть поры для сообщения между клетками. Поверх клеточной стенки часто выделяется слизь в виде толстого чехла, предохраняющего от высыхания и облегчающего скольжение.

Кроме того, в цианобактериях возможно фиксирование атмосферного азота. Настоящие вакуоли с клеточным соком редки, но в цитоплазме многих видов этих водорослей имеются газовые вакуоли, или *севдовакуоли*. Нитчатые формы колониальных цианобактерий (например, осциллятория, носток), помимо обычных клеток, имеют клетки с более крупными вакуолями, наполненными азотом, - *гетероцисты* (рис. 4.4). Гетероцисты способны фиксировать азот, снабжая таким образом азотистыми веществами прочие клетки. Считается, что эти вакуоли регулируют плавучесть клетки и позволяют ей «парить» в толще воды.

У цианобактерий найдены *пигменты*: хлорофилл а, несколько каротинов и ксантофиллов, а также фикобиллины, модифицирующие их окраску от сине-зеленой, фиолетовой и красноватой почти до черной (синий - фикоцианин и красный - фикоэритрин). Пигменты располагаются в одиночных тилакоидах. Фотосинтезирующий аппарат цианобактерий имеет фотосистемы I и II, поэтому способен к аэробному фотосинтезу с выделением кислорода. Продукты фотосинтеза могут накапливаться, хотя и в небольших количествах. Чаще всего это гликопротеид, схожий по химическому составу с гликогеном. Большинство цианобактерий, будучи автотрофными организмами, могут синтезировать все вещества клетки за счет энергии света. Однако они способны и к смешанному типу питания (как гетеротрофы).

Для цианобактерий, как и для бактерий в целом, характерно наличие нуклеотида в центральной части клетки. В качестве запасных включений в цитоплазме имеются гликоген, волютин, белок цианофицин.

Размножение

В отличие от настоящих бактерий, у цианобактерий, не имеющих жгутиков, нет полового процесса.

Вегетативное размножение одноклеточных и колониальных форм происходит за счет деления клетки пополам (как у бактерии); у нитчатых форм разделение происходит по гетероцистам.

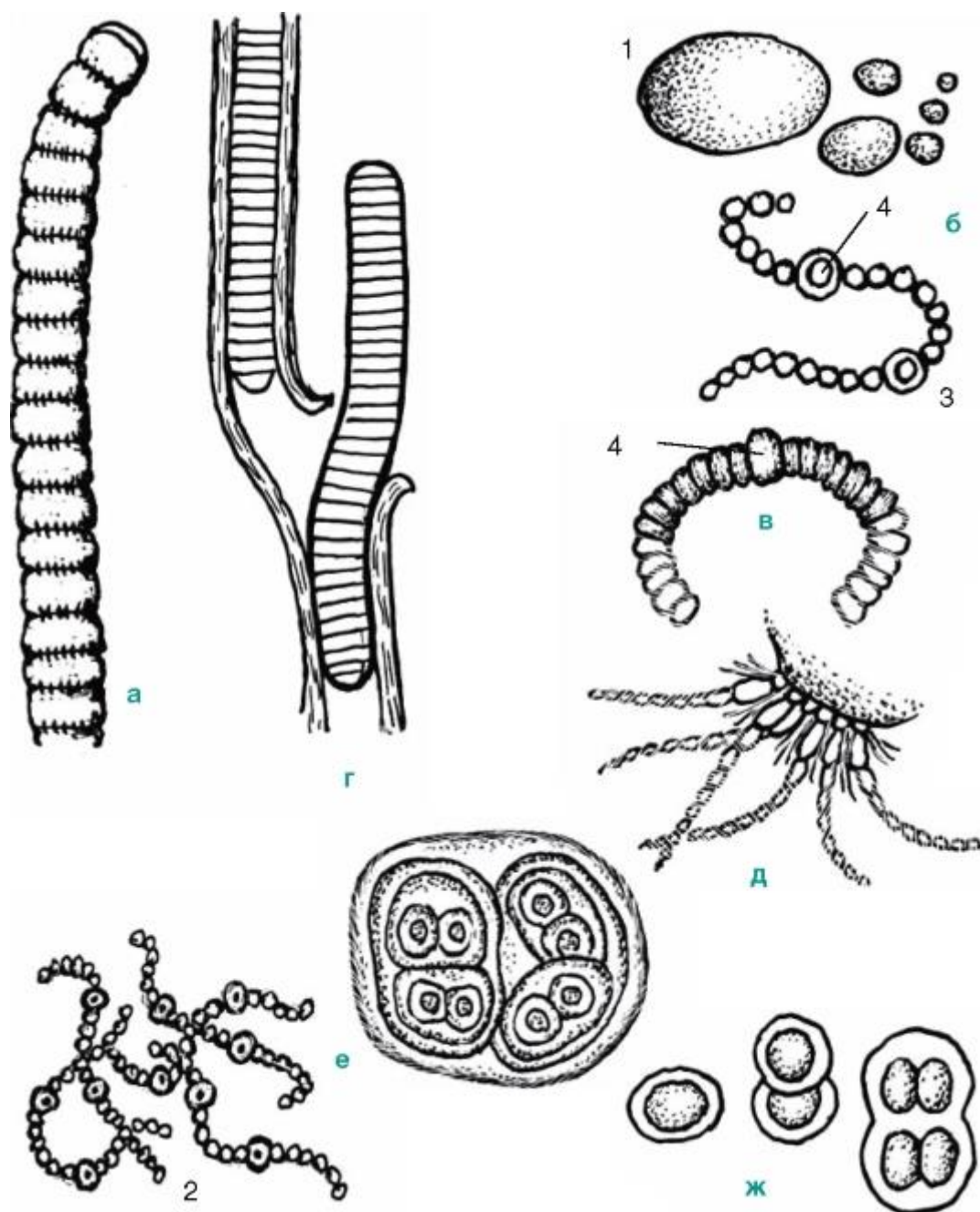


Рис. 4.4. Сине-зеленые водоросли (цианобактерии -Cyanophyta): а - осциллятория (*Oscillatoria*); б - носток(*Nostoc*); в - анабена (*Anabaena*); г - лингбия (*Lyngbya*); д - ривулярия (*Rivularia*); е - глеокапса (*Gleocapsa*); ж - хроококк (*Chroococcus*); 1 - общий вид; 2 - вид при малом увеличении микроскопа; 3 - отдельная нить при большом увеличении; 4 - гетероцисты анабены

Распространение и значение

За счет своей миксотрофности (авто- и гетеротрофного способов питания), а также азотфиксации сине-зеленые водоросли встречаются и в воде, и на суше. Их массовое развитие в воде вызывает «цветение» воды. При гниении клеток в воду выделяются токсические вещества, поэтому вода приобретает неприятный запах. Благодаря газовым вакуолям цианеи всплывают на поверхность воды, на которой образуется маслянистая пленка, не пропускающая воздух. Вода становится непригодной для питья и вызывает массовую гибель рыб (замор). На суше появляются налеты на камнях и коре деревьев, входя в симбиоз с грибами и образуя лишайники. Среди относительно немногих случаев полезного использования человеком цианобактерий - искусственное разведение видов

анабена (*Anabaena oryza*) на рисовых полях в тропиках в целях обогащения почвы соединениями азота. Внесение анабены в почву перед посевом повышает урожайность риса на 50% за счет фиксации азота из атмосферы. Некоторые виды спирулины (*Spirulina maxima*) содержат физиологически активные вещества, йодсодержащие гормоны и простагландины и рекомендуются для использования в качестве пищевых добавок.

Задания для самостоятельной подготовки

1. Дайте общую характеристику представителей царства Дробянки, укажите их латинские названия и значение.

2. Дайте общую характеристику подцарства Настоящие бактерии, укажите их значение. Приведите морфологические типы бактерий. Опишите схему бактериальной клетки.

3. Дайте общую характеристику подцарства Оксифотобактерии, укажите их представителей и значение.

ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ - PROTOSTISTA

В 1866 г. Эрнст Геккель предложил наряду с царствами животных и растений третье царство - Протисты, объединив в него и про-, и эукариотические клетки. В начале 1980-х годов американская исследовательница Линн Марголис взамен термина «протисты» ввела термин «протоктисты» и отнесла к протоктистам только относительно просто устроенные эукариотические организмы. Так, к протоктистам были

отнесены некоторые представители подцарства животных - *Protozoa*, грибоподобные организмы типа оомикот, слизевиков и все эукариотические водоросли (бурые, диатомовые, зеленые и т.д.). Все эти организмы разнообразны в морфологическом и генетическом отношении, но в общих чертах их объединяет одно: все протоктисты - эукариоты, причем чаще это обитатели вод. Известны одноклеточные, колониальные и многоклеточные протоктисты, но у этих форм не существует органов вегетативного тела. В ходе онтогенеза у всех представителей отсутствуют зародышевые стадии. Большинство обладает ундулиподиями на определенных стадиях развития. Гетеротрофное питание происходит путем заглатывания и всасывания, а автотрофное осуществляется с помощью своеобразных пластид. Размножение вегетативное, бесполое и половое.

Грибоподобные протоктисты

Грибоподобные протоктисты по способу питания - гетеротрофы. Их репродуктивные клетки подвижны и снабжены одним или двумя ундулиподиями (в отличие от грибов, у которых ундулиподии отсутствуют), реже подвижны сами амебоидные организмы. В связи с тем что на каком-то отрезке жизни они образуют клеточную стенку, большинство из них в прошлом относили к грибам.

Все представители рассматриваются в ранге отделов, что примерно соответствует типу в зоологической номенклатуре.

Отдел Оомикоты - Oomycota

Оомикоты - водные грибы, обитающие на растительных остатках, трупах насекомых, или паразиты беспозвоночных, рыб, амфибий. Наиболее высокоорганизованные - облигатные паразиты наземных растений. Это могут быть примитивные одноклеточные грибы и грибы с хорошо развитым неклеточным мицелием. Оомикоты имеют двужгутиковые зооспоры. Клеточные стенки состоят из целлюлозы и пектинов, хитин отсутствует.

Очень важное практическое значение имеет род Фитофтора (*Phytophthora*), насчитывающий около 70 видов и

имеющий *облигатных* и *факультативных* паразитов. К факультативным паразитам принадлежат виды, поражающие яблоню, цитрусовые, эвкалипты, и картофельный гриб (*Ph. infestans*). Этот паразит поражает ботву и клубни картофеля, листья и плоды томатов и других пасленовых. В клетки листа внедряются гаустории, и мицелий проходит по межклетникам. На листьях появляются бурые пятна, и пораженные участки быстро отмирают. На нижней стороне листа образуются спорангиеносцы с лимоновидными зооспорангиями. В воде из зооспорангия выходят двужгутиковые зооспоры, которые после периода подвижности развиваются в гифы, проникающие в лист или клубень. Зооспоры с водой способны заражать и молодые клубни. Гриб может жить как сапрофит на растительных остатках, а при благоприятных условиях - перейти к паразитизму. Оогамное половое размножение встречается достаточно редко. Потери урожая от фитофторы значительны. К мерам борьбы с облигатными и факультативными паразитами относят соблюдение агротехники и тщательную дезинфекцию хранилищ.

Отдел Хитридиомикоты - Chytridiomycota

Отдел насчитывает около 500 видов грибов, тесно связанных с водой. Вегетативное тело представлено голый плазменной массой или зачаточным мицелием. В основном они представляют собой паразитов водорослей, водных высших растений, грибов и беспозвоночных животных. Многие представители вызывают различные болезни сельскохозяйственных растений.

Наиболее значимый для человека из 200 представителей рода Синхитрий (*Synchytrium endobioticum*) - возбудитель рака картофеля. Тело паразита представлено плазмодием. Бесполое размножение происходит с помощью зооспор, половой процесс изогамный. Из зиготы образуется циста, сохраняющая жизнеспособность в течение многих лет. На пораженных этим грибом клубнях картофеля образуются бугристые опухоли, напоминающие губку, которые разрастаются, чернеют и разрушаются. Это может повторяться несколько раз в течение года. К осени в клубнях образуются цисты. Потери урожая составляют 40-60%. Основные меры борьбы - выведение устойчивых к грибу сортов и обеззараживание почвы.

Протоктисты-водоросли

Тело водорослей не расчленено на органы, а представлено слоевищем - талломом. Слоевище может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным. Водоросли - древние представители органического мира, возникшие в протерозое и имеющие возраст 800-900 млн лет. Считается, что все отделы водорослей ведут свое происхождение от различных групп одноклеточных организмов, т.е. не имеют родственных связей друг с другом. Их отделы различаются набором пигментов, строением пластид, продуктами фотосинтеза, накапливаемыми в клетке, числом и строением ундулоподиев, а также особенностями строения митохондрий. Большинство водорослей живут в пресноводных водоемах и морях; различают две большие экологические группы: планктонные и бентосные. Водоросли, входящие в планктон, составляют его фототрофную часть, называемую фитопланктоном. Фитопланктон производит основную массу органических веществ, за счет которых через цепи питания существует весь остальной живой мир воды. К бентосным водорослям относят макроорганизмы, прикрепленные к донному субстрату. Они служат в основном кормом для рыб и млекопитающих. Однако существуют многочисленные экологические группы водорослей: наземные (на камнях, скалах), почвенные, водоросли снега, льда и т.п. К микроскопическим водорослям льда и снега относится одноклеточная водоросль хламидомонада снежная (*Chlamydomonas nivalis*), вызывающая покраснение снега («красный снег»). Клеточная организация водорослей

Клеточная стенка водорослей состоит из целлюлозы, гемицеллюлозы и пектиновых веществ. Внутренний ее слой состоит из целлюлозы, наружный - из пектиновых веществ, которые набухают и образуют слизь, предохраняя клетку от вымывания водой (выщелачивания). У некоторых представителей в состав клеточной стенки входят такие

вещества, как кремний, карбонат кальция, альговая кислота и др. У большинства водорослей цитоплазма расположена тонким постенным слоем, окружающим крупную вакуоль. Кроме характерных для всех растений органоидов (ЭПС, рибосом, аппарата Гольджи, пластид, митохондрий и ядра), у многих присутствуют центриоли. Пластиды чрезвычайно разнообразны по форме и составу пигментов. Многие из них имеют небольшие включения - *пиреноиды*, на которых откладываются крахмальные зерна. Как правило, пластиды водорослей называют *хроматофорами*, поскольку они имеют различную форму у разных видов.

Размножение

Для водорослей характерно вегетативное, бесполое и половое размножение.

Пример *вегетативного размножения* - фрагментация, т.е. разрыв на отдельные участки таллома. *Бесполое размножение* осуществляется с помощью подвижных спор, снабженных ундулиподиями, - *зооспор*, или с помощью *апланоспор* - неподвижных клеток, лишенных ундулиподиев. При *половом размножении* происходит слияние, или копуляция, двух половых клеток - гамет, образующихся в специальных материнских клетках - гаметангиях. У водорослей встречаются хологамия, гетерогамия, изогамия и оогамия, относящиеся к классу сцеплянок, или конъюгат. У некоторых зеленых водорослей наблюдается половой процесс - *конъюгация*, при которой сливается содержимое двух недифференцированных вегетативных клеток, выполняющих функции гамет.

У водорослей впервые в цикле развития возникло чередование полового (гаплоидного) и бесполого (диплоидного) поколений.

Отдел Эвгленовые водоросли - Euglenophycota

Среди примерно тысячи представителей водорослей эвгленовые водоросли - одноклеточные микроскопические организмы (рис. 4.5). *Эвгленовые водоросли* - миксотрофы, поскольку для них характерно автотрофное питание, а для некоторых видов - голозойное питание путем заглатывания пищи с помощью ротового аппарата.

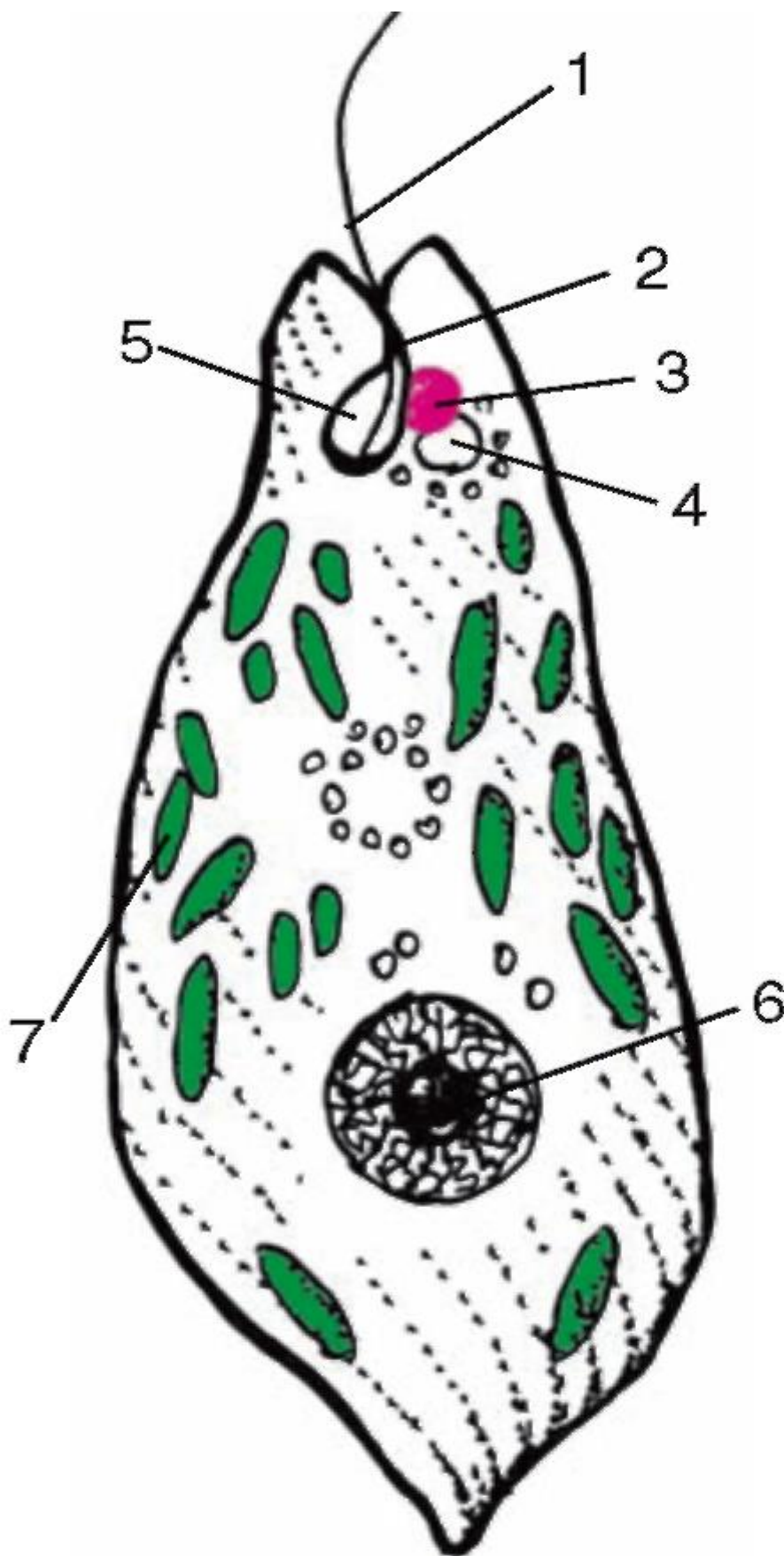


Рис. 4.5. Эвглена зеленая: 1, 2 - жгутик; 3 - стигма (светочувствительное пятнышко); 4 - выделительная (сократительная) вакуоль; 5 - резервуар сократительной вакуоли; 6 - ядро; 7 - хлоропласты

Эвгленовые обитают в пресных водоемах, богатых органикой. У них имеются плотная эластичная оболочка - пелликула и два ундулиподия. Один из них, длинный, участвует в движении, обычно направлен вперед; короткий ундулиподий в движении не участвует. Пелликула достаточно гибкая, что позволяет клетке принимать разную форму. Это происходит за счет сокращения крошечных фибрилл в цитоплазме, называемых *мионемами*: сокращение влечет за собой скольжение полосок пелликулы, и форма клетки изменяется. Это явление называют *эвгленоидным движением*.

Клетка водоросли имеет одно ядро, пиреноиды, пластиды разной формы (зернистой, лентовидной, блюдцевидной). Пластиды содержат пигменты: хлорофиллы *a* и *b*, *р*-каротин, ксантофиллы и окружены прилегающей к ним мембраной ЭПС. Основной продукт ассимиляции - парамилон, полимер глюкозы, близкий по составу к ламинарину. У некоторых эвгленовых имеется фоточувствительный красный глазок - *стигма*, содержащий *р*-каротин.

Бесполое размножение происходит за счет продольного деления надвое. Половое размножение не выявлено.

Отдел Красные водоросли (Багрянки) - Rhodophycota (Rhodophyta)

Красные водоросли - древняя группа многоклеточных организмов, выделяемых в особое подцарство во многих учебниках. Древнейшие багрянки были обнаружены в кембрии, их примерный возраст - 550 млн лет. Описано около 41 000 видов, относящихся к 650 родам.

Таллом (вегетативное тело водоросли) у багрянок имеет вид разветвленных многоклеточных нитей ярко-красного цвета, прикрепленных к субстрату с помощью ризоидов (рис. 4.6). Нередко нити склеены слизистым веществом, поэтому скользкие на ощупь.

В состав слизи входят сульфатированные полимеры галактозы, например агар. Клеточная стенка двухслойная. Наружный слой состоит из пектиновых соединений, внутренний - из гемицеллюлоз, которые могут сильно набухать и образовывать слизистую массу. Пектиновые вещества способны растворяться в кипящей воде с образованием коллоидного раствора.

В зернистых хроматофорах красных водорослей содержатся пигменты: хлорофиллы *a* и *d*, каротиноиды и фикобиллины (красные - фикоэритрины и синие - фикоцианины, дающие различную окраску в зависимости от преобладания тех или иных пигментов).

Продукт ассимиляции - багрянковый крахмал, откладываемый вне связи с хлоропластами. Этот полисахарид более близок к амилопектину и гликогену, чем к крахмалу.

Размножение может быть вегетативным (частями таллома), бесполом (с помощью неподвижных тетраспор) и половым (оогамия с чередованием ядерных фаз). Женский половой орган *карпогон* состоит из расширенной части, брюшка с яйцеклеткой и выроста - *трихогины*. Мужские органы - *антеридии* - содержат мелкие, голые, лишённые ундулиподиев спермации. С током воды спермации пассивно движутся и прилипают к трихогине. После оплодотворения яйцеклетки образуется зигота, а карпогон отделяется перегородкой от трихогины. Из зиготы формируются диплоидные карпоспоры, а из них - диплоидный таллом. На талломе в результате мейоза образуются гаплоидные тетраспоры. Тетраспоры прорастают в гаплоидный таллом, на котором вновь образуются половые органы красных водорослей.

Среди багрянок ценность для человека представляют виды родов Родимения (*Rhodomenia*) и Порфира (*Porphyra*). Некоторые багрянки из рода Анфельция

служат сырьем для получения агар-агара, основу которого составляют фикоколлоиды, используемые микробиологами для приготовления сред при культивировании микроорганизмов, а также используются в пищевой промышленности.

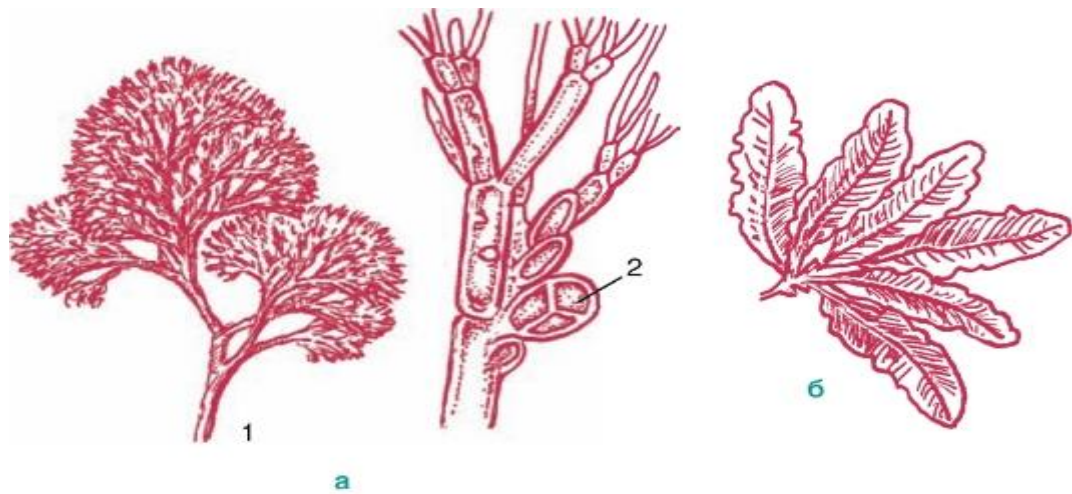


Рис. 4.6. Багрянки: а - каллитамнион: 1 - внешний вид; 2 - тетраспорангии; б - делоосприя

Отдел Диатомовые водоросли, или Диатомей, - Diatomophycota

Диатомовые водоросли - группа одноклеточных микроскопических организмов, морфологически резко отличающаяся от остальных водорослей (рис. 4.7); известны еще с нижнего мела. Описано примерно 10 000 современных видов, широко распространенных в океанах, морях, пресноводных водоемах и даже в почве.

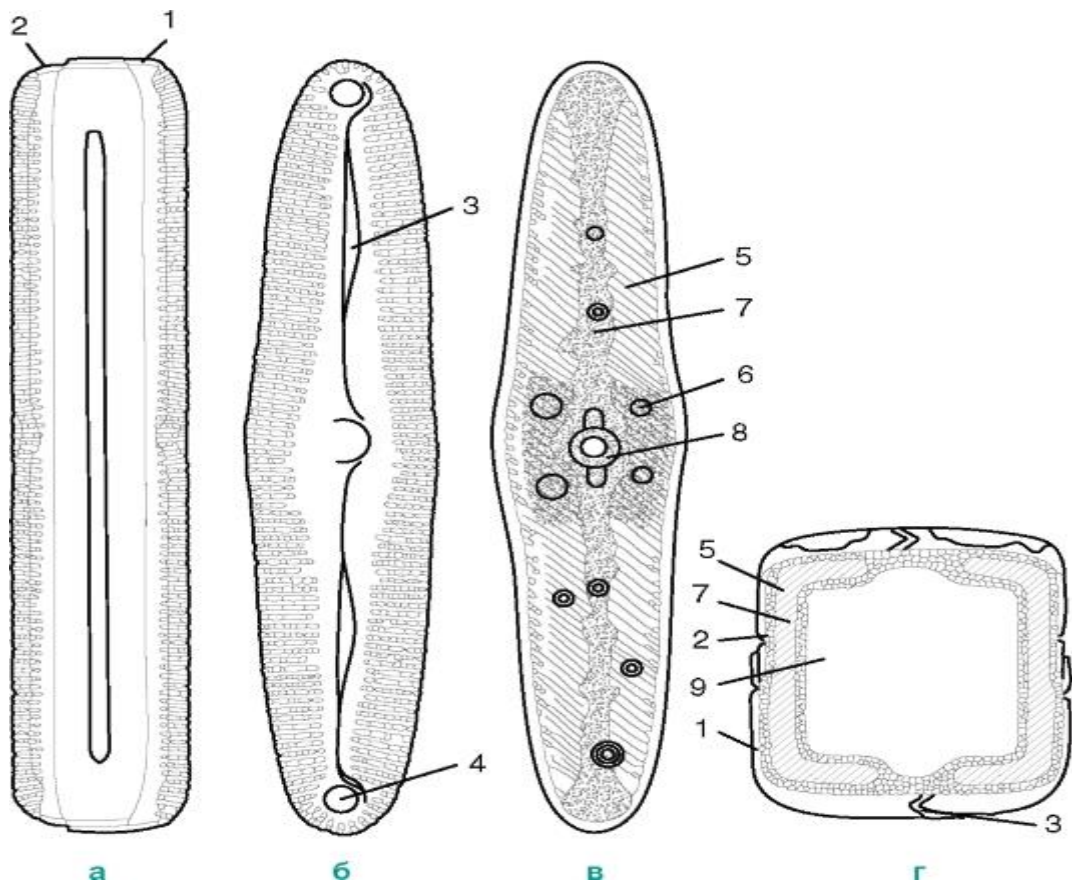


Рис. 4.7. Диатомовая водоросль пинулярия: а - вид со стороны пояска; б - вид со стороны шва; в - продольный разрез; г - поперечный разрез; 1 - эпитека; 2 - гипотека; 3 - шов; 4 - узелок; 5 - хроматофор; 6 - пиреноиды; 7 - цитоплазма; 8 - ядро; 9 - вакуоль

Общая характеристика

Диатомовые водоросли живут одиночно или объединены в колонии, различного типа цепочки, ленты, звездочки, нити, «кустики». Диатомовые водоросли представляют собой наиболее важные продуценты органического вещества, давая около четверти всей органики, создаваемой морскими организмами. Они обильны и в планктоне, и в бентосе. Почти все диатомы автотрофы, но в темноте могут питаться гетеротрофно за счет органических веществ окружающей среды. Главные запасные продукты - жирное масло, находящееся в цитоплазме в виде капель, а также полисахариды - хризоламинарин и полифосфатное соединение волютин.

Цитоплазма постенная, центральную часть клетки обычно занимает обширная вакуоль. Ядро крупное. Пластиды могут быть либо мелкими, в форме зерен, лишенных пиреноидов, либо крупными, в форме пластинок, снабженных одним или несколькими пиреноидами. Пигменты диатомей - хлорофиллы *a* и *c*, *d*- и *e*-каротины, бурые ксантофиллы - фукоксантин, диатоксантин и др. Красно-оранжевые пигменты маскируют хлорофилл и в зависимости от преобладания одних над другими придают водорослям варьирующую от желтого до бурого цвета окраску. Ундулиподии отсутствуют.

Клетки диатомей снаружи окружены твердой кремнеземной оболочкой, называемой *панцирем*, или *фрустолой*. Панцирь диатомей изнутри и снаружи покрыт тонким слоем, состоящим главным образом из пектиновых веществ и из двух разного размера створок. Большая по размерам половинка панциря - крышечка (*эпитека*) - «надета» на меньшую (*гипотеку*).

Размножение

Размножение вегетативное, за счет деления клеток по створкам надвое, и половое. При *вегетативном* размножении достраивающаяся после деления половина всегда меньшего размера и становится во всех случаях гипотекой. *Половой процесс* изогамный или реже оогамный. Все диатомеи - диплоидные организмы, гаплоидны только гаметы.

Значение

Питательная ценность планктонных диатомей не уступает ценности пищевых растений, поскольку, отмирая, диатомеи дают массу растворимых органических веществ, идущих на питание бактериям и простейшим.

Отдел Бурые водоросли - Fucophycota (Phaeophyta)

Бурые водоросли (около 1500 видов) - многоклеточные организмы, обитающие во всех морях (рис. 4.8). Это самые крупные из известных водорослей. В хозяйственном отношении наиболее важен род Ламинария (*Laminaria*). Ламинария сахарная - представитель северных морей и Дальнего Востока. Особи достигают в длину от 10 до 60 м.

Общая характеристика

Все тело ламинарии разделено на части: листовую пластинку, стволик и ризоидальные выросты. Листовая пластинка каждый год обновляется, а стволик с ризоидальными выростами зимует.

Клетки содержат одно ядро, несколько вакуолей и имеют сильно ослизняющиеся стенки. Хроматофоры округлые, в виде зерен, содержащих пигменты: хлорофилл, каротин, ксантофилл и фукоксантин. Избыток фукоксантина придает водоросли бурую окраску. Запасной полисахарид *ламинарин* откладывается вне хлоропласта - в цитоплазме.

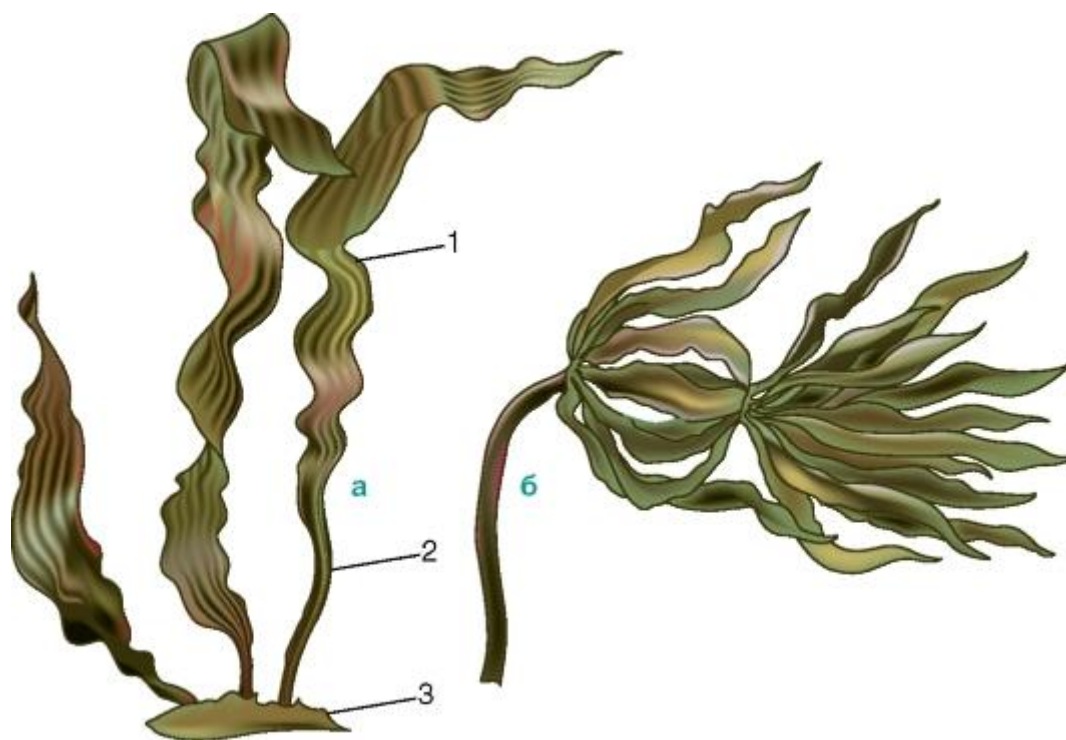


Рис. 4.8. Бурые водоросли: а - ламинария сахарная (*Laminaria saccharine*): 1 - листовидная часть таллома; 2 - стеблевидная часть таллома; 3 - корневидная часть таллома; б - ламинария северная (*L. hyperborea*)

Размножение

Вегетативное размножение осуществляется частями таллома, *бесполое* - зооспорами.

Половое размножение происходит с чередованием диплоидной и гаплоидной ядерных фаз. Половой процесс оогамный. Взрослое растение ламинарии представлено спорофитом (бесполоя фаза). В зооспорангиях, находящихся на листовой пластинке, в результате мейоза образуются подвижные зооспоры. Подвижность им придают два неравных боковых жгутика. Зооспоры попадают на дно и прорастают в заростки (*гаметофиты*) - микроскопические образования, формирующие гаметы. На одних гаплоидных заростках образуется *оогоний* с яйцеклеткой (женские половые органы), на других - *антеридий* со сперматозоидами (мужские половые органы). Вышедшая из оогония яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом с образованием диплоидной зиготы, которая сразу же, без периода покоя, прорастает во взрослую особь (рис. 4.9).

Значение

В северных морях широко распространен род Фукус (*Fucus*). Представители этого рода в основном обитают в береговой зоне и имеют дихотомически разветвленное слоевище темно-бурого цвета, достигающее 1 м в длину. Бурые водоросли находят различное применение в хозяйственной деятельности человека. Так, из них получают агар, альгинаты - вещества, широко используемые при приготовлении консервов, красящих и клеящих веществ, а также кровезаменитель и маннит. Бурые водоросли употребляют как добавку к кормам сельскохозяйственных животных, они служат также сырьем для получения йода и брома.

Отдел Зеленые водоросли - Chlorophycota (Chlorophyta)

Это самый обширный отдел среди всех водорослей, насчитывающий свыше 13 000 видов. Наиболее распространены представители трех классов: равножгутиковые,

сцеплянки и харовые. Зеленые водоросли разнообразны по внешнему виду: одноклеточные, колониальные, многоклеточные, нитчатые и т.д. Представители этого отдела большей частью обитают в пресных водоемах, имеют зеленую окраску из-за преобладания хлорофилла над другими пигментами.

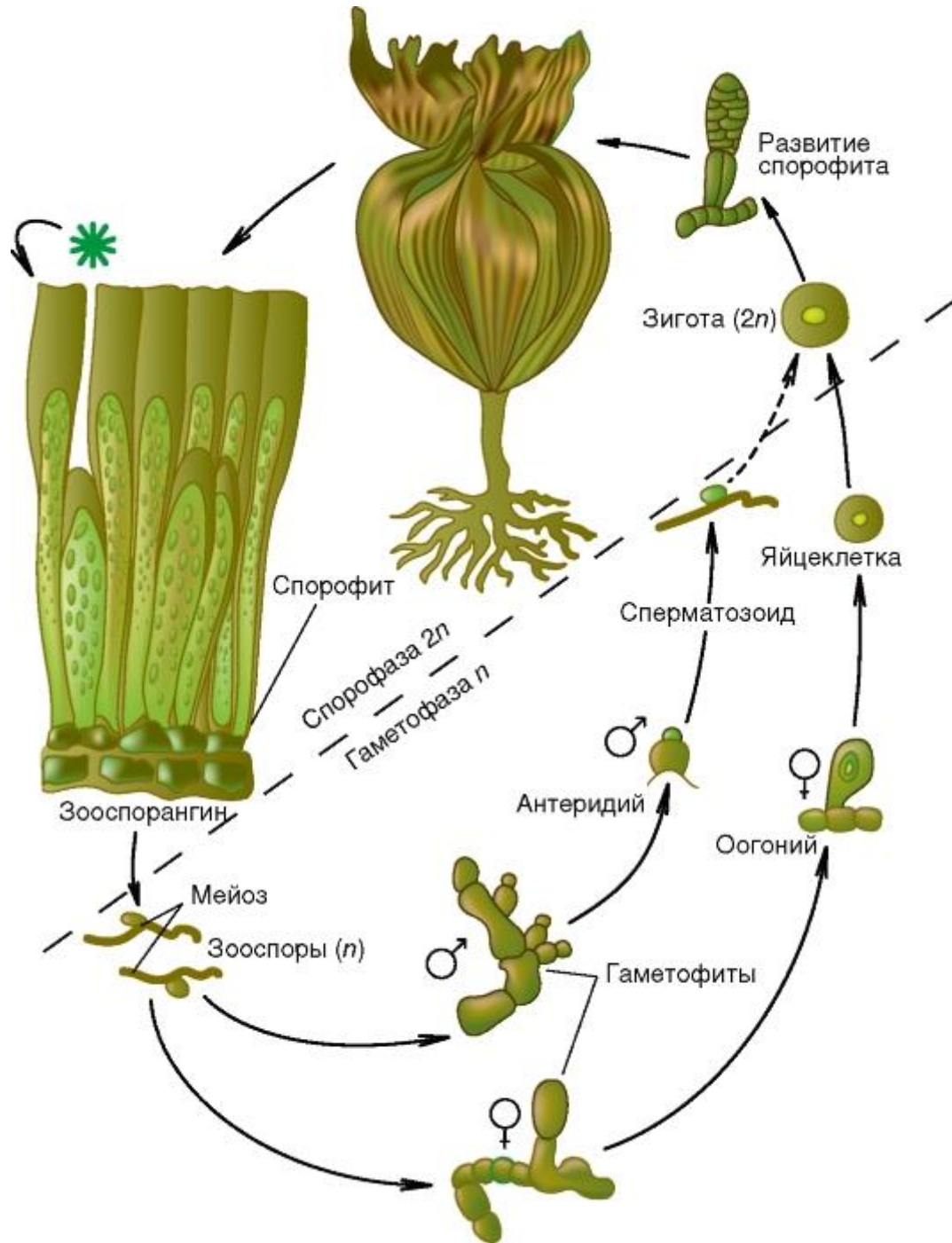


Рис. 4.9. Чередование поколений и смена ядерных фаз у бурой водоросли ламинарии

Класс Равножгутиковые. Порядок Вольвоксовые. Род Хламидомонада - Chlamydomonas

Род Хламидомонада включает около 320 видов одноклеточных организмов, обитающих в пресных водоемах, лужах, канавах.

Общая характеристика

Одноклеточная хламидомонада (рис. 4.10) совсем не похожа на растение, поскольку она активно движется и имеет пульсирующие вакуоли. Органеллы хламидомонады типичны для эукариот: аппарат Гольджи, митохондрии, рибосомы, чашевидные хроматофоры и мелкие вакуоли. В хроматофорах многих водорослей выявлена особая структура - *пиреноид*. Это белковое образование участвует в запасании углеводов, например крахмала. Красный глазок (стигма) воспринимает изменения в интенсивности освещения, и клетка либо перемещается туда, где интенсивность света оптимальна для фотосинтеза, либо остается на месте, если освещенность достаточна. Такую ответную реакцию называют *фототаксисом*.

Размножение

Взрослая особь хламидомонады гаплоидна; ей свойственны два типа размножения: бесполое и половое.

Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор (рис. 4.11, а). Родительская клетка теряет жгутики, стенки ее ослизняются (обычно это происходит при подсыхании водоема), и протопласт делится на два дочерних протопласта. В это время происходит митотическое деление ядра; кроме того, делится и хроматофор. У дочерних протопластов образуются новые клеточные стенки, глазки, жгутики. В образовании жгутиков участвуют базальные тельца. Клеточная стенка родительской клетки разрушается, и дочерние клетки, называемые *зооспорами*, выходят наружу. Из каждой зооспоры формируется полноценная взрослая клетка. *Половое* размножение: одни виды хламидомонады гомоталличны, другие гетероталличны. При этом разные виды могут быть изогамными, анизогамными или оогамными.

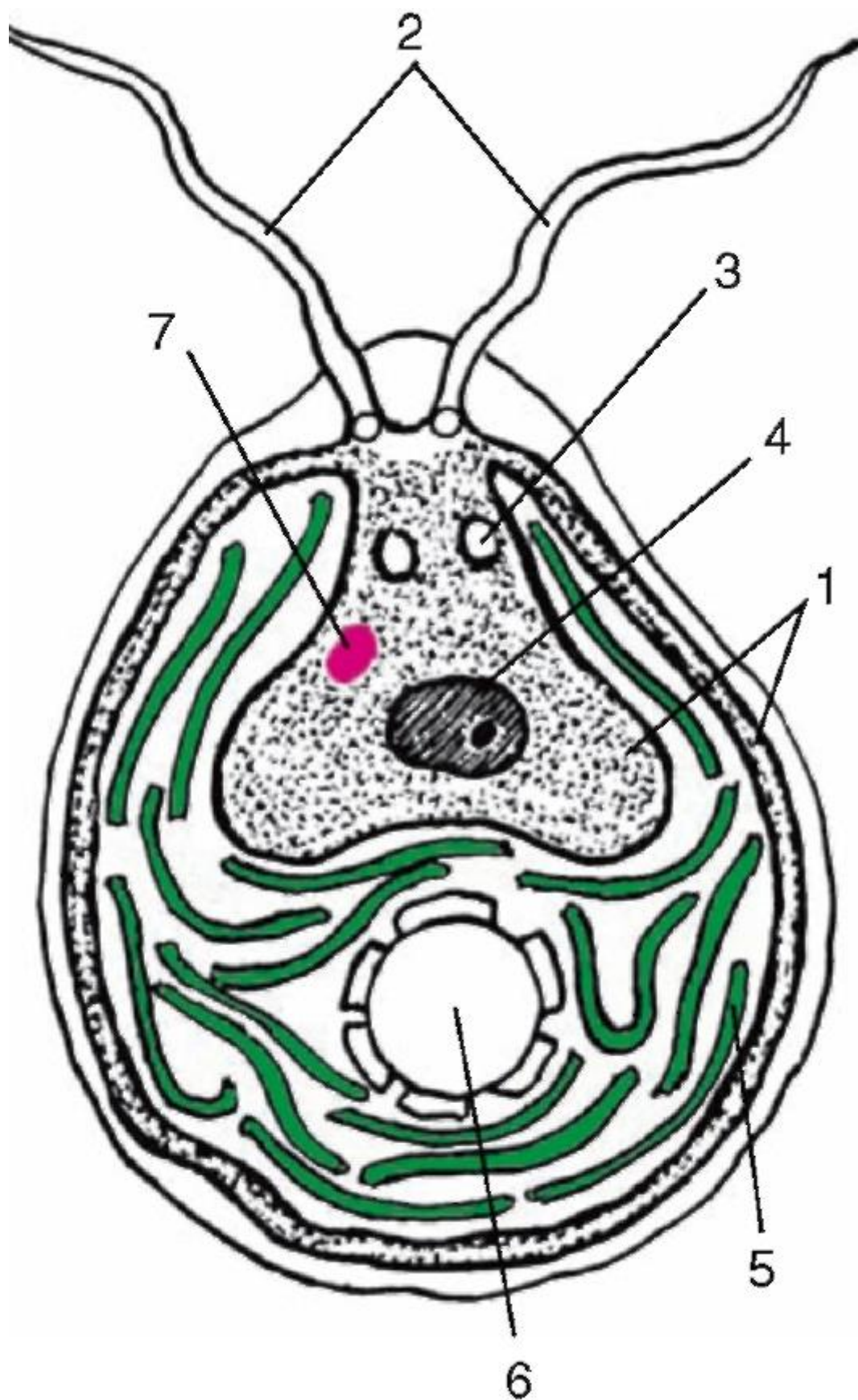


Рис. 4.10. Строение зеленой водоросли (на примере хламидомонады - *Chlamydomonas sp.*): 1 - цитоплазма; 2 - ундулиподии; 3 - пульсирующие вакуоли; 4 - ядро; 5 - хроматофор; 6 - пиреноид; 7 - стигма (красный глазок)

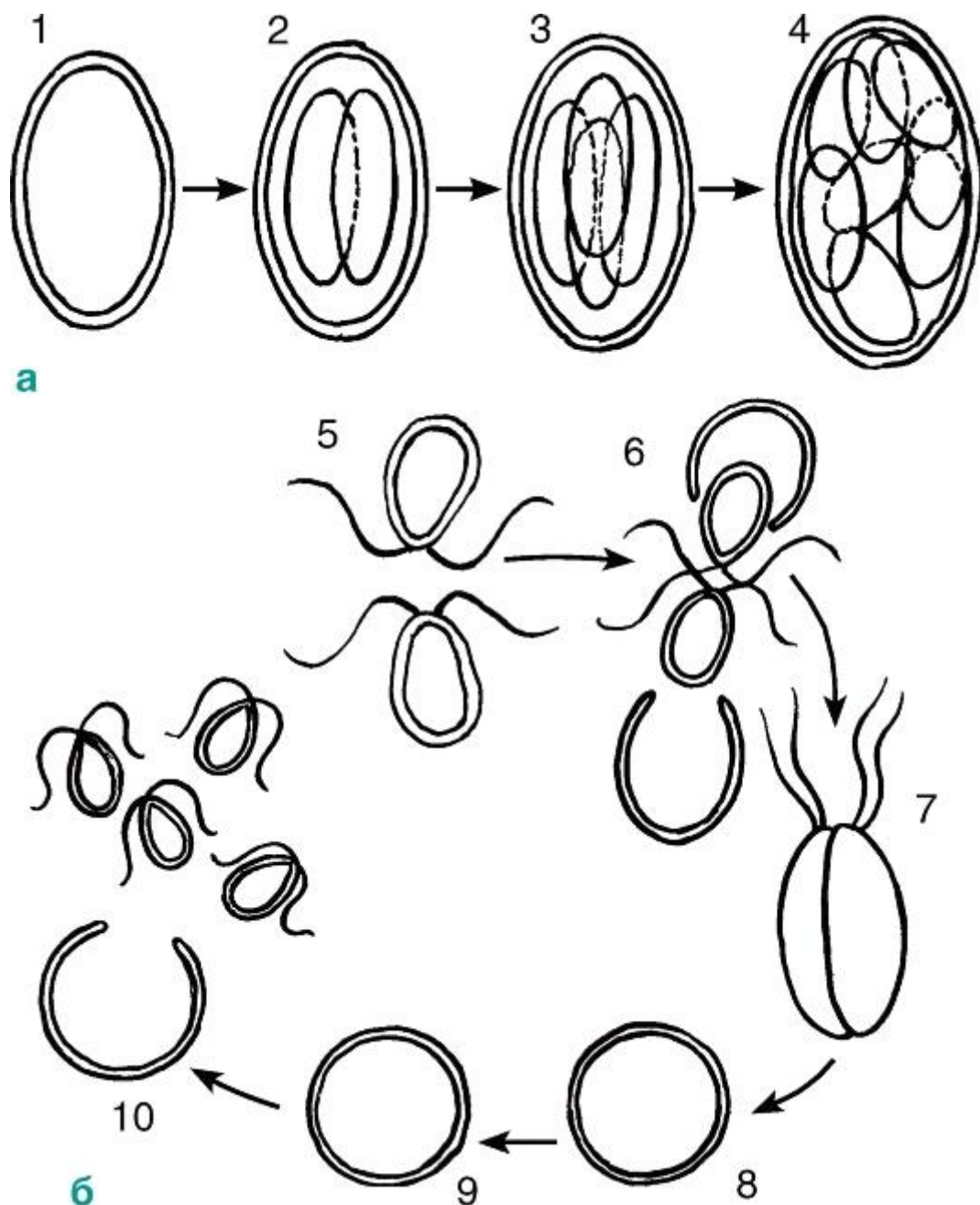


Рис. 4.11. Размножение хламидомонады: а - *бесполое*: 1 - родительская клетка; 2 - первое деление - два протопласта; 3 - второе деление - четыре протопласта; 4 - третье деление - восемь протопластов; б - *половое*: 5 - сближение родительских гетероталлических «+» и «-» клеток; 6 - сбрасывание клеточных оболочек и взаимодействие родительских клеток как гамет; 7 - изогамия с образованием зиготы с четырьмя жгутиками; 8 - зигота теряет жгутики; 9 - мейоз зиготы; 10 - образование дочерних клеток (n) в результате мейоза

Ниже рассмотрено размножение хламидомонады на примере ее *изогамных видов*. Гаплоидные гетероталлические родительские клетки хламидомонады сближаются, сбрасывают свои оболочки и взаимодействуют в дальнейшем как гаметы. Далее происходит изогамия (слияние) с образованием диплоидной зиготы с четырьмя жгутиками. Позднее зигота отбрасывает жгутики, образуя прочную клеточную стенку, и накапливает запасные питательные вещества. Далее в зиготе происходит мейоз ядра и высвобождаются четыре протопласта, которые тотчас же образуют по паре жгутиков. Таким образом формируются новые гаплоидные особи хламидомонады. Цикл развития хламидомонады происходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота (рис. 4.11, б).

Класс Равножгутиковые. Порядок Вольвоксовые. Род Вольвокс - Volvox

Вольвокс - колониальная водоросль шаровидной формы (2-3 мм). Колонии состоят из 500-600 000 клеток, расположенных по периферии шара в один слой. Каждая клетка имеет два равных жгутика, обращенных наружу шара, и по своему строению напоминает клетку хламидомонады. Внутренняя полость шара заполнена слизью. Все вегетативные клетки связаны между собой тяжами цитоплазмы и выполняют функции движения и питания (рис. 4.12). Функция полового размножения принадлежит другим специализированным клеткам, отличающимся более крупными размерами и отсутствием жгутиков.

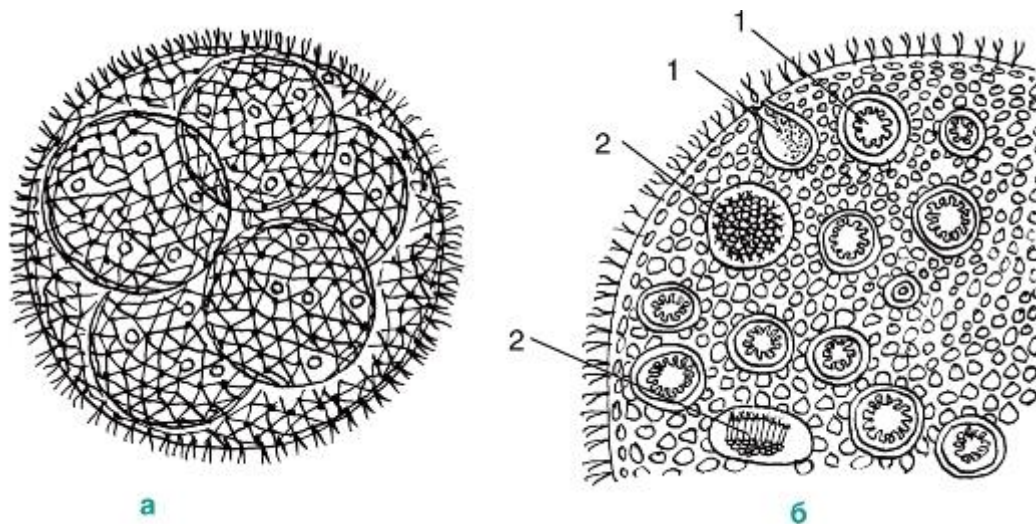


Рис. 4.12. Строение вольвокса: а - дочерние шары внутри материнского; б - часть колонии с яйцеклетками (1) и сперматозоидами (2)

Размножение

Вегетативное размножение осуществляется с помощью дочерних колоний, образующихся в материнских колониях путем последовательных продольных делений их протопластов. Затем дочерние колонии выпадают внутрь материнского шара и высвобождаются лишь после его разрушения.

При *половом* размножении часть специализированных клеток преобразуется в оогонии с яйцеклетками. В других специализированных клетках развиваются двужгутиковые сперматозоиды. Сперматозоиды одного материнского шара оплодотворяют яйцеклетки другого с образованием зиготы.

Диплоидную зиготу, которая обычно прорастает весной, называют *ооспорой*. При этом сначала происходит мейоз, а затем многократное деление. В результате возникает пластинка гаплоидных клеток, после чего постепенно формируется новое шаровидное тело вольвокса. Основная форма существования простейших в колонии проходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота (рис. 14.13).

Класс Равножгутиковые. Порядок Хлорококковые, или Протококковые, водоросли. Род Хлорелла - Chlorella

Род Хлорелла объединяет одноклеточные водоросли, широко распространенные в пресных водоемах и почве. Клетки покрыты оболочкой, содержат чашевидный хроматофор, одно ядро. Половой процесс отсутствует. При бесполом размножении материнская клетка делится на 4-10 частей. Образуются неподвижные (без жгутиков) автоспоры; еще в материнской клетке они покрываются собственными оболочками и выходят из нее после разрыва материнской оболочки (рис. 4.14).

Хлорелла характеризуется очень быстрыми темпами размножения. Каждая клетка хлореллы в течение суток может образовывать до 10 дочерних клеток. Она способна использовать от 10 до 12% световой энергии (у наземных растений - 1-2%). Сухое вещество клетки содержит 50% белков, 22% жиров, 12% углеводов, 10% минеральных солей, витамины группы В, К, С (больше, чем в лимонном соке).

Свойство хлореллы быстро накапливать биомассу используют для получения дешевого корма. Водоросль применяют и как источник пищи и кислорода при космических полетах человека.

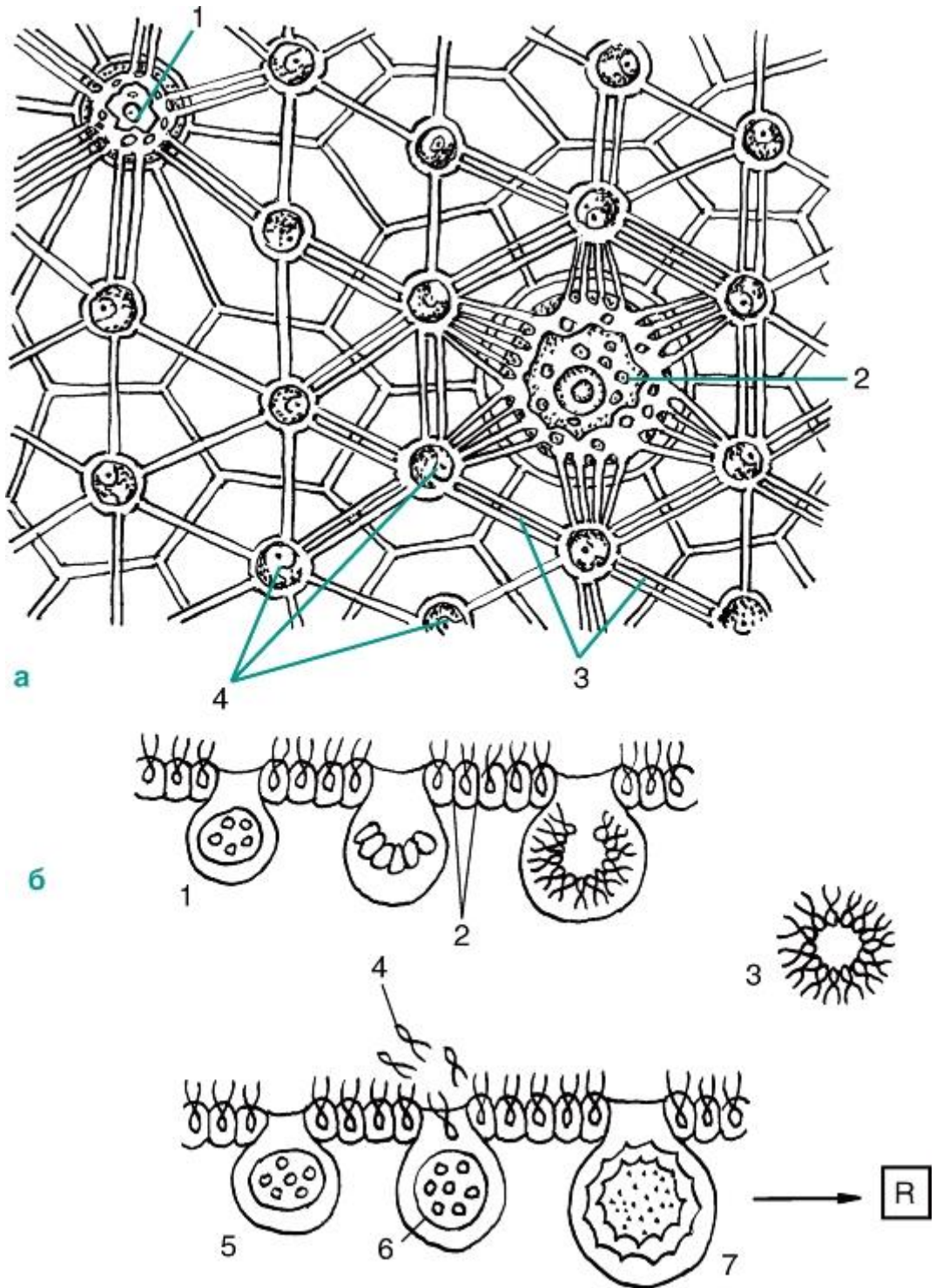


Рис. 4.13. Половое размножение вольвокса: а - вид колонии с поверхности: 1 - клетка, образующая спермин; 2 - клетка, образующая яйца; 3 - цитоплазматические связи; 4 - соматические клетки; б - образование половых клеток и зиготы: 1 - клетка, образующая

спермин; 2 - соматические клетки; 3 - шаровидная структура, образованная спермиями; 4 - спермин; 5 - клетка, образующая яйца; 6 - оплодотворенное яйцо; 7 - диплоидная зигота. R - мейоз

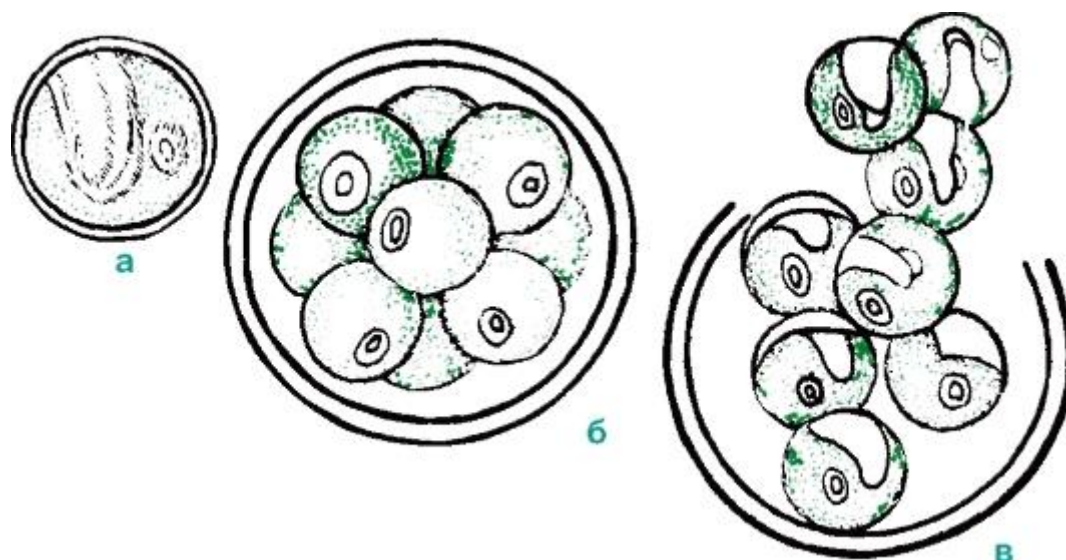


Рис. 4.14. Хлорококковые водоросли - хлорелла: а - вегетативная клетка; б - образование автоспор; в - выход автоспор наружу

Класс Сцеплянки. Род Спирогира - Spirogyra

У представителей этого класса наблюдается особый половой процесс (конъюгация) (рис. 4.15); бесполое размножение (образование зооспор) отсутствует. Один из представителей класса - многоклеточная нитчатая водоросль спирогира, свободно плавающая на поверхности пресных водоемов. В центре каждой клетки находится ядро, подвешенное на тяжах цитоплазмы (рис. 4.16). Имеется спирально закрученный (лентовидный) хроматофор с пиреноидами.

Вегетативное размножение представителей этого класса происходит частями таллома, т.е. путем разрыва нитей на отдельные участки или даже отдельные клетки.

При *половом процессе* (конъюгации) две гетероталлические нити водоросли располагаются параллельно, и у супротивных клеток появляются выросты. В месте их соприкосновения оболочки растворяются и образуется *копуляционный канал*. По каналу происходят переливание содержимого из клетки одной особи в другую, слияние ядер и образование зиготы. Зигота округляется, покрывается толстой оболочкой и переходит в состояние покоя. После периода покоя зигота редукционно делится с образованием четырех гаплоидных ядер, три из которых отмирают, а из одной ядерной клетки формируется новый организм. Таким образом, спирогира проходит свой жизненный цикл в гаплоидной фазе, а диплоидна только зигота.

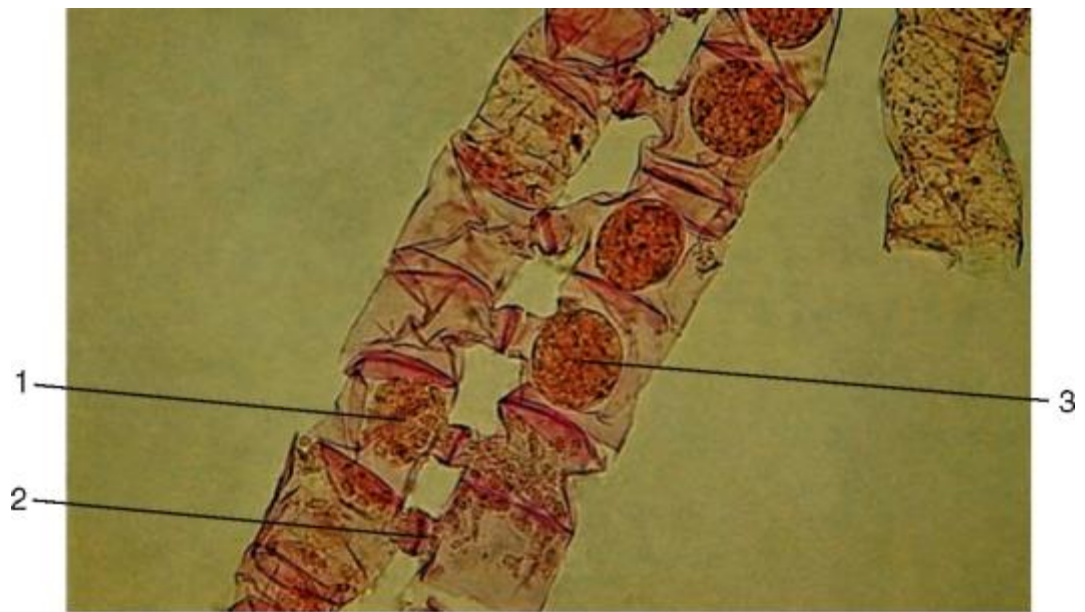
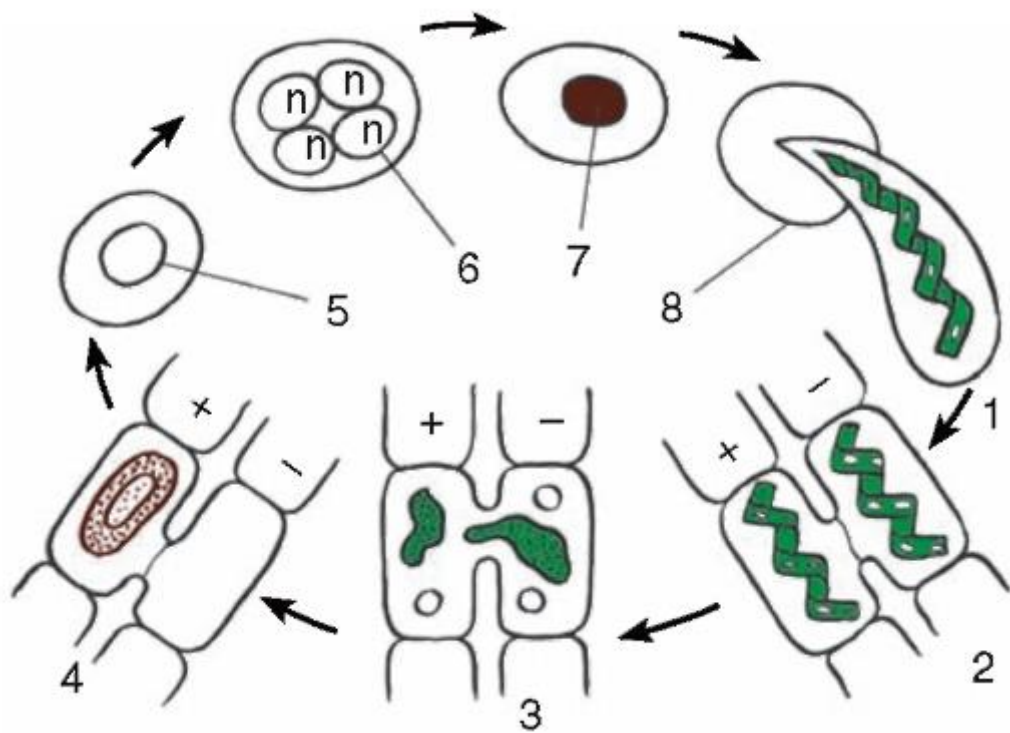


Рис. 4.15. Конъюгация спирогиры (*Spirogyra*)[^]. 1 - конъюгация; 2 - копуляционный канал; 3 - зигота



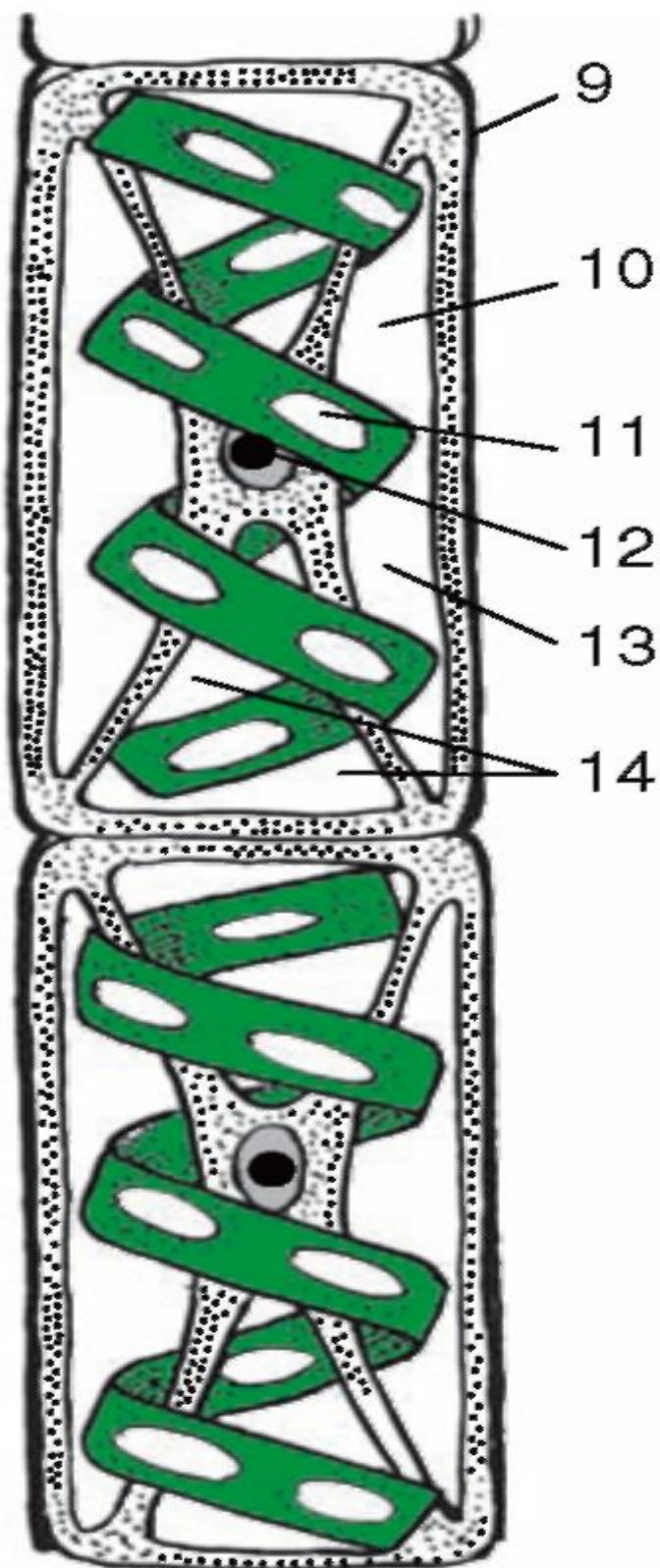


Рис. 4.16. Чередование поколений и смена ядерных фаз у зеленой водоросли спирогиры (*Spirogyra sp.*): 1 - часть таллома; 2-4 - последовательные стадии конъюгации; 4, 5 - зигота; 6 - зигота с четырьмя гаплоидными ядрами, возникающими в результате мейоза; 7 - зигота с одним функционирующим гаплоидным ядром (прочие отмерли); 8 - прорастание зиготы; 9 - клеточная стенка; 10 - цитоплазма; 10 - хроматофор; 11 - пиреноиды; 12 - ядро; 13 - цитоплазма; 14 - вакуоли

Задания для самостоятельной подготовки

1. Дайте общую характеристику грибоподобных протокцистов, их систематическому положению. Охарактеризуйте отделы Оомикоты, Хитридиомикоты.
2. Дайте общую характеристику протокцистов-водорослей, приведите их систематическое положение.
3. Дайте общую характеристику отдела Эвгленовые водоросли (латынь). Приведите рисунок эвглены зеленой и назовите ее пигменты и запасающий углевод.
4. Дайте общую характеристику отдела Красные водоросли (латынь), укажите представителей, значение. Перечислите пигменты багрянок и их запасающие вещества.
5. Дайте общую характеристику отдела Диатомовые водоросли (латынь), укажите представителей, значение. Перечислите пигменты диатомей и их запасающие вещества.
6. Дайте общую характеристику отдела Бурые водоросли (латынь), укажите представителей, значение. Приведите схему чередования поколений и смены ядерных фаз у ламинарии. Назовите ее пигменты и запасающие вещества.
7. Дайте общую характеристику отдела Зеленые водоросли (латынь), укажите представителей, значение. Приведите схему изогамии хламидомонады и конъюгации спирогиры. Нарисуйте отдельную клетку спирогиры, обозначьте ее составляющие.

ЦАРСТВО ГРИБЫ - МУСОТА (FUNGI)

Существует около 100 000 видов грибов, разнообразных по внешнему виду и распространенных во всех географических зонах Земли. Это одно из самых больших царств организмов, появившихся около 450 млн лет назад.

Общая характеристика

Тело гриба представляет собой *мицелий*, состоящий из тонких нитей - *гиф*. Мицелий тесно связан с субстратом, что обусловлено осмотическим поглощением питательных веществ. У высших грибов мицелий разделен на отдельные клетки перегородками - септами; это *септированный (клеточный)* мицелий. Низшие грибы имеют неклеточное строение мицелия, поскольку его гифы не разделены на перегородки, а представляют собой как бы одну разветвленную клетку со множеством ядер.

Грибы обособлены по своей морфофизиологической организации от остального мира живых существ. Их нельзя отнести ни к растениям, ни к животным. Существует две теории происхождения грибов: животная и растительная, поскольку клетки грибов имеют признаки как животной, так и растительной клетки (табл. 4.2).

Таблица 4.2. Особенности строения грибной клетки

Признаки растений	Признаки животных
Наличие клеточной стенки	Наличие хитина в клеточной стенке
Неподвижность	Отсутствие хлорофилла
	Гетеротрофный способ питания
	Запасное вещество - гликоген
	Продукт обмена - мочевины
	Наличие центриолей

	Митохондрии с пластинчатыми кристами
--	--------------------------------------

Теория растительного происхождения грибов предполагает их происхождение от зеленых водорослей, из чего следует, что грибы, прежде всего, - явно регрессивная группа растений, утративших хлоропласты.

Теория животного происхождения основывается на том, что грибы изначально представляют собой бесхлорофилльные организмы и, следовательно, происходят от простейших гетеротрофных организмов, а не от водорослей. Эта теория предпочтительнее, поскольку водоросли, относимые к зеленым, в качестве запасного продукта накапливают крахмал, в то время как у грибов крахмала нет.

Грибы по способу питания - гетеротрофы. Как и бактериям, им свойственно внеклеточное переваривание, осуществляемое за счет выделения ферментов во внешнюю среду. Всосывание расщепленных питательных веществ происходит осмотически всей поверхностью тела. Клетки мицелия в качестве запасных питательных веществ откладывают углеводы в виде гликогена, жиры - в виде капель липидов, а в вакуолях содержатся белки.

Грибы могут быть паразитами, сапрофитами и симбионтами. Среди первых выделяют облигатных и факультативных паразитов. *Облигатные* паразиты узкоспециализированы и имеют небольшой круг хозяев (мучнеросные, ржавчинные и головневые). Циклы развития гриба строго согласованы с продолжительностью жизни хозяина. При этом на гифах гриба образуются присоски-гаустории, которые внедряются в клетку для поглощения из нее пищи. *Факультативные* паразиты лишь временно способны к паразитизму. Они не образуют гаусторий, а с помощью ферментов разрушают ткань растения, поглощают содержимое клеток и вызывают гибель хозяина. В дальнейшем они питаются сапрофитно мертвыми остатками, подобно картофельному грибу фитофторе, поражающему многие растения семейства пасленовых.

Грибы способны вступать в *симбиоз* с высшими растениями, образуя микоризу (грибобкорень). Грибы используют углеводы, синтезируемые растением, и добывают для него (за счет минерализации органических веществ) различные соединения с азотом, фосфором, вырабатывают активаторы роста и витаминopodobные вещества.

Различают низшие и высшие грибы. К *низшим* грибам относят отдел зигомикоты, к *высшим* - сумчатые, базидиальные и несовершенные грибы.

Размножение

Размножаются грибы вегетативно, бесполом или половым путем.

Вегетативное размножение может происходить частями мицелия (почти у всех грибов) и почкованием (дрожжи).

Бесполое размножение осуществляется за счет образования спорангиоспор и конидий. *Спорангиоспоры* образуются эндогенно, внутри одноклеточных спорангиев, возникающих на гифах, - спорангиеносцах. В одном спорангии может быть до 10 000 спор; при созревании они выходят из спорангия и распространяются потоками ветра на значительные расстояния. Попав в благоприятные условия, спора прорастает в новый мицелий (например, у мукора). *Конидиоспоры* образуются экзогенно на особых гифах - конидиеносцах. Они образуют цепочки, отчлениваются и в благоприятной среде прорастают в новый мицелий (например, у пеницилла).

Половое размножение у *низших* грибов происходит:

- при слиянии гамет - гаметогамия (изо-, гетеро- и оогамия);

- при слиянии двух конечных клеток, отчлняющихся от многоядерного мицелия, - зигогамия.

Половое размножение у *высших* грибов:

- гаметангиогамия (архикарп - женский гаметангий, антеридий - мужской) у сумчатых грибов;

- соматогамия - слияние двух гаплоидных клеток вегетативного мицелия («+» и «-» физиологически различных гиф), например, у высших базидиальных грибов.

Половой процесс всегда завершается образованием диплоидной зиготы, ее мейотическим делением и спороношением.

Отдел Зигомикоты - Zygomycota

Почти все представители этого отдела ведут наземный образ жизни. Среди них есть как сапрофиты, так и паразиты высших грибов, насекомых, других животных и человека. Мицелий в основном неклеточный, клеточные стенки содержат хитин. Наиболее известен род *Мисог* (мукор - головчатая плесень).

Мукор широко распространен в природе под названием белой плесени (рис. 4.17, а). По способу питания сапрофит развивается на почве и пищевых продуктах. Мицелий представляет собой вытянутую разросшуюся гигантскую клетку со множеством ядер (неклеточное строение). Ядра имеют гаплоидный набор хромосом (я). На мицелии развиваются многочисленные вертикальные спорангиеносцы с буро-черными спорангиями (рис. 4.18). В результате митоза содержимое спорангия распадается на множество (до 10 000) спор. После созревания оболочка спорангия лопается, споры рассеиваются, прорастая в новые особи. Размножение может быть:

- бесполом (спорами);
- вегетативным (частями мицелия);
- реже половым (зигогамия).

При зигогамии (рис. 4.17, б) физиологически различные гифы (гетероталлические, условно обозначаемые «+» и «-») начинают расти навстречу друг другу. На концах гиф образуются гаметангии, отделяющиеся перегородками от остальной гифы. Далее происходит гаметангиогамия (зигогомия), заключающаяся в слиянии двух специализированных половых структур (гаметангиев), не дифференцированных на гаметы, после чего образуется зигота. Зигота покрывается толстой бурой оболочкой, формируя зигоспору. После периода покоя ядро претерпевает мейоз, а зигоспора прорастает в зародышевый спорангий. В него переходят «+» и «-» гаплоидные ядра, образовавшиеся после мейоза. В спорангии формируются споры, после их созревания спорангий вскрывается, споры рассеиваются и прорастают в новые «+» и «-» мицелии.

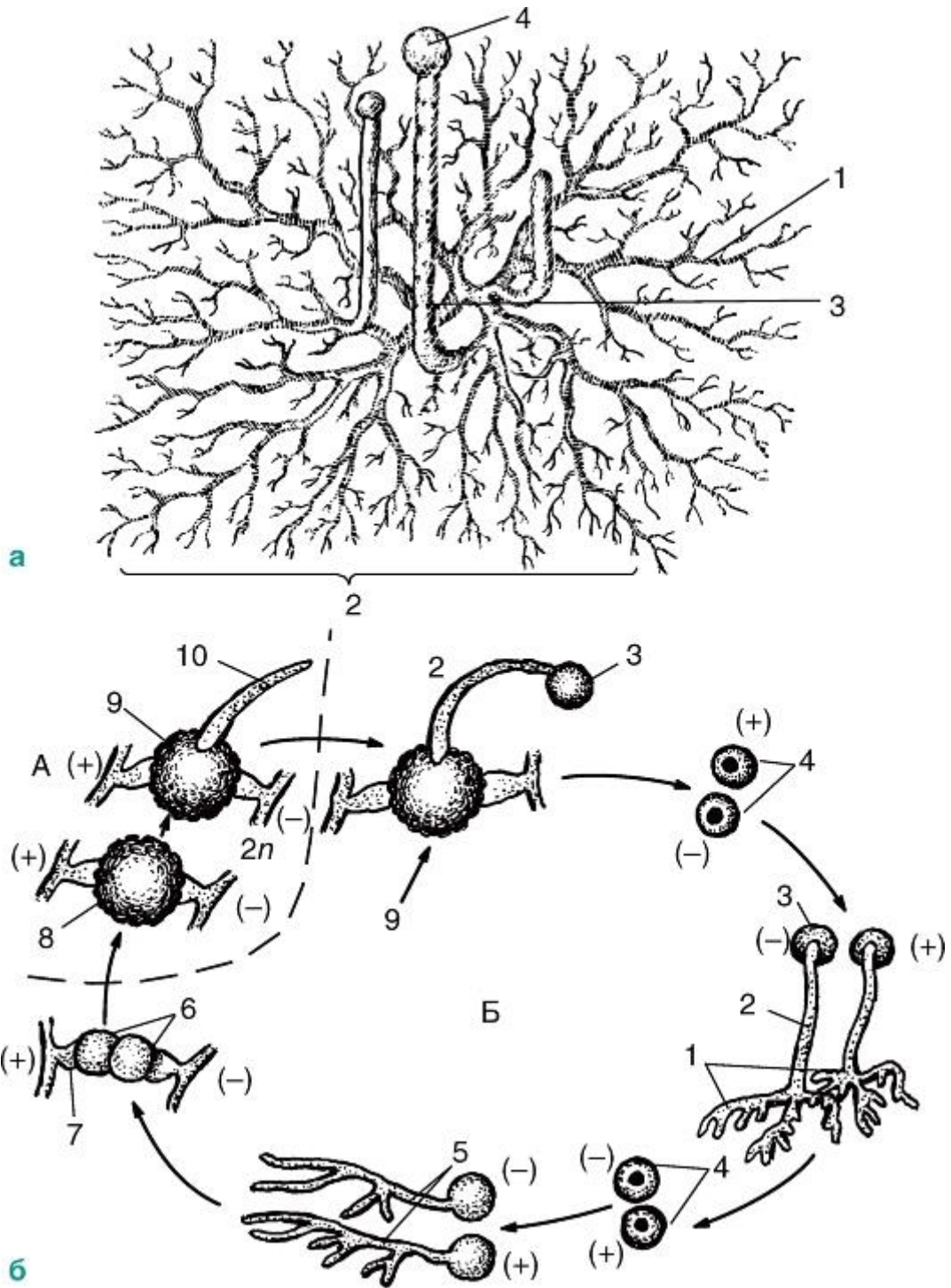


Рис. 4.17. Мукор (*Mucor шисеё*): а - строение: 1 - гифа; 2 - мицелий; 3 - спорангиеносец; 4 - спорангий со спорами; б - жизненный цикл: А - гаплоидная фаза; Б - диплоидная фаза; 1 - два гетероталлических (противоположных по физиологическому знаку) мицелия; 2 - спорангиеносец; 3 - спорангий; 4 - споры; 5 - прорастание спор; 6 - гаметангий; 7 - подвесок; 8 - зигоспора; 9 - прорастающая зигоспора; 10 - прорастающий мицелий

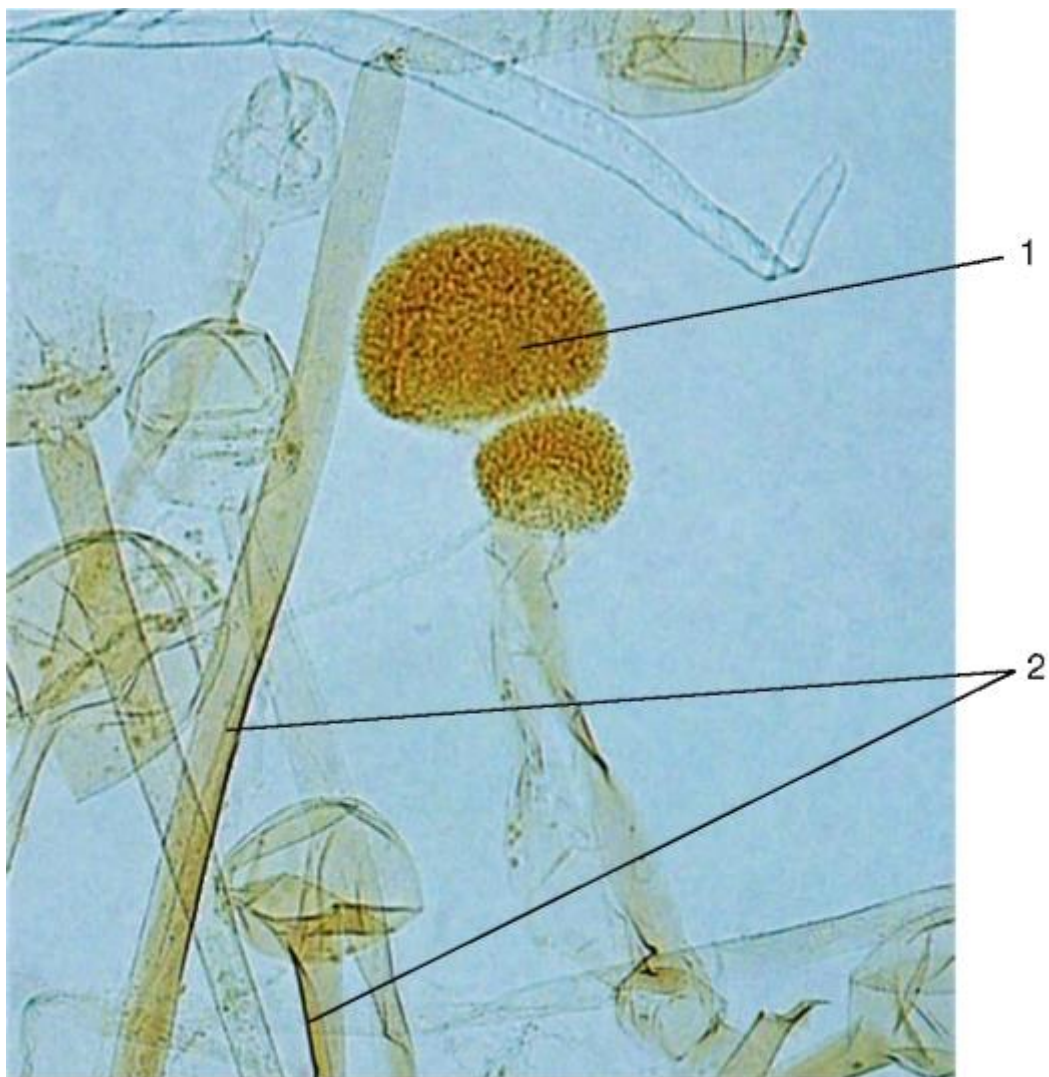


Рис. 4.18. Мукор (Afuav): 1 - спорангий со спорами; 2 - спорангиеносец

Некоторые мукоровые грибы вызывают микозы (мукомикозы) легких (ложный туберкулез), головного мозга и других органов человека, а также микозы сельскохозяйственных растений. Многие виды рода обладают высокой ферментативной активностью, что используют при получении «соевого сыра» из семян сои, спирта из клубней картофеля и т.д.

Отдел Сумчатые грибы, или Аскомикоты, - Ascomycota

Этот один из самых обширных отделов грибов включает более 30 000 видов. К нему относят дрожжи, представленные одиночными почкующимися клетками, и грибы с крупными плодовыми телами, например сморчки и строчки. Аскомикоты широко распространены в природе во всех природных зонах. По способу питания - сапрофиты. Мицелий сумчатых грибов септированный, т.е. разделен на клетки (с гаплоидным набором хромосом). Характерный признак аскомикот - наличие сумок (аск), образующихся в результате полового процесса. Сумки представляют собой замкнутые структуры с определенным количеством аскоспор (спор полового размножения), образующихся в результате мейоза.

У многих аскомикот сумки образуются в плодовых телах - у представителей подкласса *Плодосумчатые*. Различают три типа плодовых тел:

- клейстотетций;
- перитеций;

- апотеций.

У других представителей сумки формируются в клетках мицелия - у аскомикот подкласса *Голосумчатые*.

Большая роль в цикле развития принадлежит и бесполому размножению. Споры бесполого размножения - *конидии* - образуются в результате митоза на мицелии с гаплоидными ядрами (n) или конидиеносцах различного строения.

Подкласс Голосумчатые - *Nemiascomycetidae*

Наиболее распространенный и имеющий практическое значение - род *Saccharomyces* (дрожжи). Дрожжи представлены единичными овальными клетками (рис. 4.19). Для дрожжей характерно вегетативное размножение, осуществляемое почкованием. Для этого им необходимы питательная среда, содержащая сахар, и определенная температура. При неблагоприятных условиях происходит *половой процесс*: при слиянии двух гаплоидных дочерних клеток (хологамия) образуется зигота, превращающаяся в сумку. В результате мейоза в сумке образуется четыре споры (аскоспоры), прорастающие в новые дрожжевые клетки.

Лекарские дрожжи (Saccharomyces cerevisiae) объединяют многие выведенные в культуре дрожжи: спиртовые, пивные, винные, хлебопекарные. Все они разлагают сахар на этиловый спирт и CO_2 . Так, например, при добавлении в тесто дрожжи начинают разлагать имеющуюся там глюкозу, образованную из крахмала. При этом выделяется CO_2 , дающий тесту пористость и увеличение объема. При выпечке этанол и CO_2 улетучиваются.

Дрожжи представляют собой ценный пищевой и кормовой продукт. Они содержат до 50% белка, а также жиры и углеводы; синтезируют в больших количествах витамины, особенно B_2 . Их используют при лечении малокровия, а также как источник белка при добавлении в кормовые продукты в животноводстве и птицеводстве.

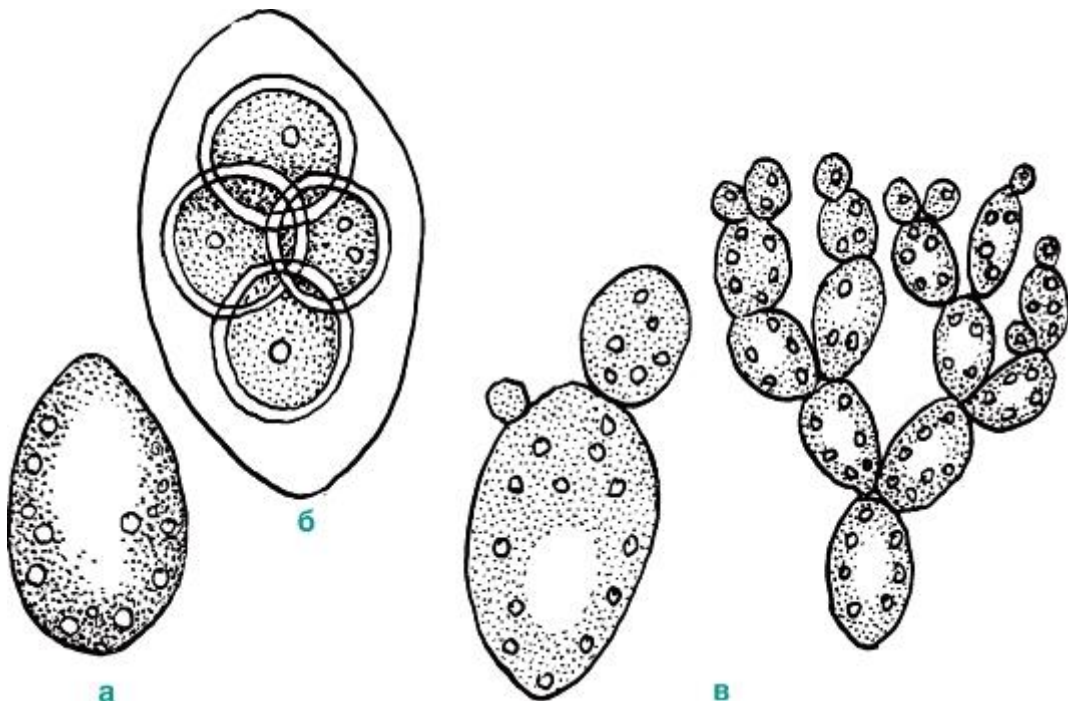


Рис. 4.19. Дрожжи пивные (*Saccharomyces cerevisiae*): а - одноклеточный таллом; б - сумка с аскоспорами; в - почкование

Подкласс Плодосумчатые - *Carpascomycetidae*

Представители этого подкласса характеризуются наличием плодовых тел, в которых находятся сумки. Плодовые тела образуются за счет плотного сплетения гаплоидных и дикарионных (двухъядерных) гиф, называемых также аскогенными. Плодовые тела (аскокарпы) бывают трех типов:

- замкнутыми - клейстотеции;
- полузамкнутыми - перитеции;
- незамкнутыми - апотеции.

К грибам-паразитам относится род Спорынья (*Claviceps*). Большинство представителей рода паразитирует на злаках (культивируемых - рожь, пшеница, ячмень, и дикорастущих - тимофеевка, пырей, костер).

Наиболее распространенный и имеющий практическое значение вид - спорынья пурпурная (*S. purpurea*).

Цикл развития спорыньи протекает со сменой ядерных фаз (рис. 4.20). Так, осенью на злаковых растениях образуются склероции - рожки, темно-фиолетовые снаружи и белые внутри, представляющие собой мицелий гриба (обезвоженные гифы) в стадии покоя. Осенью склероции выпадают из колоса злаков на почву и в ней зимуют. Весной на почве склероции прорастают, образуя нитевидные выросты, увенчанные головками - стромами. В этих стромах в результате полового процесса образуются плодовые тела - перитеции, заполненные длинными цилиндрическими сумками (асками), содержащими нитевидные аскоспоры - споры полового размножения, образующиеся при мейозе (рис. 4.21). Созревание спор идет в результате мейоза во время цветения злака. Споры активно выбрасываются и разносятся с помощью ветра, попадают на рыльце цветущего злака и прорастают. Образующийся мицелий проникает в завязь пестика и разрушает ее. На концах гиф мицелия в результате митоза отшнуровываются конидии - споры бесполого размножения, т.е. наступает конидиальное спороношение. При этом гифы гриба выделяют капельки сладкой жидкости - «медвяную росу». Насекомые переносят конидии на цветки соседних растений и заражают их.

Склероции содержат высокотоксичные алкалоиды, вызывающие отравления. Такие алкалоиды, как эрготамин, эргометрин, широко применяют в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых, нервных и других заболеваний. Особенно эффективны они в акушерско-гинекологической практике.

Открытые плодовые тела, апотеции, встречаются у таких представителей, как сморчки (*Morchella*) и строчки (*Gyromitra*). Открытые плодовые тела этих грибов обычно блюдцевидной, бокаловидной формы, размером от 0,1 до 10 см и разнообразной окраски - от ярко-оранжевой или красной до коричневой и черной. Верхний слой, гимений, содержит множество сумок. Плодовые тела грибов этой группы состоят из стерильной ножки и складчатой или лопастной шляпки (рис. 4.22).

Сморчки и строчки - съедобные грибы, но при употреблении в пищу их необходимо предварительно прокипятить, а воду слить.

Отдел Базидиомикоты - Basidiomycota

В этом классе объединены почти все группы шляпочных грибов, насчитывающих около 30 000 видов. Вегетативное тело представлено членистым мицелием, состоящим из членистых гиф.



Рис. 4.20. Спорынья (*Claviceps purpurea*): а - колос ржи со склероциями (1); б - стромы (2), выросшие на перезимовавшем склероции; в - продольный срез через строму с перитециями; г - продольный срез через перитеции (3) с сумками; д - сумка с нитевидными аскоспорами (4); е - конидиальное спороношение

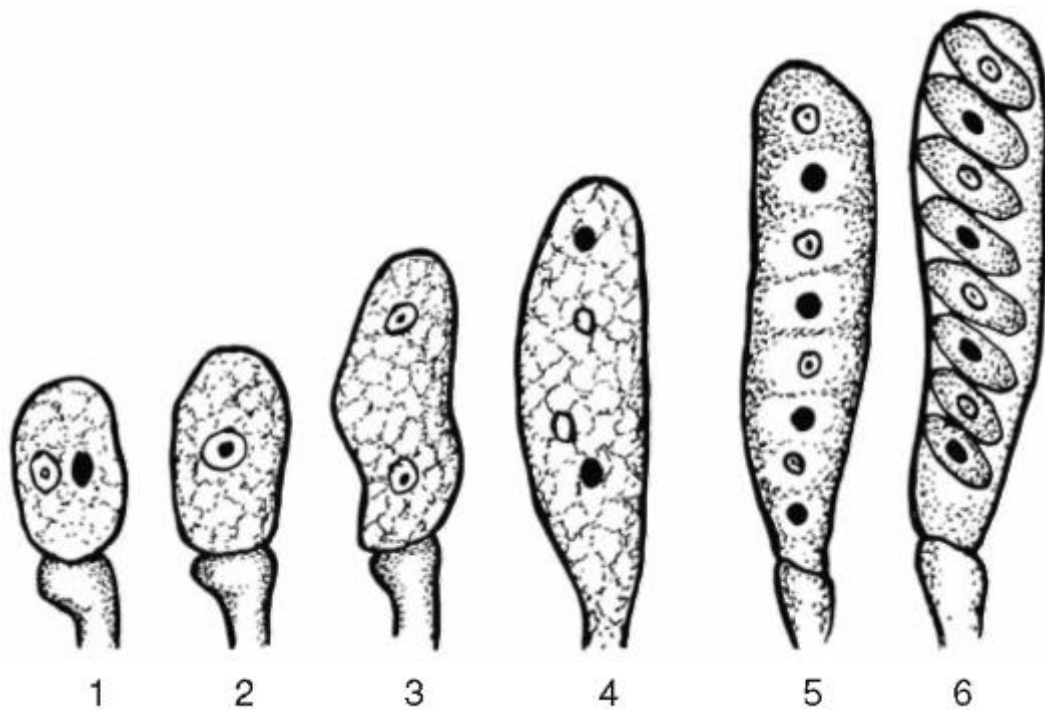


Рис. 4.21. Развитие сумки с аскоспорами: 1, 2 - образование зиготы на верхушке аскогенной гифы; 3-6 - мейоз и развитие сумки с аскоспорами

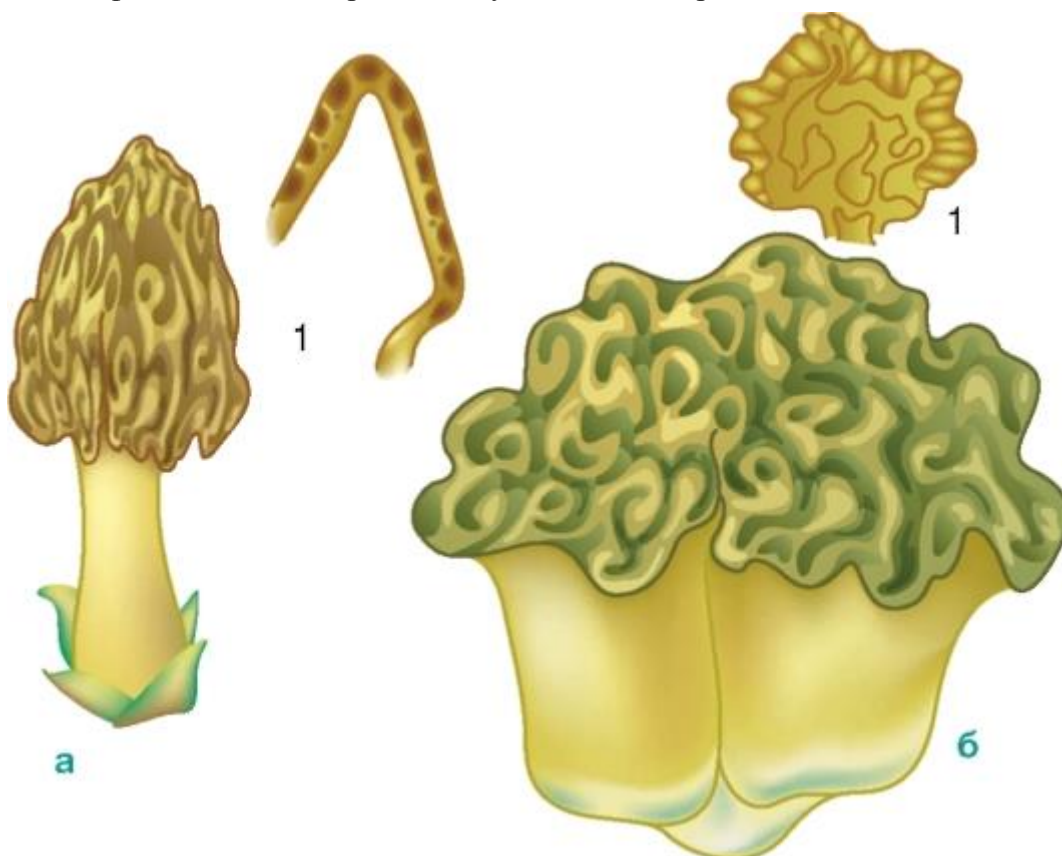


Рис. 4.22. Внешний вид и плодовые тела: а - сморчка конического (*Morchella conica*); б - строчка обыкновенного (*Gyromitra exculenta*); 1 - срезы плодовых тел

Вегетативное размножение осуществляется частями мицелия. Бесполое размножение происходит с помощью конидий, но не у всех базидиальных грибов.

При половом процессе специальные органы полового размножения не образуются. Половой процесс протекает в форме *соматогамии* (рис. 4.23, а). Из прорастающей гаплоидной базидиоспоры развивается членистый первичный мицелий. Каждый членик одноядерный. Вскоре происходит *гологамия* - слияние конечных клеток гиф, но слияние содержимого члеников не сопровождается слиянием ядер. Образуются дикарионы, которые затем синхронно делятся. Так формируется *вторичный дикарионный мицелий*.

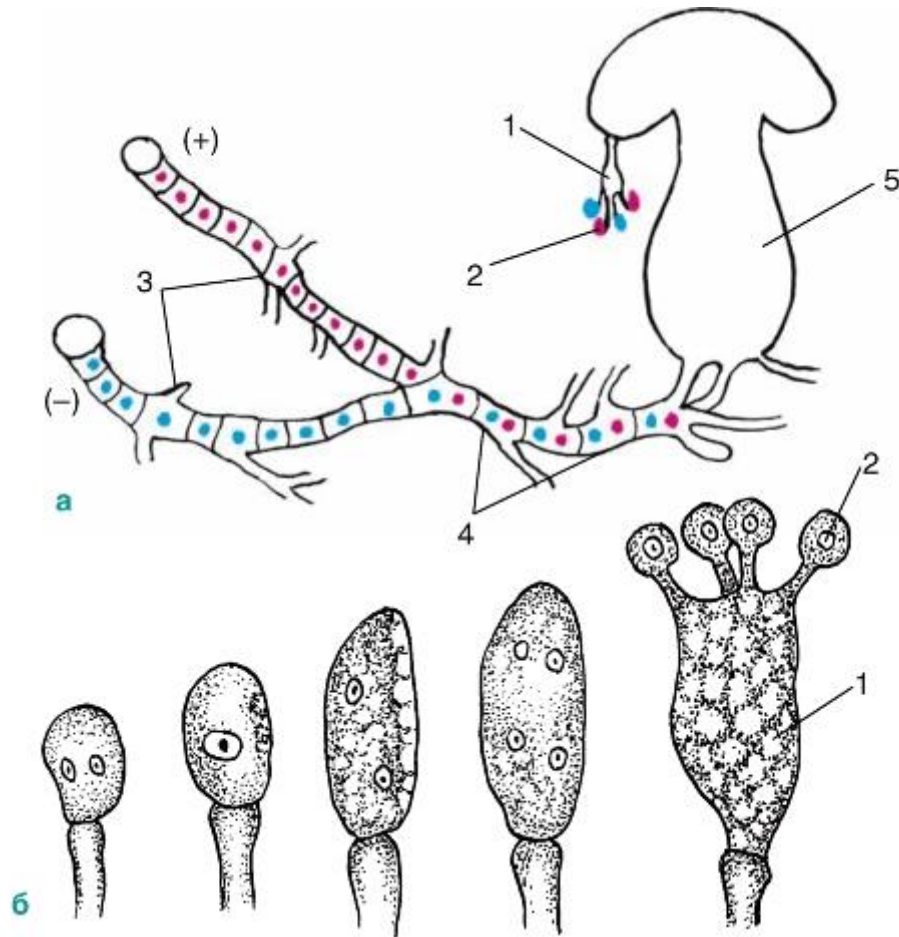


Рис. 4.23. Развитие базидиального гриба: а - схема цикла развития: 1 - базидия; 2 - базидиоспора; 3 - первичный мицелий; 4 - дикарионный мицелий; 5 - плодовое тело из дикарионного мицелия; б - развитие базидии (1) с базидиоспорами (2)

На дикарионном мицелии образуется плодовое тело, которое состоит из пенька и шляпки. *Гимениальный слой* шляпки может быть пластинчатым или трубчатым. В гимениальном слое на концах дикарионных гиф из двухъядерных клеток образуются *базидии*. По своему развитию базидии гомологичны сумкам. В базидии завершается половой процесс, т.е. ядра дикариона сливаются, и образуется диплоидное ядро. Такую одноклеточную базидию называют *холобазидией*. Образовавшееся диплоидное ядро делится мейозом с образованием четырех гаплоидных ядер (рис. 4.23, б). К этому времени в верхней части базидии образуются четыре трубчатых выроста - *стеригмы*. В них перетекают образовавшиеся ядра и формируются четыре базидиоспоры: две условно со знаком «-» и две со знаком «+». Именно поэтому первичные мицелии, вырастающие из них, будут *гетероталличными*. Базидии образуются непосредственно на гифах или в плодовых телах различной формы (состоящих чаще всего из шляпки и пенька). При образовании спор может разделиться сама базидия, становясь четырехклеточной - *фрагмобазидией*. По этому признаку среди базидиальных грибов различают *холобазидиальные* (*Holobasidiomycetidae*): дождевой гриб, трутовик, шампиньон, поганки, мухомор; и *фрагмобазидиальные* (*Phragmobasidiomycetidae*): головневые, ржавчинные грибы.

В цикле развития чередуются три фазы:

- гаплоидная (короткая) - базидиоспоры;
- дикарионная (длится основную часть жизни) - дикарионный мицелий;
- диплоидная (кратковременная) - молодая базидия, до образования базидиоспор.

Отдел Дейтеромицеты - Deuteromycota, или Несовершенные грибы - Fungi imperfecti

Дейтеромицеты, наряду с базидиомицетами и аскомицетами, образуют крупнейшую группу грибов, объединяющую 25-30 тыс. видов. Эти грибы представляют собой бесполое формы (анаморфы), размножающиеся бесполом путем - конидиями. Жизненный цикл проходит в гаплоидной стадии без полового процесса. Вполне возможно, что дейтеромицеты - наиболее специализированные линии эволюции грибов.

Дейтеромицеты широко распространены в природе и встречаются на различных субстратах, принимая вместе с другими грибами участие в разложении органических остатков и почвообразовательном процессе. Многие грибы этого отдела паразитируют на высших растениях, вызывая серьезные болезни сельскохозяйственных культур. Некоторые дейтеромицеты - например, представители рода Альтернария (*Alternaria*) - выделяют микотоксины, вызывающие отравления. Аспергилл паразитический (*Aspergillus parasiticus*) выделяет *афлатоксины*, очень опасные из-за своей канцерогенности. У части представителей этих родов известны также сумчатые стадии, в связи с чем их нередко рассматривают среди аскомицет.

Пенициллы и аспергиллы широко используют в микробиологической промышленности для биотехнологического производства ряда органических кислот (лимонной, фумаровой, глюконовой и др.), ферментов (протеиназ, амилаз и др.) и антибиотиков (пенициллина, фумагиллина). Антибиотики подавляют рост других организмов (особенно бактерий), поэтому их применяют для лечения многих заболеваний.

Первый антибиотик открыл в 1928 г. А. Флеминг, а 10 лет спустя Г. Флори и его коллеги из Оксфордского университета выделили чистый пенициллин, производство которого было развернуто в США во время Второй мировой войны. Это лекарство спасло миллионы человеческих жизней. В 1945 г. Г. Флори, А. Флемингу и Э. Чейну была присуждена Нобелевская премия за открытие пенициллина и выделение его в чистом виде.

Большое медицинское значение имеет род *Пенициллиум (Penicillium)*. У пеницилла есть членистый мицелий зеленоватого цвета, состоящий из одноядерных члеников. Отходящие вверх гифы - конидиеносцы, ветвятся на верхнем конце на *стеригмы*. По внешнему виду стеригмы напоминают кисточку или кисть руки. Они заканчиваются цепочкой наружных спор - конидий (рис. 4.24). *Конидии* - споры бесполого размножения, образующиеся вследствие митоза. Как исключение у некоторых представителей наблюдается и половой процесс, в результате которого непосредственно на мицелии появляются закрытые шаровидные плодовые тела ярко-желтого цвета - *клейстотеции*. Внутри клейстотециев формируются сумки с восемью аскоспорами. Созревшие аскоспоры выходят из сумок после разрыва клейстотеция.

Будучи по способу питания сапрофитом, пенициллиум, поселяясь на пищевых продуктах и изделиях (ткани, коже), вызывает их порчу. Пеницилл используют не только в медицинской практике, но и в пищевой промышленности для приготовления особых сортов сыра рокфор.

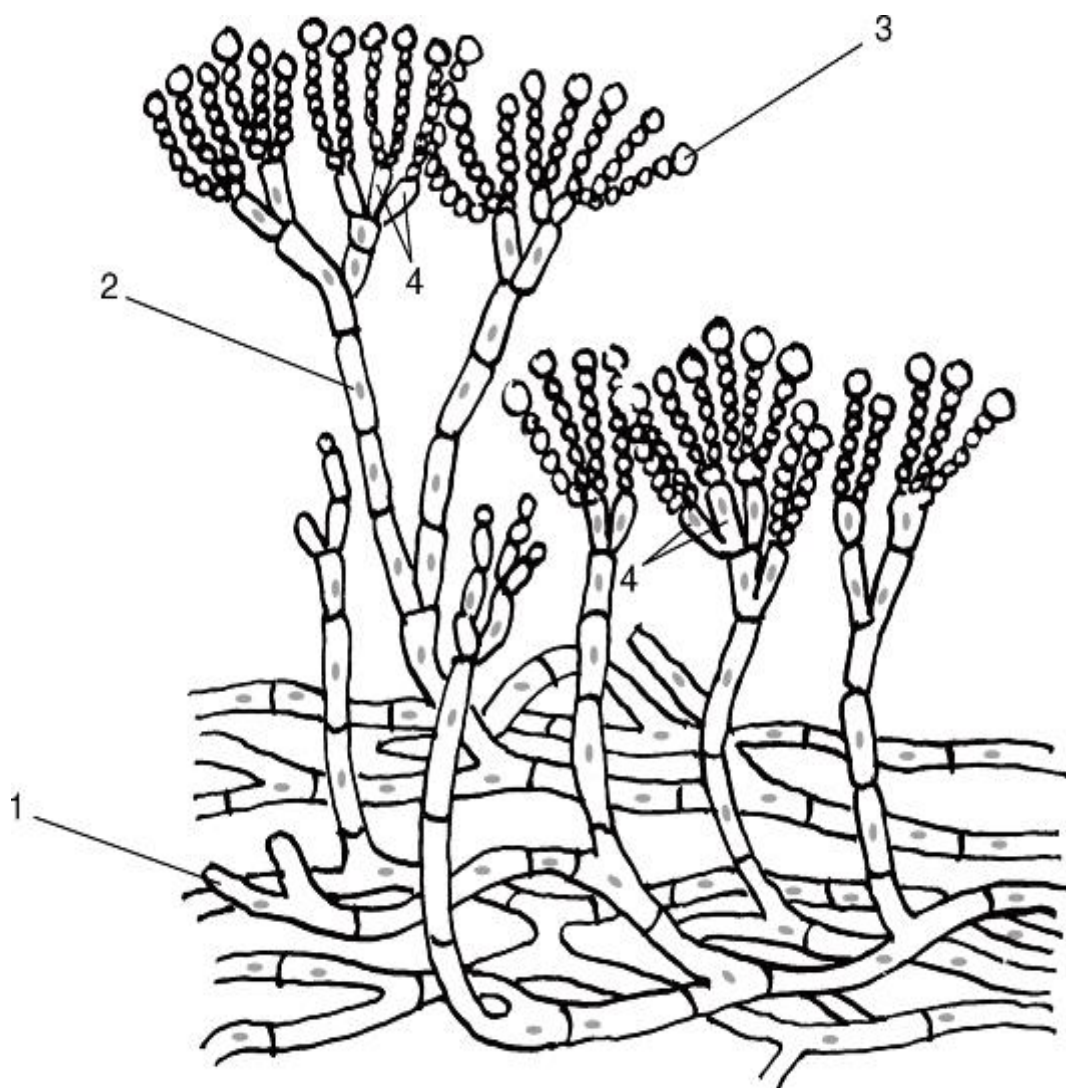


Рис. 4.24. Дейтеромикоты (*Deuteromycota*) - пеницилл: 1 - мицелий; 2 - конидиеносец; 3 - конидии; 4 - стеригмы

Представители рода Аспергилла (*Aspergillus*) отличаются конидиеносцами, вздутыми на вершине, и многочисленными конидиями, образующими веерообразные цепочки. За такое строение они получили название «леечный гриб».

Представители рода Аспергилла - сапрофиты и реже паразиты. Они поражают пищевые продукты в виде черной и зеленой плесени и вызывают заболевания (аспергиллезы) животных и человека (псевдотуберкулез птиц, отомироз человека и др.). Аспергилл желтый (*A.flavus*) развивается на плодах арахиса и различных кормах, вырабатывает афлатоксин, вызывающий поражения печени, обладающий канцерогенными свойствами.

Велико значение грибов в деятельности человека. Они играют роль в круговороте веществ в природе. Грибы, как и бактерии, минерализуют органические вещества и принимают участие в образовании гумуса. Их используют в пищевой промышленности для производства спирта, вина, пива, кваса, в хлебопечении, получении белков и витаминов. Грибы образуют органически активные вещества: антибиотики, ферменты, органические кислоты и др.

Грибы могут вызывать коррозию металлов, разрушать кожу, бумагу, ткани. Многие грибы наносят существенный вред человеку, животным и растениям, вызывая ряд заболеваний (микозы, стригущий лишай, паршу), а также способствуют порче пищевых продуктов и тем самым служат причиной различных отравлений.

Отдел Лишайники - Lichenes

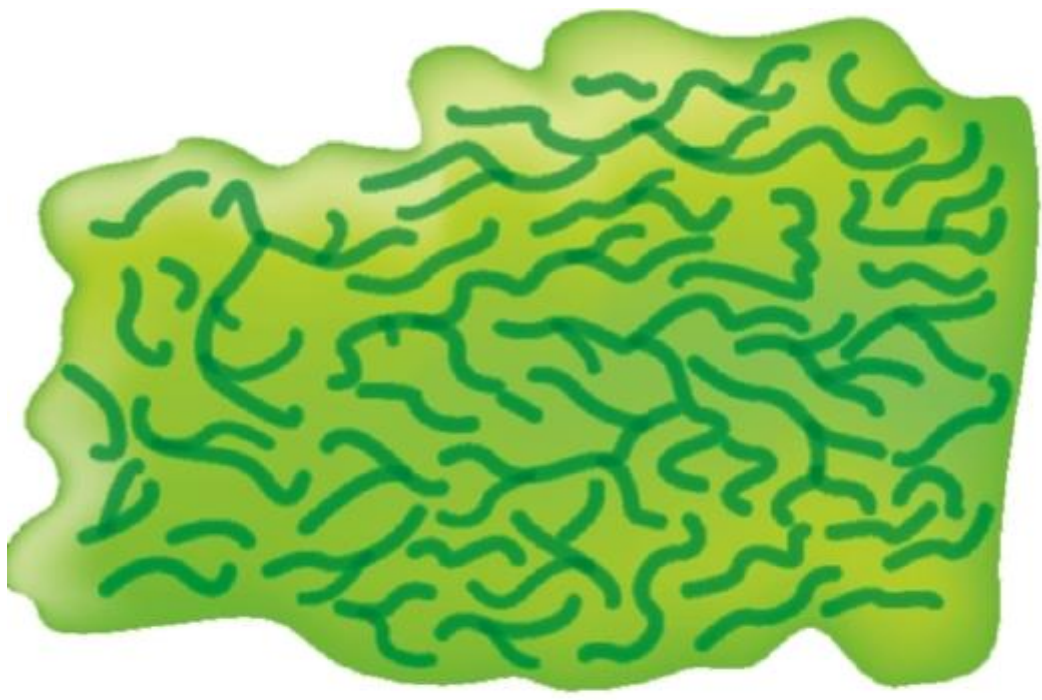
Это группа симбиотропных организмов, состоящих из двух компонентов: автотрофных водорослей и гетеротрофных грибов. Грибная основа лишайников формируется в основном *сумчатыми грибами*. Водорослевый компонент состоит из видов, относимых в большинстве случаев к представителям отделов *зеленых* и *сине-зеленых водорослей*. Выделенные из лишайника водоросли не отличаются от свободноживущих форм. Физиологически этот тип симбиоза основан на межклеточном обмене между водорослями и грибами: гриб питается углеводами водоросли, а водоросли получают от грибов минеральные вещества. Однако симбиоз с грибами приводит к появлению нового биологического качества, которое выражается у лишайника в его способности размножаться как единый организм.

Общая характеристика

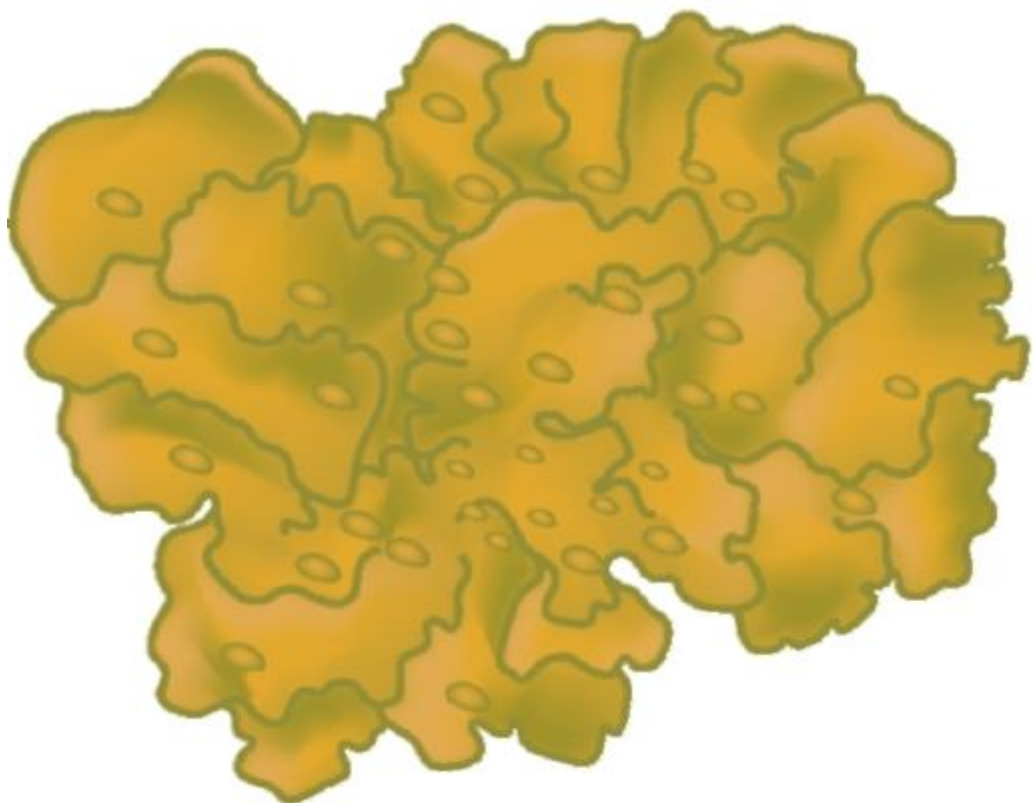
Вегетативное тело лишайников представлено слоевищем, имеющим различную окраску (серую, зеленоватую, буро-коричневую, желтую или почти черную). Морфологически различают три основных типа слоевища лишайников (рис. 4.25), между которыми существуют и переходные формы:

- накипной (корковый);
- листоватый;
- кустистый.

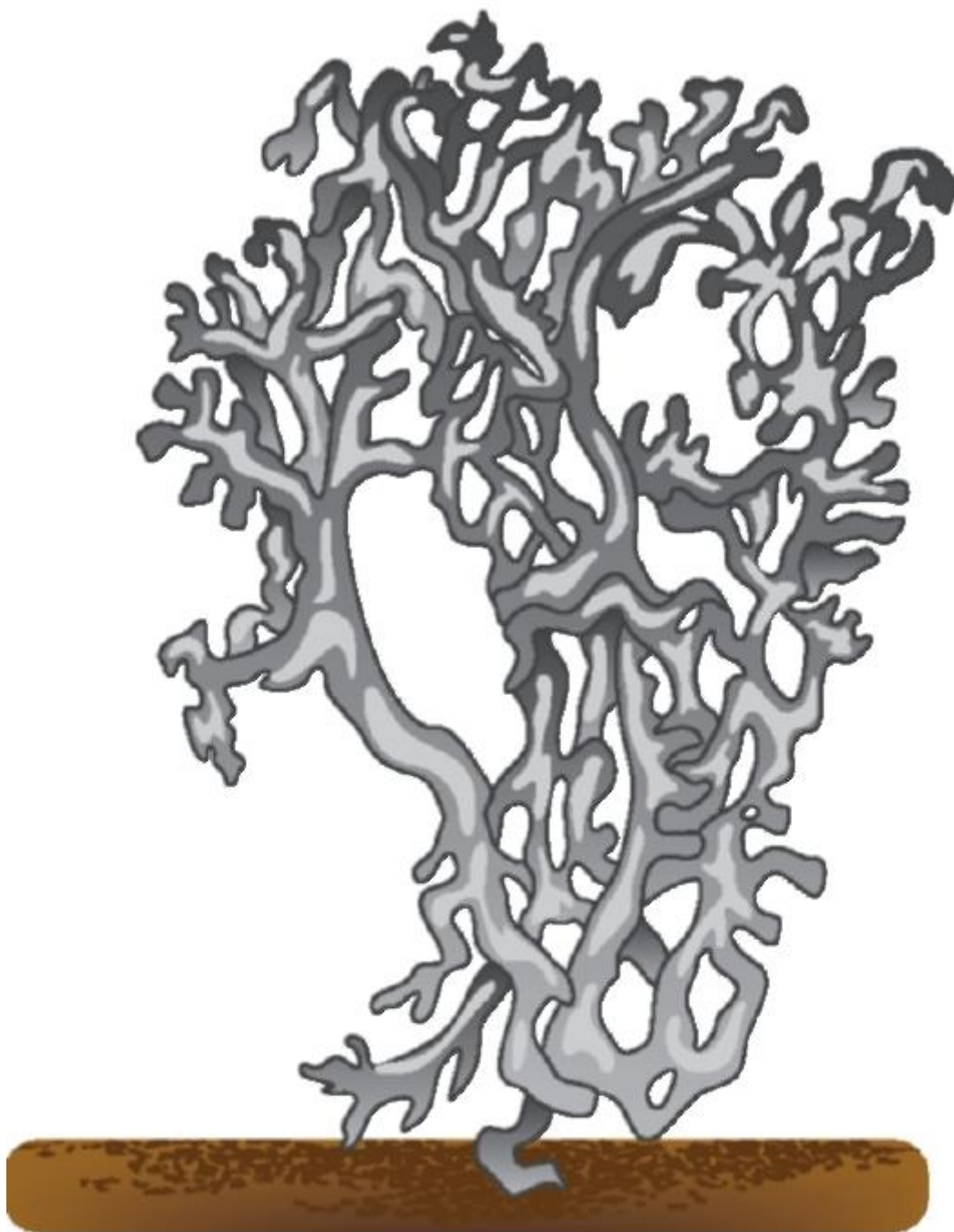
Наиболее низкоорганизованные - накипные, или корковые, слоевища, они имеют вид порошковатых, зернистых, бугорчатых налетов, плотно срастающихся с субстратом и не отделяющихся от него без значительных повреждений.



a



6



В

Рис. 4.25. Различные типы слоевищ лишайников: а - корковое (графис - *Graphis scripta*); б - листоватое (ксантория - *Xanthoria*); в - кустистое (кладония - *Cladonia*)

Более высокоорганизованные лишайники имеют листоватое слоевище в форме пластинок, чешуек или розеток, прикрепленных к почве или деревьям с помощью ризин - аналогов ризоидов, состоящих из пучков грибных гиф.

Наивысшей организации в своем строении достигают лишайники с кустистым типом слоевища, имеющие вид разветвленного кустика (12-15 см в высоту) и срастающиеся с субстратом только основанием.

По анатомическому строению лишайники бывают гомемерными и гетеромерными (рис. 4.26). У *гомемерных лишайников*, более примитивных, по всей толще слоевища равномерно расположены грибные гифы и водоросли. При *гетеромерном строении* на поперечном разрезе лишайника сверху можно видеть так называемую верхнюю кору. Она образована переплетающимися и тесно смыкающимися грибными гифами. Под корой грибные гифы лежат более рыхло, и между ними находятся клетки водоросли (гонициальный слой). Внутри слоевища можно выделить сердцевину, состоящую из рыхлых грибных гиф и больших пустот, заполненных воздухом. Под ней размещается нижняя кора, которая по строению сходна с верхней. Через нее из сердцевины проходят отдельные гифы, закрепляя лишайник в субстрате.

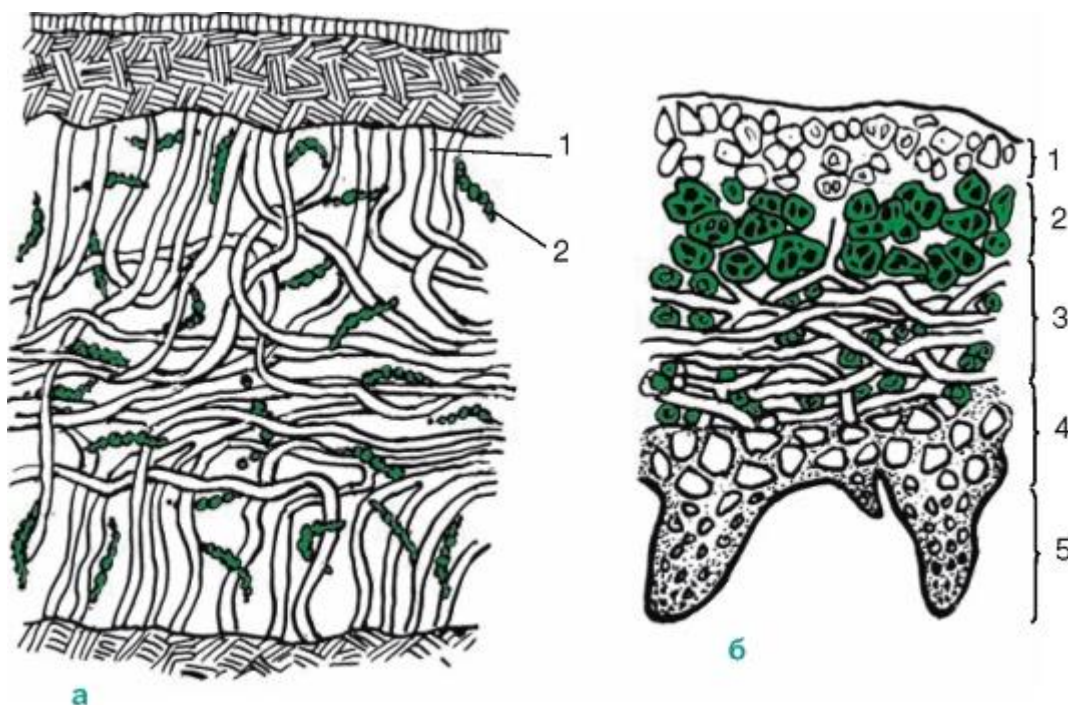


Рис. 4.26. Анатомическое строение слоевищ гомемерных и гетеромерных лишайников: а - разрез гомемерного лишайника: 1 - гифы гриба; 2 - водорослевый компонент; б - разрез гетеромерного лишайника: 1 - верхний корковый слой; 2 - гонициальный слой; 3 - средний (сердцевинный) слой с гифами гриба; 4 - нижний корковый слой; 5 - ризины

Большинство лишайников легко переносят высыхание. Фотосинтез и питание у них в это время прекращаются, чем и объясняется их незначительный ежегодный прирост.

Размножение

Лишайники размножаются преимущественно вегетативным путем.

Вегетативное размножение основано на способности лишайников регенерировать из отдельных участков. Оно осуществляется путем фрагментации (отделения участков слоевища) или с помощью обособленных групп клеток водорослей, окруженных гифами гриба и различных по своей форме: соредий, изидий и лобул (рис. 4.27). *Соредий* - мельчайшие образования округлой формы, включающие одну или несколько клеток водоросли и окруженные грибными гифами, расположенными в гонициальном слое. *Изидий* - бугорчатые палочковидные выросты на верхней поверхности слоевища. Лобулы имеют вид маленьких чешуек, расположенных вертикально на поверхности слоевища или по его краям. Кроме того, наблюдается *бесполое* размножение с помощью спор, самостоятельно образующихся и у водорослей, и у грибов.

Половое размножение изучено недостаточно, но в общих чертах оно протекает так же, как и у свободноживущих грибов.

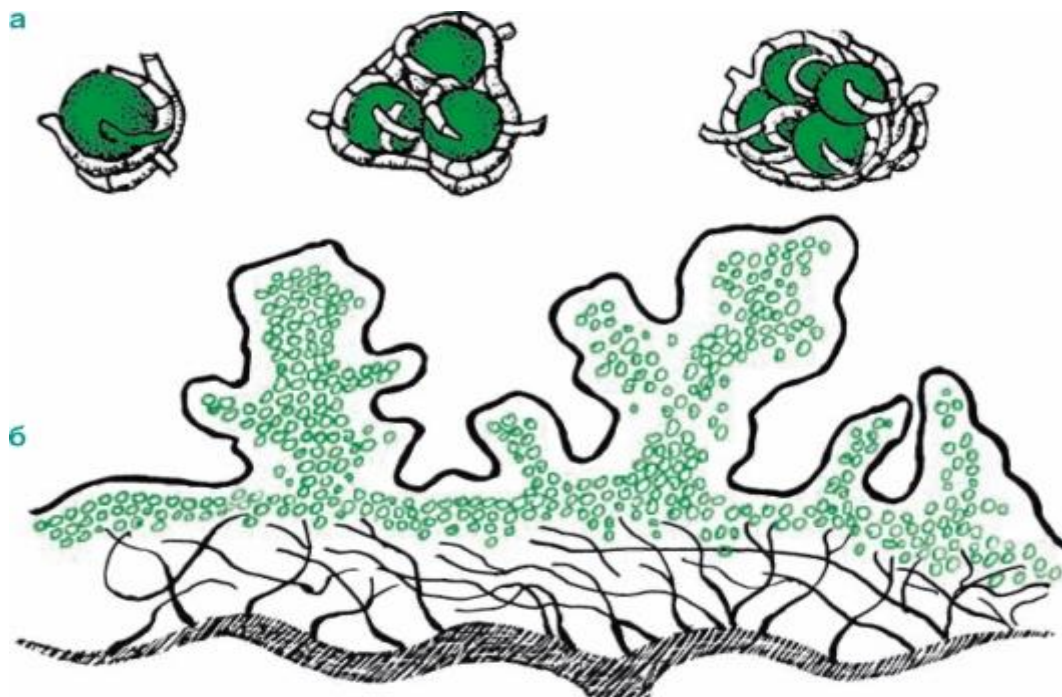


Рис. 4.27. Вегетативное размножение лишайников: а - соредий; б - изидий
Значение

Хорошо известно большое значение лишайников в природе и жизни человека. Они разлагают и минерализуют органические вещества почвы. Лишайники считаются первопроходцами, поскольку, одними из первых заселяя скалы, разрушают их поверхностный слой и, отмирая, образуют гумус, на котором расселяются другие растения. Лишайники - индикаторы чистоты воздуха, так как не выносят даже малейших примесей сернистых газов. Из некоторых видов получают краску и особое вещество - индикатор лакмус - для химических исследований. В тундре и лесотундре лишайники (ягель) служат основным кормом для оленей. Съедобные лишайники встречаются и в полупустынных и пустынных районах Киргизии и Туркмении. Накипной лишайник (*Lecanora*) упоминается в Библии как манна небесная.

Задания для самостоятельной подготовки

1. Дайте общую характеристику царства Грибы, приведите их систематическое положение.
2. Дайте общую характеристику отдела Зигомикоты (латынь), укажите основных представителей, значение. Приведите схему зиготомии мукора и его внешнее строение.
3. Дайте общую характеристику отдела Сумчатые грибы (латынь), укажите основных представителей, значение. Нарисуйте стадии полового размножения и конидиального спороношения спорыньи пурпурной.
4. Дайте общую характеристику отдела Базидиомикоты (латынь), укажите основных представителей, значение. Приведите схему развития базидиального гриба.
5. Дайте общую характеристику отдела Дейтеромицоты (латынь), укажите основных представителей, значение. Нарисуйте внешний вид гриба пеницилла.
6. Дайте общую характеристику отдела Лишайники (латынь), укажите основных представителей, значение. Нарисуйте схему анатомического строения слоевищ гомеомерных и гетеромерных лишайников.

Глава 5. ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ - PLANTAE, EMBRYOPHYTA, PHYTOBIOTA. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Растения - сложные многоклеточные автотрофные организмы, приспособленные к жизни главным образом в наземной среде. В процессе эволюции с выходом растений на сушу произошли изменения в их морфологическом строении. Так, вместо таллома низших растений у высших тело дифференцировано на органы: побег (стебель и лист), у большинства имеется корень. Именно поэтому растения называют *ещелостебельными*, или *побеговыми* (*Cormophyta*, или *Cormobionta*). Произошли изменения и во внутреннем строении. Они связаны с возникновением тканей, выполняющих специализированные функции: покровные, проводящие, механические и др. В проводящей системе появляются сосуды и трахеиды, в связи с чем высшие растения получают название *сосудистых*. Из зиготы у высших растений формируется многоклеточный зародыш, благодаря которому они получают еще одно название - зародышевые (*Embryobionta*).

В цикле развития происходит закономерное *чередование двух поколений*: полового - гаметофит (n) и бесполого - спорофит ($2n$). На гаметофите образуются мужские (*антеридии*) и женские (*архегонии*) половые органы. Внутри архегония, после полового процесса, происходит деление зиготы. На ранних этапах развития зародыш находится под защитой гаметофита и его питание полностью зависит от последнего. Спорофит у подавляющего большинства расчленен на побеги (стебли и листья) и корни.

Более примитивные высшие растения (моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные), несмотря на выход на сушу, еще сохраняют связь с водной средой. Так, половой процесс неразрывно связан с водной средой, поскольку без нее невозможно передвижение сперматозоидов; кроме того, для существования гаметофитов необходима влажность субстрата и атмосферы.

В процессе эволюции семенные растения как наиболее приспособленные к наземному образу жизни утратили зависимость размножения от капельно-жидкой среды, и морфологическая эволюция высших растений пошла по пути совершенствования спорофита. Известны 9 отделов высших растений:

- 1) Риниофиты (*Rhiniophyta*);
- 2) Зостерофиллофиты (*Zosterophyllophyta*);
- 3) Моховидные (*Bryophyta*);
- 4) Плауновидные (*Lycopodiophyta*);
- 5) Псилотовидные (*Psilotophyta*);
- 6) Хвощевидные (*Equisetophyta*);
- 7) Папоротниковидные (*Polypodiophyta*);
- 8) Голосеменные (*Pinophyta*);
- 9) Покрытосеменные (*Magnoliophyta*).

Высшие растения подразделяют на две неравные по величине и значению группы: высшие споровые и семенные растения. Высшие споровые были первыми сосудистыми растениями, заселившими сушу. От них в процессе эволюции произошли семенные растения.

Высшие споровые растения размножаются *спорами*, а процессы полового и бесполого размножения закономерно сочетаются в жизненном цикле. Бесполое размножение осуществляется с помощью спор, образующихся в результате мейоза в

спорангиях, расположенных на спорофите. Половое размножение - путем слияния гамет: сперматозоидов, созревающих в антеридиях, и яйцеклеток - в архегониях, расположенных на гаметофитах.

Семенным растениям, голосеменным (см. гл. 6) и покрытосеменным (см. гл. 7), свойственно наличие нового органа размножения - *семени с зародышем*.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

Высшие споровые растения появились приблизительно 400-430 млн лет назад. Существует две теории происхождения высших растений от водорослевого предка. Согласно одной из них, от водорослей (зеленых или бурых) произошли риниофиты и зостерофиллофиты, которые и дали начало всем высшим растениям. Согласно другой теории, такие группы растений, как риниофиты, зостерофиллофиты и моховидные, сформировались из водорослей независимо.

Тело примитивных высших растений было дифференцировано на элементарные органы. Надземная часть представляла собой дихотомически ветвящиеся оси, вверху заканчивающиеся органами спороношения, а снизу - корневищеподобными выростами - *ризомоидами* (прототипами корня) *призоидами* (прототипами корневых волосков). Формирование листьев происходило различными путями. По микрофильной линии эволюции листья сформировались как выросты на осевых органах (плауновидные). У других высших растений листья возникли за счет уплощения и бокового срастания разветвленных осей, несущих на себе спорангии, поэтому листья выполняли функцию фотосинтеза и бесполого размножения. Со временем произошло разделение функций, и одни листья, называемые *спорофиллами* (спороносные листья), содержали спорангии со спорами, другие (зеленые листья) выполняли функцию фотосинтеза (*трофофиллы*) - это макрофильная линия эволюции. Возможно, в процессе эволюции из спороносных листьев развились *шишки* (стробилы) голосеменных и *цветки* покрытосеменных растений.

Усовершенствованию органов сопутствовало и усложнение онтогенеза. Начало происходит чередование бесполого и полового поколений. Бесполое поколение представлено диплоидным спорофитом, половое - гаплоидным гаметофитом.

Спорофит - спорообразующее растение. Споры формируются в многоклеточных спорангиях в результате мейоза и распространяются ветром, водой, животными. У *равноспоровых* растений все споры одинаковы по размерам. У более высокоорганизованных растений в микроспорангиях образуются многочисленные мелкие споры - *микроспоры*, а в мегаспорангиях - крупные *мегаспоры* - это *разноспоровые* растения. При прорастании спор образуются гаметофиты, поэтому гаметофиты гаплоидны.

Гаметофит - растение, образующее гаметы у архегониальных растений. Мужские гаметы - сперматозоиды - развиваются в мужских половых многоклеточных органах - *антеридиях*, похожих на мешочки, а женские яйцеклетки - в колбообразных *архегониях* (рис. 5.1). Оплодотворение происходит при наличии капельно-жидкой среды, необходимой для движения сперматозоидов. После оплодотворения образуется диплоидная зигота, формирующая многоклеточный зародыш. Со временем он развивается в новый спорофит.

В жизненном цикле моховидных доминирует гаметофит, у всех же остальных высших растений - спорофит. Гаметофит иначе называют *заростком*. Он имеет вид небольшой пластинки (размером несколько миллиметров) или клубенька, не дифференцированного на органы и прикрепляющегося к почве с помощью ризоидов. Вся эволюция высших растений была направлена на редукцию гаметофита и усовершенствование спорофита.

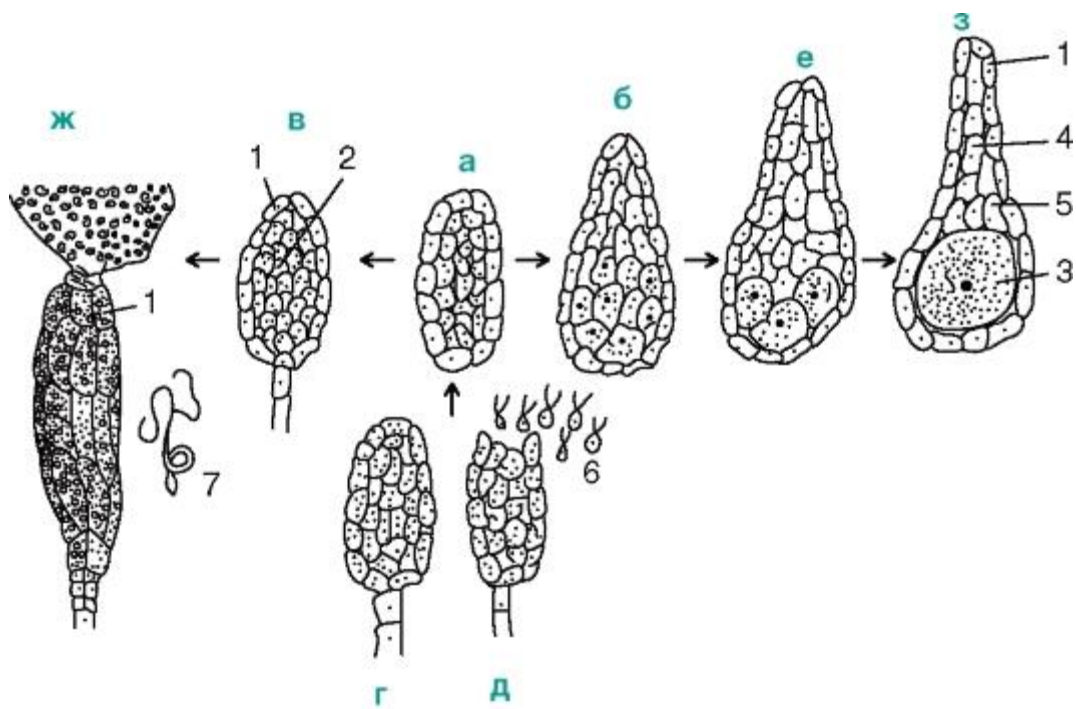


Рис. 5.1. Происхождение и строение антеридиев и архегониев: а, б - многокамерный гаметангий; в - образование стенки гаметангия; г, д - формирование и строение антеридия; е-з - этапы формирования и строение архегония; 1 - стенка; 2 - сперматогенная ткань; 3 - яйцеклетка; 4 - шейковые канальцевые клетки; 5 - брюшные канальцевые клетки; 6 - изогаметы; 7 - сперматозоиды

Риниофиты и зостерофиллофиты полностью вымерли еще в конце силурийского периода. Отдел Риниофиты включал один класс - Риниевые (*Rhyniopsida*) и два порядка - Риниевые (*Rhyniales*) и Псилофитовые (*Psilophytales*). Риниофиты были невысокими растениями (до 50 см в высоту), произраставшими на заболоченных почвах. От корневищеобразных ризоидов отходили ризоиды, а надземные талломы заканчивались спорангиями. Представители отдела Зостерофиллофиты были более крупными растениями. Спорангии собирались вблизи верхушки оси наподобие колоска и открывались поперечной щелью. Зостерофиллофиты имели представителей, являвшихся переходной формой к плауновидным.

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ - BRYOPHYTES

В отдел входит более 25 000 видов сравнительно просто устроенных ныне существующих высших растений. Среди высших растений мхи образуют обособленную группу. Это единственная в истории растительного мира линия эволюции, связанная с регрессивным развитием спорофита. Они представляют собой тупиковую, или слепую, ветвь развития растений, а по общей организации и по экологии они еще близки и к водорослям.

Характерные признаки мхов:

- отсутствие настоящих корней; у некоторых представителей подземная часть представлена ризоидами;
- полное преобладание гаметофазы в цикле развития;
- у более примитивных форм гаметофит представлен слоевищем, у остальных - расчленен на стебель и листья;
- половое и бесполое поколение существуют вместе, при этом спорофит вырастает на гаметофите после оплодотворения.

Моховидные произошли от зеленых или бурых водорослей. При прорастании спор у них развивается ветвистая зеленая нить - *протонема*, напоминающая нитчатую водоросль. Половой процесс осуществляется только в водной среде. Наиболее примитивными считаются печеночные мхи, а более высокоорганизованными - листостебельные.

Отдел Моховидные включает три класса: Печеночники(*Hepaticopsida*), Листостебельные (*Bryopsida*) и Антоцеротовые (*Anthocerotopsida*).

Класс Печеночники - *Hepaticopsida*

Для представителей этого класса, включающего около 8500 видов, характерны чрезвычайно большое разнообразие структуры гаметофита (слоевище или стебель с листьями простого строения) и однотипность спорофита. Наиболее распространенный представитель класса - маршанция обыкновенная(*Marchantia polymorpha* L.), произрастающая на влажной лесной почве. Ее слоевище имеет вид дихотомически ветвящейся стелющейся зеленой пластинки размером до 10 см, не расчлененной на стебель и листья. Слоевища раздельнополые, прикрепляющиеся к почве с помощью ризоидов (рис. 5.2). Органы полового размножения размещаются на особых подставках и возвышаются над слоевищем. У мужских гаметофитов есть подставки в виде восьми лопастных дисков, сидящих на ножке. На верхней стороне дисков находятся отверстия, ведущие в антеридиальные полости, со дна которой возвышается антеридий. Внутри антеридия формируются двужгутиковые сперматозоиды. На женских гаметофитах подставки в виде многолучевой звезды, между лучами подставки группами (шейкой вниз) расположены архегонии, прикрытые покрывальцем - перианцием. Имеется общее покрывальце - перихеций. В дождливую погоду или с росой сперматозоиды попадают на женские подставки и проникают в архегонии. После оплодотворения из зиготы развивается спорангий в виде овальной коробочки, сидящей на очень короткой ножке. Внутри коробочки в результате мейоза образуются гаплоидные, но физиологически разные споры. К моменту созревания спор коробочки лопаются и споры высыпаются. Споры, выпадающие из спорангия, сначала дают пластинчатую слабо развитую протонему, из которой затем развивается новый (мужской или женский) гаметофит. У печеночников возможно и вегетативное размножение, осуществляемое выводковыми почками, образующимися в выводковых корзиночках на слоевищах.

Класс Листостебельные мхи - *Bryopsida* (*Musci*)

Листостебельные мхи - самый крупный класс моховидных. Они широко распространены (от Арктики до «оазисов» Антарктики) и насчитывают наибольшее число представителей (около 700 родов, объединяющих 15 000 видов). Класс Листостебельные мхи подразделяют на два подкласса: Торфяные, или Белые, мхи (*Sphagnidae*), Зеленые (*Bryidae*) и Андреевые(*Andreaidae*) мхи.

Подкласс Белые, или Торфяные, мхи - *Sphagnidae*

Торфяные мхи имеют единственный род Сфагнум(*Sphagnum*), к которому относят свыше 300 видов. Все представители этого подкласса беловато-зеленого цвета; ризоидов нет. От стебля растения отходят боковые веточки, на верхушке собранные в головку (рис. 5.3, а). Веточки сфагнума усажены мелкими листьями. Листья однослойные, состоят из двух типов клеток: хлорофиллоносных и мертвых водоносных (гиалиновых). Благодаря наличию в листе мертвых гиалиновых клеток, способных удерживать воду после высыхания мха, они обладают *гигроскопическими свойствами*. Сфагнум в 4 раза гигроскопичнее ваты. Фотосинтез протекает в живых ассимиляционных клетках, содержащих хлоропласты (рис. 5.3, б). При высыхании мертвые клетки заполняются воздухом и мох становится беловатым, отсюда и название - «белый мох». Сфагновые мхи

могут быть однодомными и двудомными, но в любом случае архегонии и антеридии располагаются на разных боковых веточках. Процесс оплодотворения происходит в присутствии воды с образованием зиготы, из которой развивается *бесполое поколение* - спорофит в виде шарообразной коробочки на короткой ножке. Внутри коробочки формируется спорангий. В нем в результате мейоза образуются гаплоидные споры. При созревании спор верхушка стебля сильно вытягивается, крышечка с коробочки отделяется, а споры высыпаются и разносятся ветром. Споры прорастают в пластинчатую протонему, на которой образуются побеги нового гаметофита.



Рис. 5.2. Маршанция обыкновенная (*Marchantiapolymorpha*): а - таллом с мужскими подставками; б - срез через мужскую подставку; в - таллом с женскими подставками; г - продольный срез через женскую подставку; д - молодой спорогоний; е - взрослый спорогоний со вскрывшейся коробочкой; ж - споры и элатера; 1 - антеридий; 2 - архегоний; 3 - гаустория; 4 - ножка спорофита; 5 - коробочка; 6 - споры; 7 - элатера

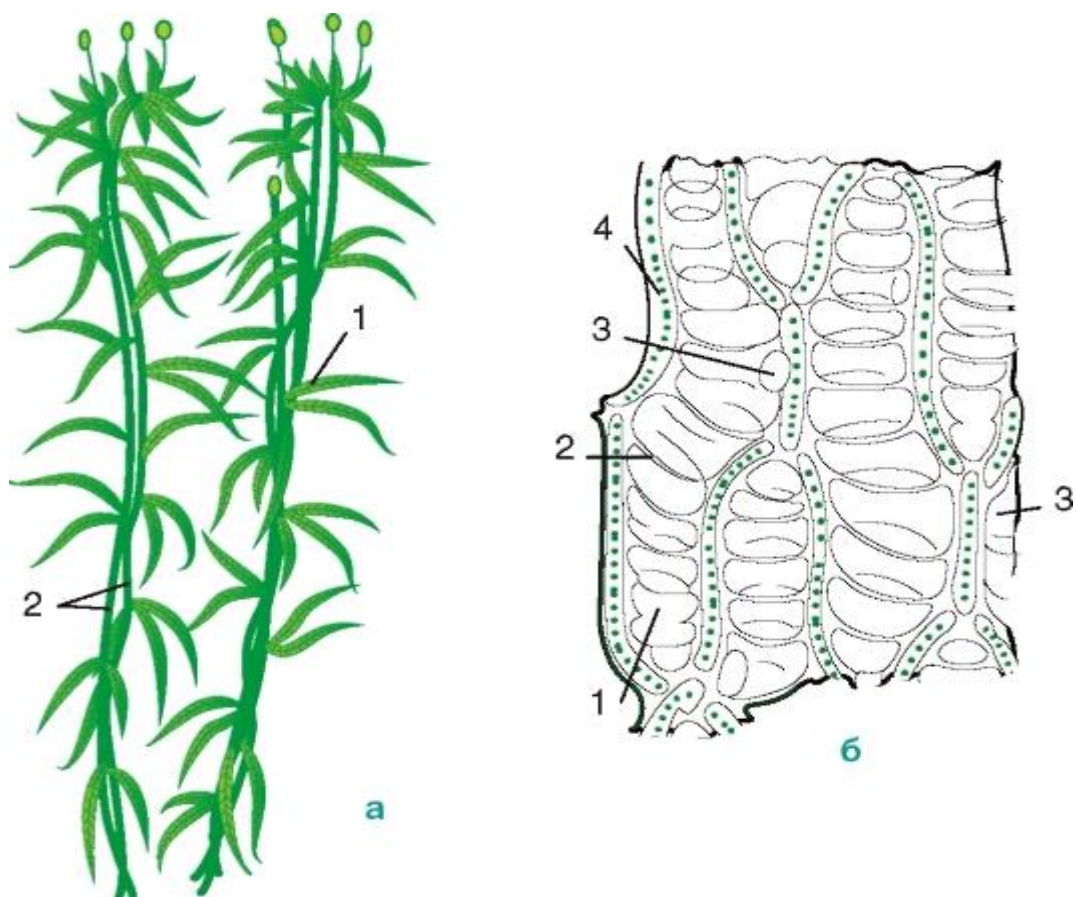


Рис. 5.3. Сфагнум (*Sphagnum*): а - внешний вид растения: 1 - боковая веточка с листьями; 2 - стебель; б - анатомическое строение листа (вид сверху): 1 - гиалиновая клетка; 2 - кольчатые утолщения; 3 - пора; 4 - хлорофиллоносная клетка

Сфагновые мхи растут верхушкой стебля, а его нижняя часть отмирает - оторфовывается. Таким образом, в течение многих лет образуются огромные залежи торфа. Процесс торфообразования происходит благодаря застою переувлажнению, отсутствию кислорода и созданию мхами кислой среды. Эти условия в совокупности оказываются неблагоприятными для процессов гниения (то есть для развития грибов и бактерий), что препятствует разложению мхов. Сфагнум используют и как антисептическое средство из-за наличия фенолоподобного вещества - сфагнона, и в качестве перевязочного материала.

Подкласс Зеленые (Бриевые) мхи - Bryidae

Этот наиболее обширный (свыше 14 000 видов) подкласс из всех листостебельных мхов распространен повсюду. Его представители, как правило, многолетние растения от 1 мм до 60 см высотой. Преобладающая окраска зеленая, но может быть буровато-красной и даже черной. Зеленые мхи широко распространены на болотах, в хвойных лесах, горах [например, плевроциум Шребера (*Pleurozium Schreberi*) и др.].

Характерный представитель подкласса - мох кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*). Кукушкин лен - один из наиболее высокорослых мхов, его стебель достигает до 50 см в высоту. Произрастает на сырой почве в лесах и на болотах, образуя крупные подушкообразные дернины. Стебель мха - прямостоячий, неветвящийся, густо покрыт жесткими, линейно-шиловидными листьями. Листья многослойные, в отличие от других мхов, состоят из однородных рядов хлорофиллоносной ткани. Подземная часть представлена многолетними ветвящимися ризоидами.

Кукушкин лен относится к двудомным растениям. На женском растении (гаметофите) между верхними салатного цвета листьями образуются архегонии - женские половые органы. Архегоний - многоклеточное образование колбовидной формы. Суженная часть - шейка, а расширенная часть - брюшко, в котором формируется крупная яйцеклетка. На мужском растении (гаметофите) среди верхних красных листьев развиваются антеридии - мужские половые органы, в которых образуются двужгутиковые сперматозоиды. Антеридии имеют вид продолговатых или округлых мешочков на ножке. При созревании архегония шейковые, или канальцевые, клетки ослизняются, и на их месте формируется узкий канал, по которому сперматозоид может проникнуть в яйцеклетку. В период обильных дождей или снеготаяния сперматозоиды подплывают к архегониям. Как предполагают, они обладают хемотаксисом к содержимому слизи архегония. Один из сперматозоидов проникает в архегоний и продолжает движение к яйцеклетке. Слияние гамет и дальнейшее развитие зиготы происходят внутри архегония. Через несколько месяцев из зиготы вырастает спорофит (спорогон) в виде коробочки на длинной ножке (рис. 5.4).

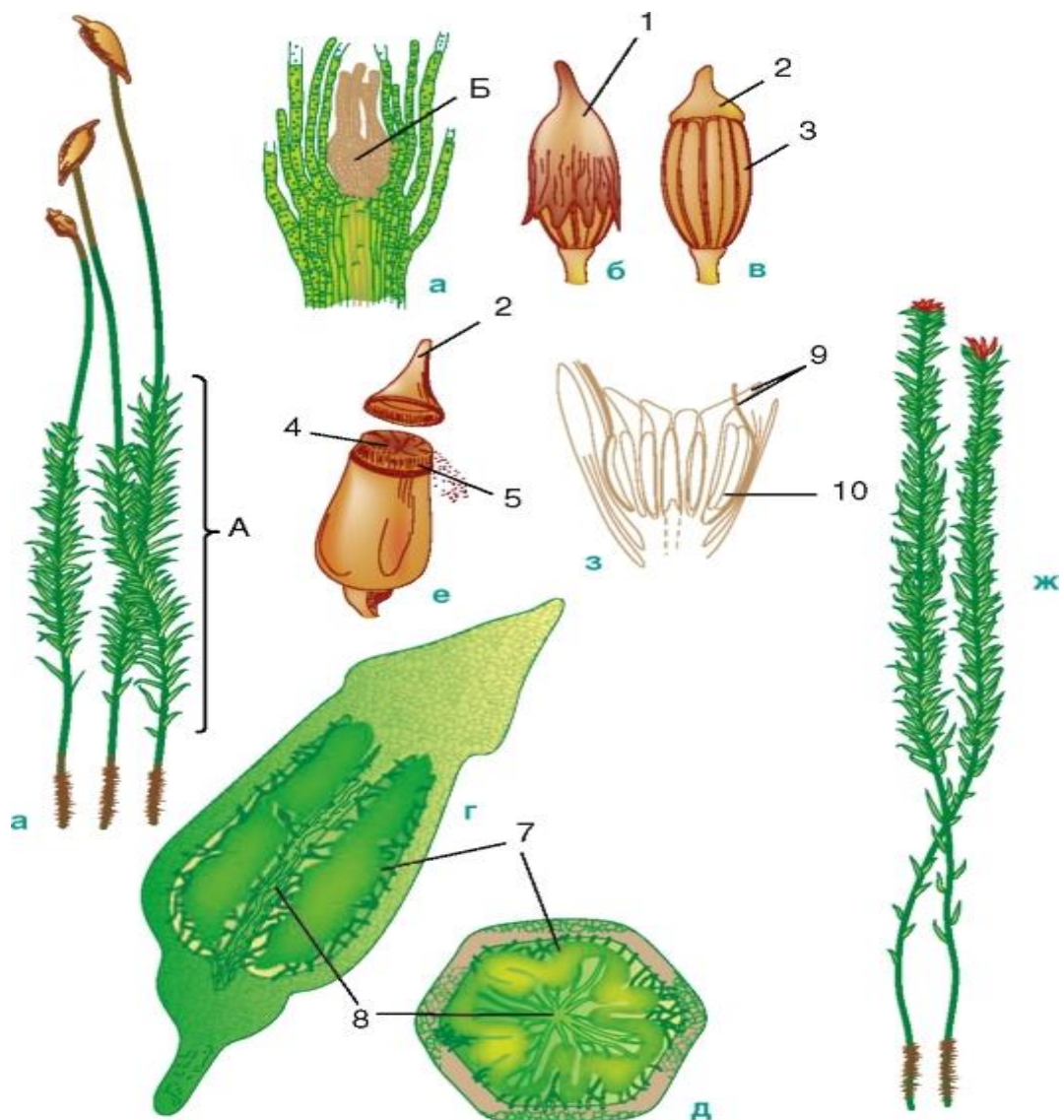


Рис. 5.4. Кукушкин лен (*Polytrichum*): а - женский гаметофит (А) с архегониями (Б); б - коробочка с колпачком; в - внешний вид коробочки; г - продольный разрез коробочки; д - поперечный разрез коробочки; е - вскрывшаяся коробочка; ж - мужской гаметофит; з - вершина мужского гаметофита с антеридиями и парафизами; 1 - колпачок; 2 - крышечка; 3 - урnochка; 4 - эпифрагма; 5 - перистом; 6 - спорангий; 7 - колонка; 8 - парафизы; 9 - антеридий

Нижняя часть ножки превращена в гаусторий (присоску), внедряющийся в тело женского гаметофита. Спорофит, таким образом, лишен самостоятельности и полностью зависит от гаметофита. Сверху коробочка прикрыта легко опадающим колпачком (остаток архегония) с тонкими, направленными вниз волосками, напоминающими льняную пряжу (отсюда и название растения). Внутри коробочки, в спорангии, происходит образование спор в результате мейоза. При созревании спор колпачок, а затем и крышечка отделяются, и споры высыпаются из отверстий наверху коробочки (урны). По краю коробочки расположена система крючков - *перистом*, прикрывающих отверстия во влажную погоду. В сухую погоду крючки перистома поднимаются, выходят из отверстий, которые открываются. Одинаковые по форме споры (изоспоры) разносятся ветром, а затем попадают в почву и прорастают в зеленую нить - протонему (типа нитчатой водоросли), на которой из почек формируются листостебельные побеги. Таким образом, эти побеги с протонемой представляют собой гаметофит, имеющий гаплоидный набор хромосом. На этом цикл замыкается, и все повторяется снова.

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ - LYCOPODIOPHYTES

Плауновидные - один из самых древних отделов высших растений, их ископаемые остатки известны из силурийского периода палеозойской эры. Огромные, достигавшие до 40 м в высоту и до 2 м в диаметре, растения занимали господствующее положение в растительном мире всего земного шара. В настоящее время плауновидные - жители хвойных лесов, представляют собой многолетние вечнозеленые травы, реже полукустарники численностью до 1000 видов (4 рода). Это самые первые сосудистые растения, имеющие хорошо развитые, дихотомически ветвящиеся олиственные побеги. Их листья возникли как поверхностные боковые выросты оси. Все листья мелкие - *микрофиллия*, с одной жилкой. Листорасположение супротивное, спиральное и мутовчатое. Плауновидные нарастают за счет верхушечной меристемы, деятельность которой со временем угасает, и, таким образом, они ограничены в росте. Подземная часть представлена придаточными корнями.

Отдел делится на два класса: Плауновые (*Lycopodiopsida*) и Полушниковые или Шильниковые (*Isoetopsida*).

Класс Плауновые - Lycopodiopsida

Это равноспоровые растения. До настоящего времени сохранились один порядок (*Lycopodiales*), одно семейство (*Lycopodiaceae*), представленное двумя родами, из которых наиболее значим род Плаун (*Lycopodium*).

Род Плаун - Lycopodium

Род насчитывает около 200 видов, распространенных от арктических областей до тропиков. В тропиках вертикальные стебли плауновидных достигают 1,5 м в высоту. Типичный представитель зеленомошных хвойных лесов умеренного пояса северного полушария - плаун булавовидный (*L. clavatum*). Взрослое растение представлено спорофитом. Ползучий, дихотомически ветвящийся побег этого вечнозеленого многолетнего травянистого растения достигает в длину 3 м. Стебель густо покрыт мелкими линейно-ланцетными листьями. От стебля отходят тонкие придаточные корни, а вверх - дихотомически ветвящиеся вертикальные невысокие побеги. На верхушках побегов к середине лета появляются спороносные колоски булавовидной формы, как правило, по два на одной ножке. Колосок состоит из споролистиков (спорофиллов), прикрепляющихся к оси и имеющих на верхней стороне почкообразные спорангии на короткой ножке. В спорангиях в результате мейоза образуются гаплоидные споры. Морфологически и физиологически все споры одинаковы (изоспоры), имеют округло-тетраэдрическую форму, покрыты толстой желтой оболочкой (рис. 5.5).

Споры высыпаются из спорангия и при благоприятных условиях прорастают (примерно в течение 5 лет) в маленький (2-3 мм) заросток - обоеполюый клубеньковой формы гаметофит, лишенный хлорофилла (половое поколение). В клетки заростка внедряются гифы грибов. В присутствии гиф почвенного гриба гаметофит, питаясь сапрофитно, медленно растет и развивается в течение 12-17 лет. На верхней стороне гаметофита образуются многочисленные антеридии и архегонии, погруженные в ткань заростка, и только шейки архегониев выдаются наружу. Оплодотворение яйцеклетки, находящейся в архегонии, двужгутиковым сперматозоидом происходит в капельножидкой среде. После оплодотворения из зиготы образуется зародыш спорофита, развивающийся в брюшке архегония, а из него формируется взрослое растение. Взрослое растение плауна - спорофит, который представляет собой бесполое поколение. Некоторые виды плауна содержат парализующий яд, сходный по своему действию с ядом кураре.

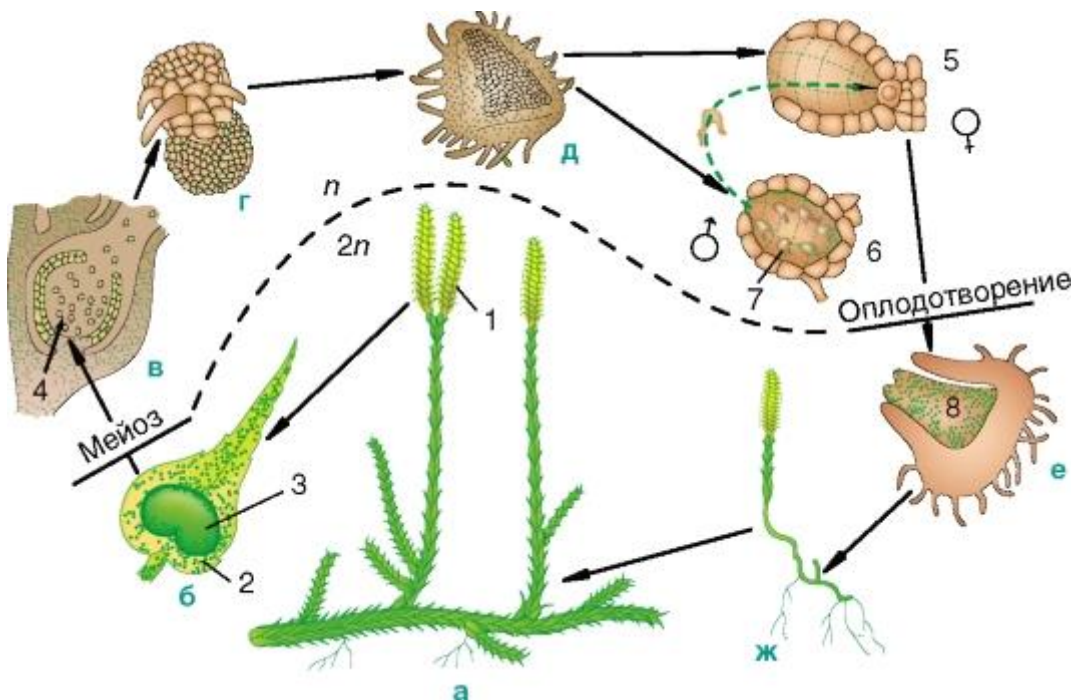


Рис. 5.5. Чередование поколений в жизненном цикле плаунов (*Lycopodium clavatum*): а - взрослый спорофит со спороносным колоском (1); б - споролистик (2) со спорангием (3) спороносного колоска; в - образование спор (4) в спорангии; г - прорастание спор в заросток; д - обоеполюый заросток (гаметофит) с архегониями (5), антеридиями (6) со сперматозоидами (7); е - зародыш спорофита (8) на заростке; ж - молодой спорофит

Очевидно, именно поэтому позвоночные животные не употребляют плауны в пищу.

Споры плауна булавовидного содержат до 50% невысыхающих масел, и поэтому их давно используют в медицине в качестве детской присыпки, а также для обсыпки пилюль. Кроме плауна булавовидного, в лесах средней полосы России встречаются плаун годичный с одним колоском на верхушке побега и плаун сплюснутый с 3-5 колосками.

Класс Полушниковые, или Шильниковые, - Isoetopsida

К разнospоровым плаунам относят два рода: Полушник (*Isoetes*) и более значимым Селагинелла (*Selaginella*).

Род Селагинелла - *Selaginella*

Среди современных родов селагинелла насчитывает около 700 видов, преимущественно тропических. Это нежные многолетние травянистые растения, в

основном небольших размеров (до 15 см в высоту). Имеются виды с лазающими и вьющимися побегами длиной до 20 м. Они прикрепляются к почве с помощью тонких дихотомически разветвленных корней, образующихся на особых выростах стебля - *ризофорах* (корненосцах).

Селагинеллы - разноспоровые растения. В спороносных колосках (стробилах) в мегаспорангиях образуются по четыре мегаспоры и многочисленные микроспоры в микроспорангиях. При прорастании микроспоры образуется сильно редуцированный мужской заросток (гаметофит), состоящий из маленькой ризоидальной клетки (остатка вегетативного тела заростка) и нескольких антеридиальных. Каждая антеридиальная клетка дает начало антеридию, где формируются двужгутиковые сперматозоиды. Мужской гаметофит похож на пыльцу семенных растений. Мегаспора развивается в женский гаметофит, состоящий из многоклеточной ткани с архегониями и ризоидами. После оплодотворения яйцеклетки развивается зародыш, состоящий из стебелька, листочков и ризофора. У некоторых видов оплодотворение совершается в колоске, и на почву падает зародыш. Проросшие мегаспоры представляют собой прототип семени.

В отличие от равноспоровых плаунов, сильная редукция гаметофита, связанная с разноспоровостью, представляет собой основное направление эволюции высших растений.

ОТДЕЛ ПСИЛОТОВИДНЫЕ - PSILOTOPHYTES

Псилотовидные - представители влажных тропических и некоторых субтропических областей земного шара.

Псилотовидные представлены одним классом - *Psilotopsida*, одним порядком - *Psilotales* и одним семейством - *Psilotaceae*, включающим два рода: Псилот (*Psilotum*) и Тмезиптерис (*Tmesipteris*). Оба рода - просто устроенные многолетние травянистые растения, напоминающие риниофиты.

Псилот имеет дихотомически ветвящиеся побеги с плоским или трехгранным стеблем, без типичных листьев. К почве прикрепляется с помощью ризоидов, что говорит о его древнем происхождении. Псилот - растение равноспоровое. Споры формируются в спорангиях на концах боковых ветвей. Из споры образуется подземный червеобразный обоеполюй гаметофит, имеющий ризоиды и микоризу. На его поверхности расположены многочисленные антеридии и архегонии. Оплодотворение осуществляется многожгутиковыми сперматозоидами в капельно-жидкой среде.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ - EQUISETOPHYTES

В геологическом прошлом хвощевидные были весьма разнообразными. Ископаемые хвощевидные (например, древовидные каламиты) достигали в высоту 20 м, в их стволах находили вторичную ксилему. Наряду с древними плауновидными и древовидными папоротниками они образовывали леса каменноугольного периода. Современные хвощи - травянистые растения, представленные в растительном мире единственным классом - Хвощевые (*Equisetopsida*), одним порядком - *Equisetales*, одним семейством - *Equisetaceae* и одним родом - Хвощ (*Equisetum*).

Класс Хвощевидные - Equisetopsida

Род Хвощ - Equisetum

Род представлен многолетними травянистыми растениями, встречающимися в условиях избыточного увлажнения лесов, полей, лугов, болот. Ранней весной из глубоко залегающих корневищ хвощей вырастают однолетние спороносные побеги, заканчивающиеся спороносными колосками (рис. 5.6). Клетки эпидермы побегов пропитаны кремнеземом. В узлах побегов сидят бурые чешуйчатые листья, срастающиеся своими основаниями в листовое влагалище, и мутовки боковых побегов. Боковые побеги

(вместо пленчатых листьев) выполняют ассимилирующую функцию. Спороносные колоски состоят из оси, перпендикулярно к ней крепятся щитки - спорангиефоры (видоизмененные боковые побеги), под которыми находятся 6-10 спорангиев, содержащих споры, образуемые в результате мейоза (рис. 5.7). Вначале щитки сидят плотно, без зазоров, но позднее, к моменту созревания спор, ось колоска удлиняется. Между щитками образуются промежутки, через которые и высыпаются споры из созревших спорангиев. Шаровидная зеленая спора обмотана четырьмя лентами - элатерами. При подсыхании элатеры раскручиваются; с их помощью споры объединяются в крупные рыхлые комочки и лучше разносятся потоками воздуха. Попадая во влажную среду, споры прорастают целыми группами заростков, что увеличивает вероятность оплодотворения. Развивающиеся из физиологически различных спор образуются разнополюе гаметофиты. Заростки очень мелкие (всего несколько миллиметров), имеют вид небольших зеленых рассеченных пластинок с ризоидами. Через 3-5 нед на одних заростках созревают антеридии с многожгутиковыми сперматозоидами, на других - архегоний с яйцеклеткой. Во влажной среде происходит оплодотворение. Из образовавшейся зиготы развивается зародыш, а из него - взрослый спорофит (рис. 5.7, б)

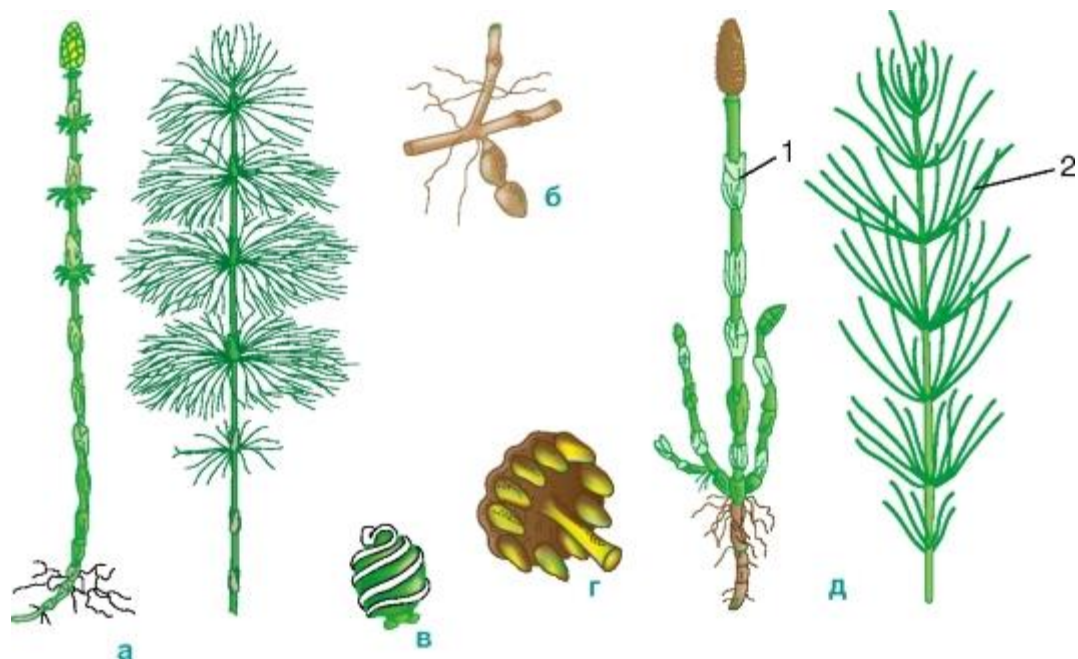


Рис. 5.6. Хвощевые: а - хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), спороносный (1) и вегетативный (2) побеги; б - клубеньки на корневище; в - споры с прижатыми и отогнутыми элатерами; г - спорангиофор со спорангиями; д - хвощ полевой (*E. arvense*), спороносный (1) и вегетативный (2) побеги

У разных видов хвощей наблюдается различное строение побегов. Так, у *хвоща полевого* после рассеивания спор весенние неветвящиеся бесхлорофилльные спороносные побеги отмирают и на смену им вырастают летние зеленые ассимилирующие. У других видов хвощей (*хвоща лесного* и *хвоща лугового*) спороносные колоски образуются на зеленых ассимилирующих побегах (см. рис. 5.6).

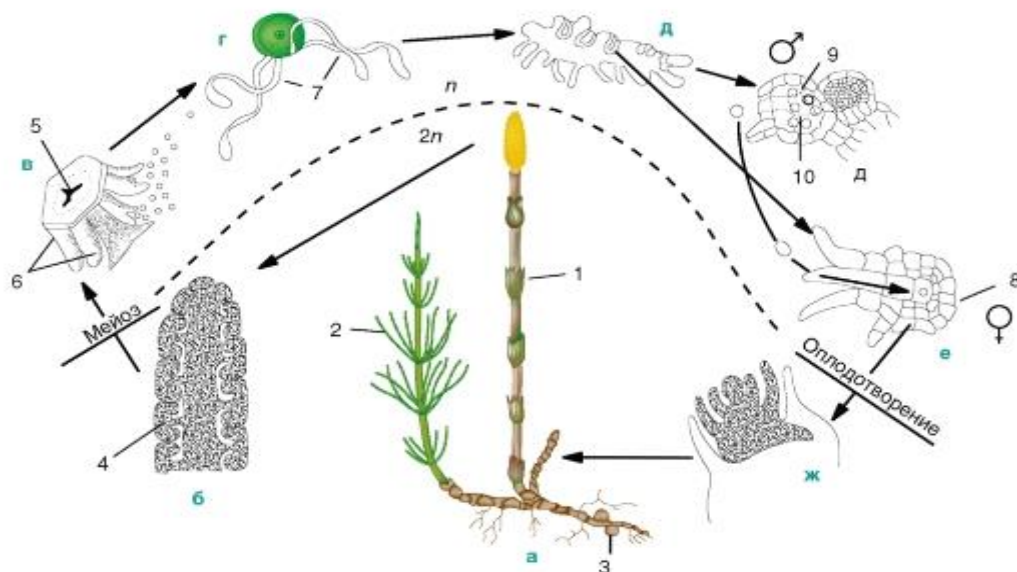


Рис. 5.7. Чередование поколений в жизненном цикле хвоща полевого (*E. arvense*): а - взрослое растение хвоща (спорофит): 1 - генеративный побег со спороносным колоском; 2 - вегетативный побег; 3 - клубеньки; б - спороносный колосок со спорангиофорами (4); в - спорангиофор: 5 - щиток спорангиофора; б - спорангии; г - спора с элатерами(7); д - мужской заросток с антеридиями (9); 10 -сперматозоид; е - женский заросток с архегониями (8);ж - зародыш будущего спорофита

Хвощи, быстро размножаясь корневищами, становятся сорняками пастбищ, поскольку для животных несъедобны. Вследствие содержания сапонинов и алкалоидов хвощи могут вызывать отравления. Хвощ полевой применяют как кровоостанавливающее и мочегонное средство.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ - POLYPODIORHYTA

Папоротники относят к числу наиболее древних групп высших споровых растений. По своему геологическому возрасту они уступают только плауновидным и имеют приблизительно один геологический возраст с хвощевыми. Современные папоротники насчитывают около 300 родов (12 000 видов). Папоротники имеют самые разные места обитания и произрастают преимущественно в условиях повышенной влажности: в Азии, Австралии, Южной Америке. Наибольшее их разнообразие характерно для влажных тропических лесов. У древовидных тропических форм стебель может достигать 25 м в высоту.

Для всех папоротников характерно преобладание многолетнего листостебельного спорофита над временно образующимся примитивным гаметофитом.

Класс Полиподиопсиды - Polypodiopsida

У папоротников нашей флоры, таких как орляк(*Pteridium aquilinum*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*) и др., надземный стебель отсутствует, и внешне растение представляет собой пучок листьев (вай), отходящих от хорошо развитого корневища (рис. 5.8). Вайями листья папоротника называют из-за того, что они возникли в результате уплощения крупных ветвей предковых растений. Это доказывается тем, что вайи папоротника долго сохраняют верхушечный рост, образуя характерную разворачивающуюся улитку, что не свойственно листьям. Вайи папоротника дважды(щитовник мужской) или трижды(кочедыжник женский)перисто-рассеченные.

Ниже рассмотрен цикл развития папоротника на примере щитовника мужского.

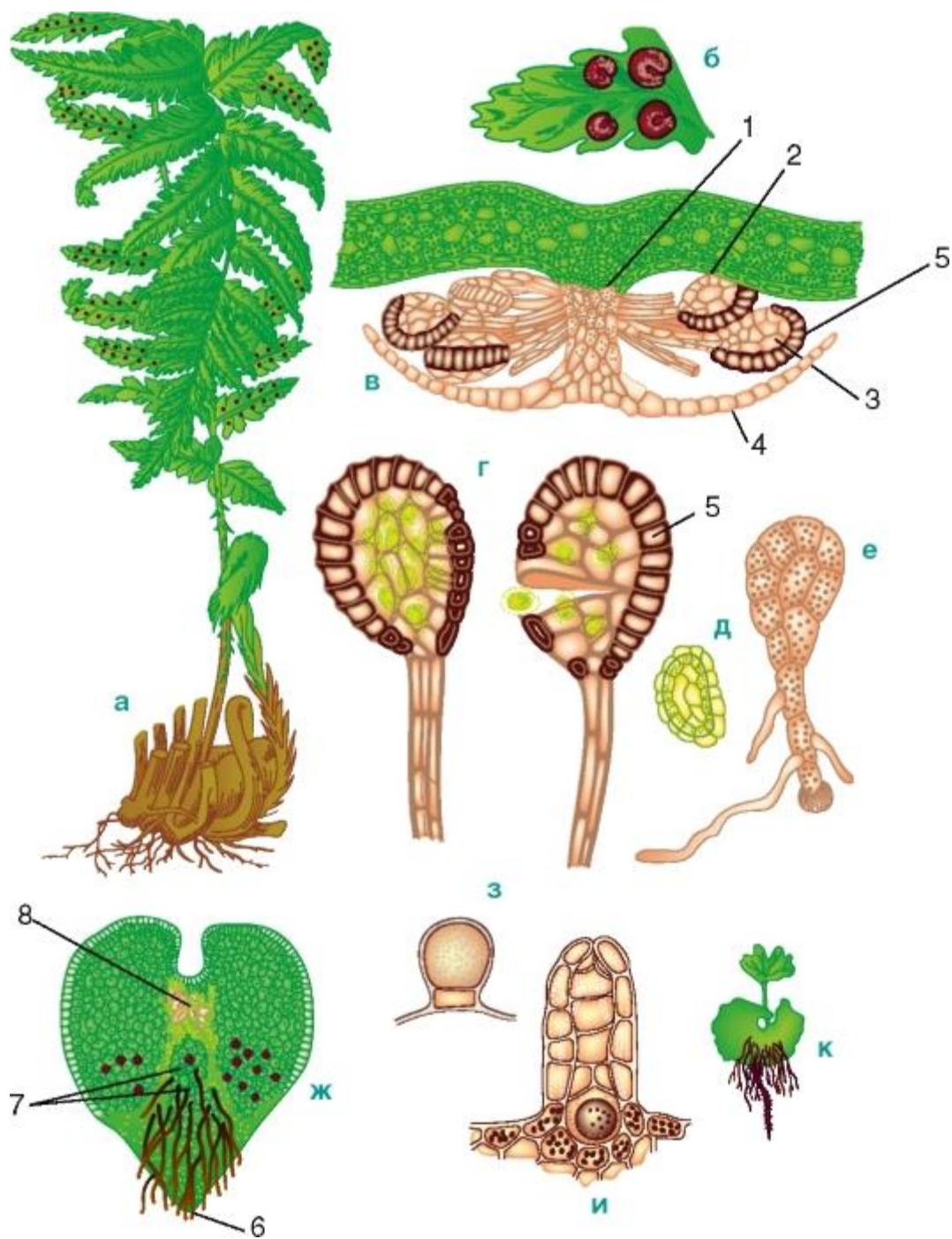


Рис. 5.8. Щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*): а - спорофит; б - часть вайи с сорусами; в - поперечный срез через сорус; г - спорангий; д - спора; е - молодой гаметофит; ж - зрелый гаметофит (заросток); з - антеридий; и - архегоний; к - молодой спорофит; 1 - плацента; 2 - ножка спорангия; 3 - спорангий; 4 - индусий (покрывальце соруса); 5 - кольцо утолщения; 6 - ризоиды; 7 - антеридий; 8 - архегоний

Взрослое растение представлено спорофитом (бесполое поколение, $2n$). На нижней стороне вайи образуются сорусы - собрания спорангиев на ножках на выросте листа - *плаценте*, снизу у многих прикрыты покрывальцем - *индусием* (рис. 5.9). Стенка спорангия однослойная, состоит из кольца с утолщенными внутренними и радиальными стенками, на $2/3$ охватывающая спорангий, на $1/3$ в устье остается неутолщенной. В спорангиях в результате мейоз образуются гаплоидные споры. При их созревании внешние стенки кольца клеток усыхают, стенка спорангия разрывается поперек в области устья, и споры высыпаются. Из спор прорастают гаплоидные заростки, или обоеполые

гаметофиты (половое поколение). Заросток представляет собой зеленую сердцевидную пластинку (около 1 см), которая с помощью ризоидов прикрепляется к почве. Между ризоидами формируются антеридии, а позже в области сердцевидной выемки заростка - архегонии, причем брюшко погружено в тело заростка, а шейки выступают на его поверхности. Во время дождя или росы антеридии вскрываются, штопорообразно извитые сперматозоиды с пучком жгутиков проникают в архегонии и оплодотворяют яйцеклетку. Из зиготы развивается зародыш, переходящий со временем (стебелек с листочком и корешок) к самостоятельной жизни спорофита (рис. 5.10).



Рис. 5.9. Сорус папоротника: 1 - плацента; 2 - спорангий: 2а - ножка; 2б - кольцо утолщения; 2в - споры; 3 - индузий

Значение папоротников велико. Они выступают в роли важнейшего компонента многих лесных сообществ. Корневище щитовника мужского обладает антигельминтным действием, молодые побеги орляка в некоторых странах употребляют в пищу.

Разноспоровые папоротники объединяют в два порядка водных папоротников: Марсилиевые (*Marsiliales*) и Сальвиниевые (*Salviniales*).

Род Марсилия богат видами (около 90) и встречается на всех материках. В умеренных широтах некоторые виды марсилии культивируют в водоемах ботанических садов или в аквариумах. Марсилия четырехлопастная (*Marsilia quadrifolia*) растет в низовьях Волги и на Северном Кавказе. Это болотно-водное растение с ползучим корневищем и длинночерешковыми листьями с четырьмя листочками.

Порядок Сальвиниевые папоротники представлен двумя родами: Сальвиния и Азолла.

Сальвиния плавающая (*Salvinia natans*) распространена в озерах и реках Сибири, Дальнего Востока, Кавказа и Средней Азии. Это однолетний водный папоротник небольших размеров (15-20 см) со стелющимися по воде побегами и мутовками листьев (рис. 5.11). В каждой мутовке 3 листа: два листа цельные, округлой формы, плавающие, с несмачивающейся поверхностью из-за воскового налета; третий лист - подводный, рассечен на нитевидные доли, покрытые жесткими волосками, выполняющий функцию корней. На коротких черешках подводных листьев прикрепляются гроздья шаровидных

замкнутых сорусов: в одних - немногочисленные мегаспорангии, в других - многочисленные микроспорангии.

Мужские и женские заростки развиваются внутри спорангиев. Женский заросток развивается из мегаспоры, не покидая мегаспорангия, и представлен маленькой зеленой треугольной пластинкой с 3-5 архегониями. Мужской заросток состоит из двух вегетативных клеток и двух антеридиев с четырьмя сперматозоидами в каждом. При прорастании микроспоры пробивают стенку микроспорангия и освобождаются. Вегетативное размножение осуществляется за счет отделения побегов, образующихся из почек между листьями. В благоприятных условиях сильно разросшаяся сальвиния может мешать хозяйственной деятельности.

Биологическое значение разнospоровости заключается в обеспечении питательными веществами, накопленными в мегаспоре развивающегося гаметофита.

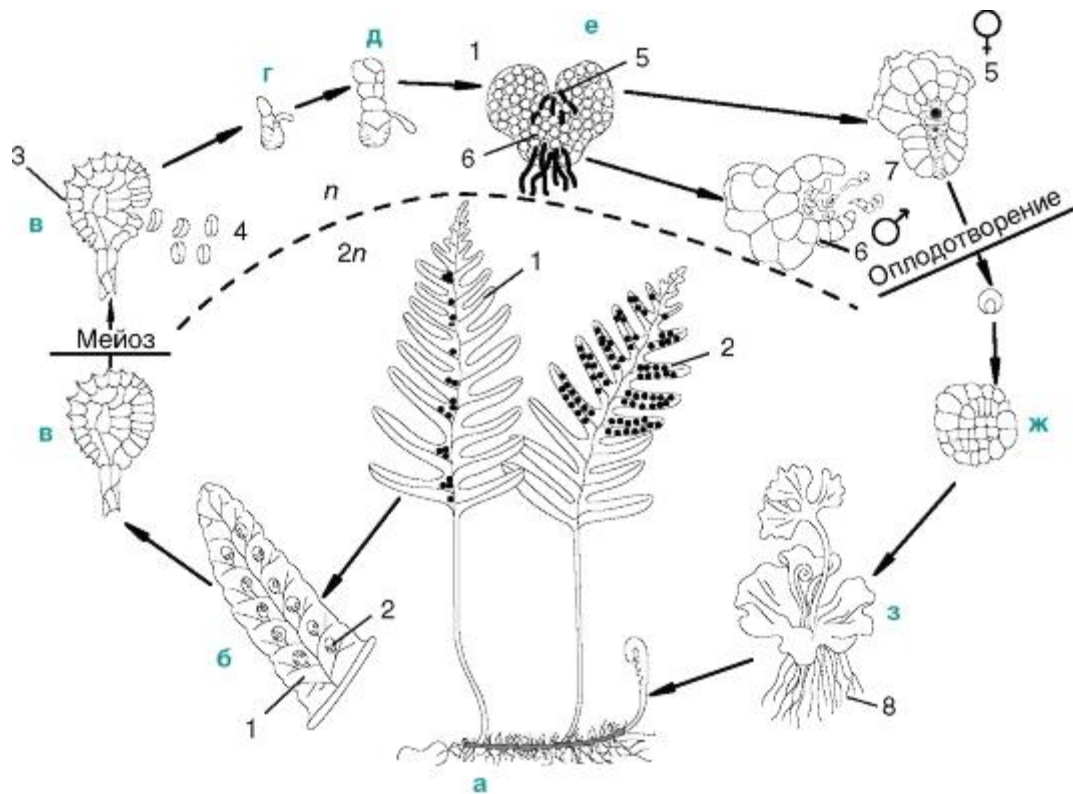


Рис. 5.10. Чередование поколений и смена ядерных фаз у папоротника (*Pofypodium sp.*). а - взрослое растение папоротника (спорофит): 1 - вайя; 2 - сорусы; б - вайя папоротника с сорусами; в - спорангии: 3 - кольцо утолщения; 4 - споры; г - прорастание споры; д - формирование заростка; е - обоеполюый заросток (гаметофит): 5 - архегонии; 6 - антеридии; 7 - сперматозоиды; ж - образование зиготы на заростке; з - заросток с развивающимся зародышем; 8 - ризоиды

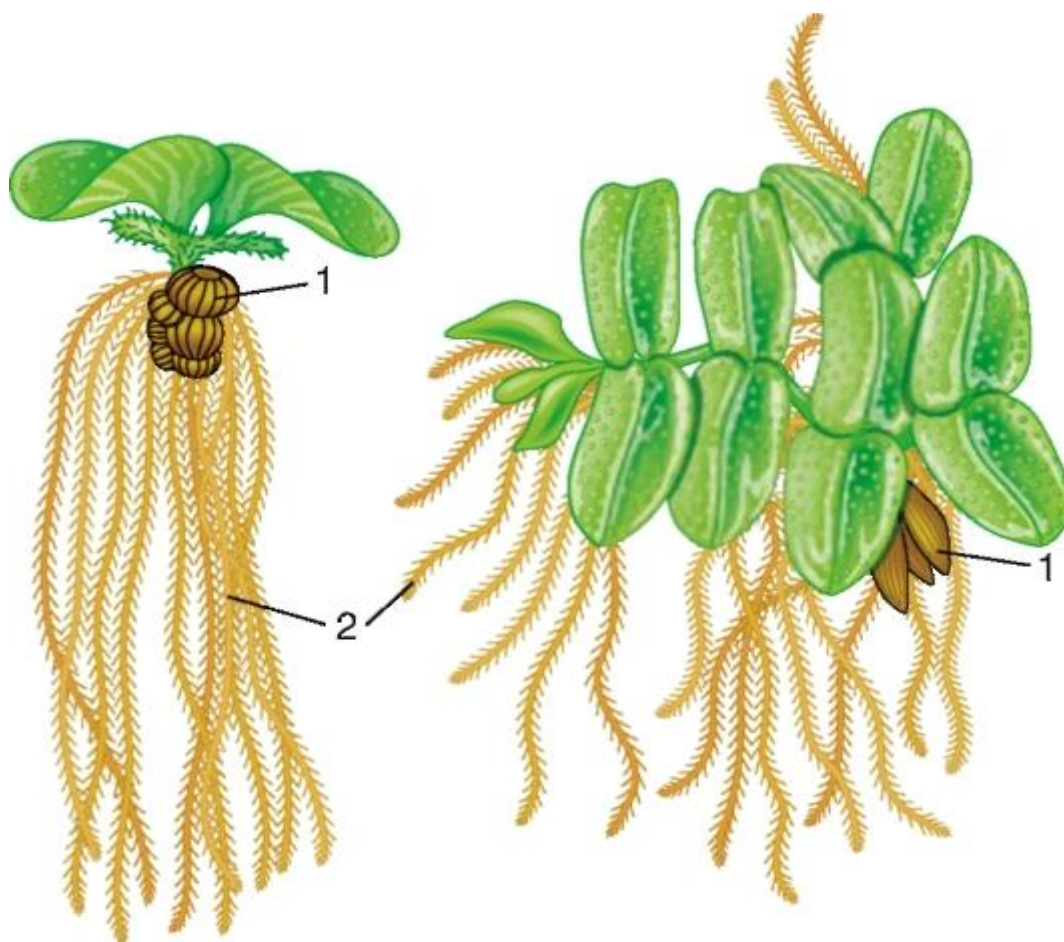


Рис. 5.11. Семейство Сальвиниевые. Сальвиния плавающая (*Salvinia natans*): 1 - сорусы; 2 - корневище

Азолла (*Azolla*) - тропический мелкий плавающий папоротник. Имеет тонкие ветвящиеся побеги (до 25 см), на которых густо расположены двухлопастные мелкие листья (0,5-1,0 см), а в узлах - придаточные корни. Азолла - разноспоровый папоротник, его развитие сходно с развитием сальвинии. Азолла вступает в симбиоз с азотфиксирующей цианобактерией анабеной (*Anabaena*) и за счет этого может усваивать атмосферный азот. Благодаря этому растение используют в качестве зеленого удобрения при выращивании риса в Японии, Китае, Индокитае.

Задания для самостоятельной подготовки

1. Дайте общую характеристику царства Растения. Назовите отличия растений от водорослей по строению вегетативного тела и органов размножения.
2. Дайте общую характеристику отдела Моховидные, перечислите основные классы, укажите их латинские названия, приведите их отличия. Назовите основных представителей, укажите их значение в природе, возможное использование человеком.
3. Опишите общий цикл развития моховидных. Нарисуйте антеридий, архегоний, спорогон.
4. Нарисуйте мужской и женский гаметофиты маршанции обыкновенной. Назовите особенности цикла развития.
5. Проведите сравнительный анализ гаметофита сфагнума и кукушкина льна. Нарисуйте схему анатомического строения листа сфагнума и кукушкиного льна.
6. Дайте общую характеристику отдела Плауновидные; приведите основные классы, укажите их латинские названия и отличия.

7. Назовите основных представителей плауновидных, укажите их значение в природе, возможное использование человеком.

8. Опишите цикл развития плауна булавовидного. Нарисуйте его спорофит, строение спороносного колоска, спору, гаметофит.

9. Дайте общую характеристику отдела Псилотовидные и назовите основных представителей.

10. Дайте общую характеристику отдела Хвощевидные; укажите основных представителей, их латинские названия, значение в природе и возможное использование человеком.

11. Нарисуйте схему строения различных видов хвощей, обозначьте составляющие.

12. Опишите цикл развития хвоща полевого. Нарисуйте его спорофит, строение спороносного колоска, спору, гаметофит, обозначьте составляющие.

13. Дайте общую характеристику отдела Папоротниковидные. Назовите основных представителей, укажите их латинские названия, значение в природе и возможное использование человеком.

14. Опишите внешнее строение папоротников. Нарисуйте сорус папоротника и его спорангий, обозначьте составляющие.

15. Опишите цикл развития щитовника мужского. Нарисуйте его гаметофит, обозначьте составляющие.

Глава 6. СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ. ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ - PINOPHYTA

Семенные растения, появившиеся около 360 млн лет назад, - господствующая в настоящее время группа высших растений. Семенные растения подразделяют на два отдела: *Голосеменные [Pinophyta (Gymnospermae)]*, размножающиеся семенами, но не образующие плодов, и *Покрытосеменные [Magnoliophyta (Angiospermae)]* с семенами, заключенными в плоды.

Общее направление эволюции шло в направлении редукции гаметофита и дальнейшего развития спорофита (табл. 6.1).

Таблица 6.1. Эволюционные отличия высших споровых и семенных растений

Высшие споровые	Семенные
Половой процесс связан с водной средой	Независимость полового процесса от водной среды; наличие пыльцевой трубки для процесса оплодотворения
Гаметофит свободноживущий	Гаметофиты редуцированы, развиваются внутри спорангиев
Размножаются одноклеточными спорами	Размножаются многоклеточными семенами
Равно- и разноспоровые	Только разноспоровые
Зародыш не имеет покровных оболочек	Зародыш находится под покровом семенной кожуры

Семя - новый орган, возникший в процессе эволюции для размножения растений. Семя содержит зародыш будущего растения - спорофита. В состав зародыша входят зародышевый корешок, стебелек, почечка и зародышевые листья (семядоли). Зародыш защищен семенной кожурой и имеет запас питательных веществ, в отличие от одноклеточной споры, в которой запас питательных веществ небольшой, отчего она быстро теряет всхожесть. Семя имеет приспособления для расселения, проходит период покоя перед прорастанием, т.е. процесс прорастания наступает при более благоприятных условиях.

В цикле развития спорофит получил полное господство над гаметофитом. Гаметофит крайне редуцирован, утратил самостоятельное существование и полностью зависит от спорофита, на котором он образуется и формируется.

Половой процесс у семенных растений не связан с капельно-жидкой средой. Благодаря такой независимости эти растения получили возможность расселиться по всей поверхности Земли и стать господствующей группой растений. Важным прогрессивным приспособлением, исключая зависимость процесса оплодотворения от водной среды, стало возникновение в процессе эволюции пыльцевой трубки, доставляющей мужские гаметы к яйцеклетке.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Голосеменные - древняя группа растений, появившаяся еще в девоне. Голосеменные, по сравнению с высшими споровыми, представляют собой более высокий уровень организации растений, поскольку средство для их расселения - семя. Большинство систематиков считают группу голосеменных естественной группой. По их мнению, все голосеменные произошли от одной из боковых ветвей разноспоровых древнейших папоротникообразных растений.

Особенности строения

Голосеменные растения разноспоровые. Микроспоры образуются в микроспорангиях, находящихся на микроспорофиллах, а мегаспоры - в мегаспорангиях на мегаспорофиллах. Микро- и мегаспорофиллы (спороносные листья) собраны в *стробилы* (*шишки*) - собрания спорофиллов на оси спороносного побега. У большинства голосеменных (кроме беннеттитовых) стробилы однополые. Стробилы, образованные только из микроспорофиллов, называют *микростробилами*, а из мегаспорофиллов - *мегастробилами*. Стробилы могут быть одиночными, как у многих саговников, но чаще образуют собрания.

Голосеменные растения, в отличие от хвощей, плаунов и папоротников, размножаются уже не спорами, а семенами, которые расположены открыто на чешуях шишки. Семена возникают из семязачатков, лежащих на семенных чешуях хвойных или на мегаспорофиллах у других голосеменных.

Новый способ размножения, семенами, оказался наиболее соответствующим наземному образу жизни растений, и только с его приобретением высшие растения порвали наконец древнюю связь с водной средой, необходимой в момент оплодотворения, и стали вполне сухопутными. У голосеменных растений не стало и ненадежного в условиях наземного существования, отдельно живущего полового поколения - гаметофита, также требующего достаточно влажного субстрата.

Один из наиболее важных признаков всех голосеменных - наличие семязачатка (семяпочки). Мегаспорангий в семязачатке - *нуцеллус*, окруженный *защитным покровом - интегументом*. Семязачатки открыто расположены на семенных чешуях

(мегаспорофиллах) и дают после оплодотворения семена - *орган размножения* голосеменных растений.

Размножение

У голосеменных наблюдается вегетативное и семенное размножение. *Вегетативное* размножение производят искусственно: или черенками (у некоторых кипарисовых), или отводками (например, у пихты). Характерные особенности *семенного* размножения (рис. 6.1) голосеменных растений ниже рассмотрены на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*).

Сосна представляет собой однодомное, разнospоровое растение (спорофит). На одном растении сосны образуются мужские шишки с микроспорангиями и женские - с мегаспорангиями.

Микроспорогенез и микрогаметогенез

В мае у основания молодых побегов сосны образуются грозди желтоватых мужских шишек - стробилов. У каждой шишки есть ось, к которой спирально прикрепляются микроспорофиллы (рис. 6.2). Каждый микроспорофилл на нижней стороне имеет по два *пыльцевых мешка* - микроспорангия. Вначале в пыльцевых мешках находятся диплоидные материнские клетки спор (микроспороциты), из которых весной в результате мейоза образуются гаплоидные *микроспоры*. При этом из одной диплоидной материнской клетки образуются четыре гаплоидные микроспоры. Микроспора одноядерна, покрыта двумя оболочками - интиной (внутренней) и экзиной (наружной); она несет два воздухоносных мешка, возникающих в результате отслоения экзины от интины. *Экзина* образуется за счет материала клеток, выстилающих микроспорангии. Она толстая, слоистая, кутинизированная и содержит стойкие углеводы - *спорополленины*. *Интина*, образуемая позднее, тонкая и нежная и состоит из пектиновых веществ.

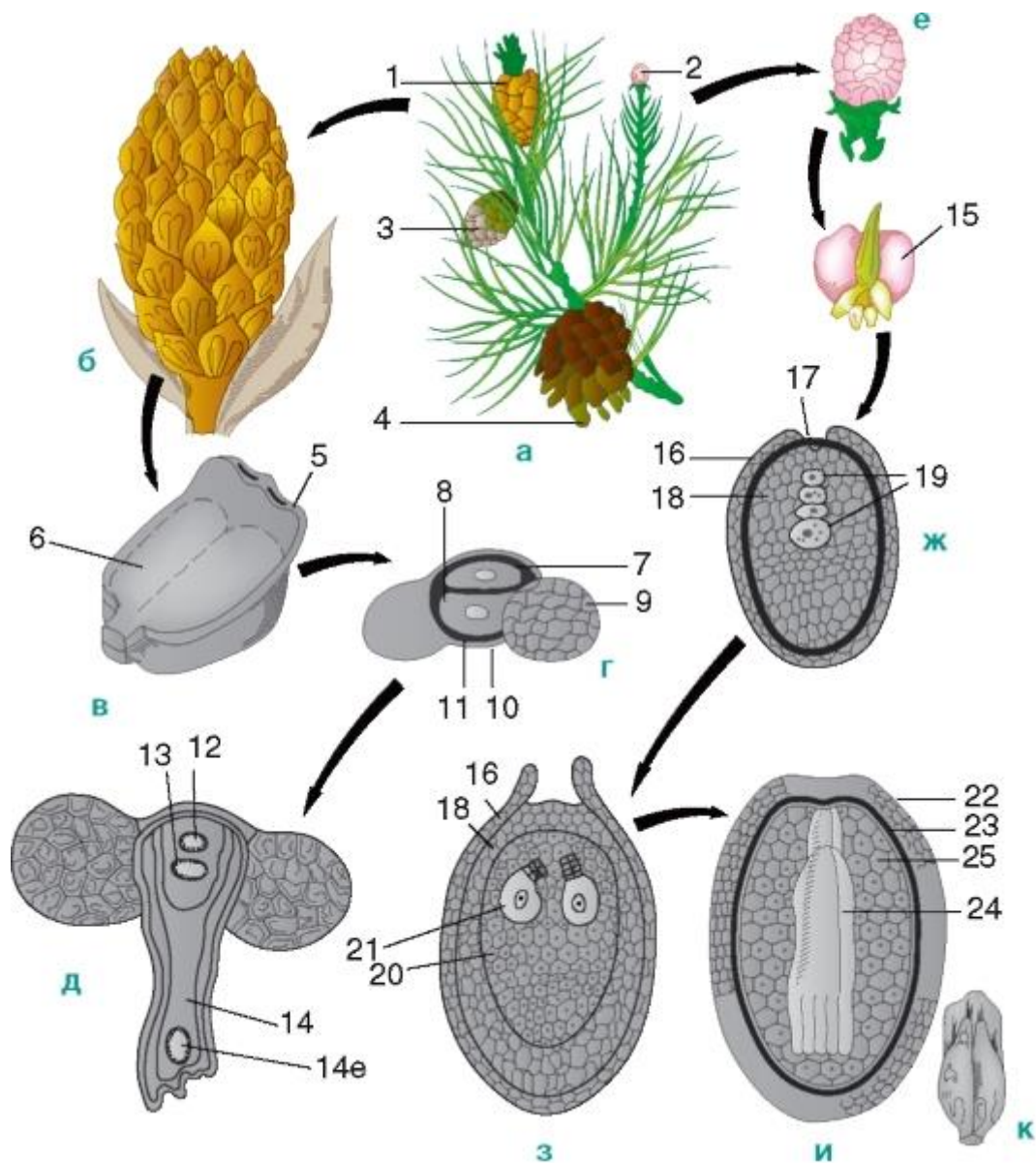


Рис. 6.1. Семенное размножение сосны лесной: а - ветка сосны с мужскими (1) и женскими (2, 3) шишками (2 - 1-го года жизни, 3 - 2-го года жизни после опыления); 4 - зрелая шишка с выпавшимися семенами; б - мужская шишка; в - микроспорофилл (5) с 2 пыльцевыми мешками (6); г - пыльца: 7 - антеридиальная клетка; 8 - вегетативная клетка; 9 - воздушные мешки; 10 - экзина; 11 - интина; д - прорастание пыльцы: 12 - кл каножка; 13 - спермагенная клетка; 14 - пыльцевая трубка; 14е - женская шишка: 15 - семенная чешуя с 2 семязачатками; ж - семязачаток с мегаспорами: 16 - интегумент; 17 - микропиле; 18 - нуцеллус; 19 - мегаспоры; з - семязачаток после развития женского гаметофита: 20 - эндосперм; 21 - архегоний; и - семя: 22 - семенная кожура деревянистая (бывший интегумент); 23 - семенная кожура пленчатая (бывший нуцеллус); 24 - зародыш; 25 - эндосперм; к - семенная чешуя с семенами

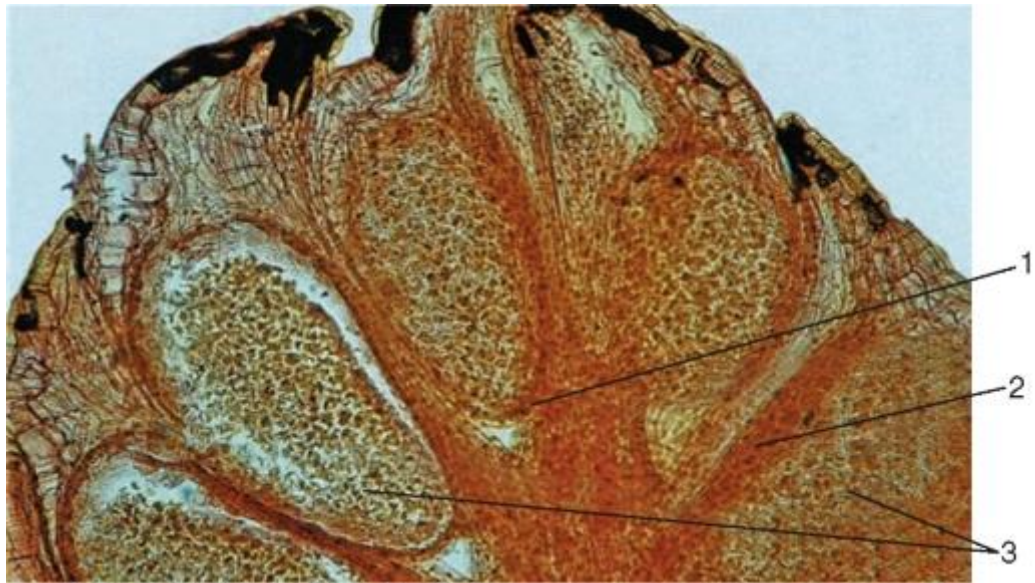


Рис. 6.2. Продольный разрез через мужскую шишку сосны: 1 - ось шишки; 2 - микроспорофилл; 3 - пыльцевой мешок

Далее происходит процесс *микрогаметогенеза* - образования пыльцевого зерна (мужского гаметофита). Микроспора начинает делиться, т.е. преобразуется в мужской заросток (пыльцу), но при этом не покидает *микроспорангия*. Ядро микроспоры претерпевает митоз, благодаря чему образуются две клетки. Одна клетка дает две вегетативные проталлиальные клетки, которые вскоре исчезают. Из другой клетки в результате митоза образуются антеридиальная и вегетативная клетки. У пыльцы от микроспоры сохраняются две оболочки (экзина и интина), два воздухоносных мешка и образуются две новые клетки - вегетативная и антеридиальная. Таким образом, у голосеменных растений образуется пыльца, которая и представляет собой *мужской гаметофит*.

Антеридиальная клетка в дальнейшем формирует мужские половые гаметы - спермин, а более крупная *вегетативная клетка*, которая представляет собой тело мужского гаметофита, формирует впоследствии пыльцевую трубку (рис. 6.3).

При вскрытии пыльцевого мешка (обычно в мае - начале июня) двухклеточная пыльца высыпается наружу и ветром переносится на женскую шишку. Воздушные мешки облегчают перенос пыльцы ветром. Дальнейшее развитие мужского гаметофита происходит после опыления, т.е. на женских шишках на семязачатке и внутри него.

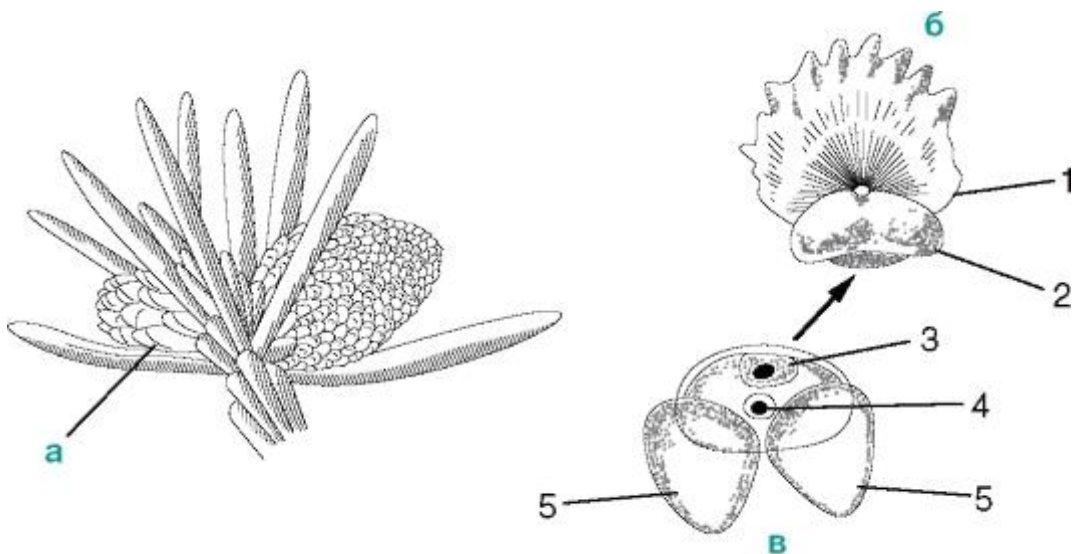


Рис. 6.3. Образование пыльцы (мужского гаметофита) у голосеменных: а - мужская шишка; б - микроспорофилл (1) с микроспорангиями (2); в - пыльца: 3 - вегетативная клетка; 4 - антеридиальная; 5 - два воздушных мешка

Мегаспорогенез и мегагаметогенез

Женские шишки (собрания мегастробиллов) также образуются весной на верхушках молодых побегов. Женская шишка представляет собой группу укороченных видоизмененных боковых побегов, состоящих из наружных кроющих и внутренних семенных чешуй - видоизмененных мегаспорофиллов. У основания каждой семенной чешуи находятся два семязачатка.

Молодой семязачаток состоит из центральной многоклеточной части - нуцеллуса и окружающего его покрова - интегумента. Интегумент вырастает из основания нуцеллуса, так называемой халазы, и растет снизу вверх. Он срастается с нуцеллусом. Лишь около вершины, обращенной к оси шишки, интегумент имеет отверстие, называемое микропиле, или пыльцевходом. Нуцеллус представляет собой мегаспорангий, а интегумент - *новое образование*, не встречавшееся ранее.

В начале развития семязачатка нуцеллус состоит из однородных диплоидных клеток. Через месяц после опыления в средней части нуцеллуса обособляется одна материнская археспориальная клетка. Она мейотически делится с образованием четырех гаплоидных мегаспор. Далее три из них отмирают, а одна остается способной к развитию. На этом заканчивается мегаспорогенез и начинается *мегагаметогенез*.

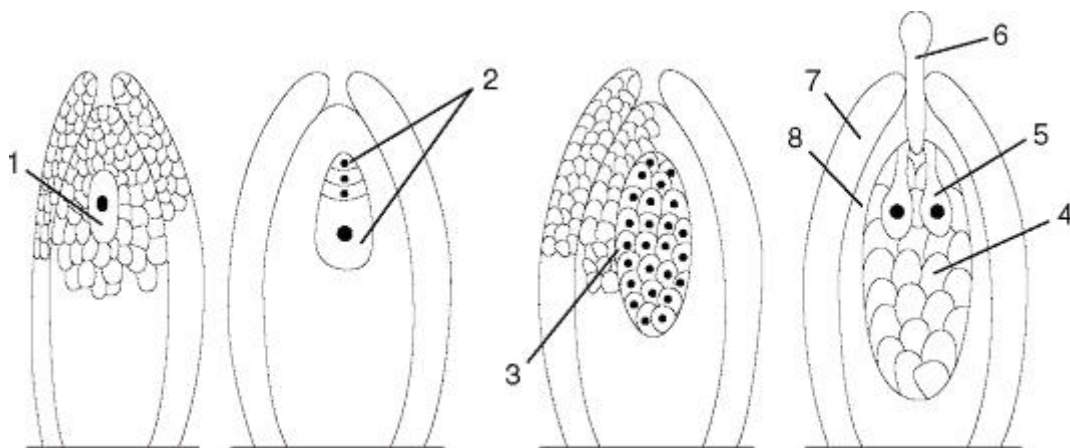


Рис. 6.4. Мегагаметогенез сосны обыкновенной: 1 - археспориальная клетка; 2 - тетрада мегаспор; 3 - деление мегаспоры; 4 - женский гаметофит (эндосперм), развившийся из мегаспоры; 5 - архегонии; 6 - пыльцевая трубка; 7 - интегумент; 8 - нуцеллус

Мегаспора многократно делится митозом, в результате чего образуется новая ткань - *эндосперм*, являющийся женским гаметофитом. Из двух наружных клеток эндосперма, ориентированных к микропиле, формируются два архегония - женские органы полового размножения (рис. 6.4). Этот процесс продолжается в течение года.

Опыление

С помощью ветра и воздушных мешков пыльца из мужских шишек переносится на семязачатки. Пыльца улавливается каплями густой жидкости, заполняющей пространство между нуцеллусом и интегументом и выступающей через микропиле. Эта жидкость, подсыхая, затягивает пыльцу внутрь семязачатка на нуцеллус (в пыльцевую камеру). После опыления микропиле зарастает. Семенные чешуйки женской шишки смыкаются, затем одревесневают, обеспечивая тем самым защиту семязачатка. Мужской гаметофит продолжает развиваться уже на мегаспорангии.

Оплодотворение

Примерно через 13 мес после опыления экзина лопается, и вегетативная клетка, окруженная интиной, развивается в пыльцевую трубку, которая внедряется в ткань нуцеллуса и растет в направлении архегония.

Пыльцевая трубка растет очень медленно, и оплодотворение происходит только после перезимовки. Антеридиальная клетка делится и образует две клетки: клетку ножки антеридия и генеративную (спермагенную) клетку. Функция клетки-ножки до сих пор не выяснена. Генеративная клетка перемещается в пыльцевую трубку, по которой и достигает архегония. Образование из спермагенной клетки двух спермиев, лишенных жгутиков, происходит непосредственно перед оплодотворением. Один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки архегония, а второй отмирает. Отмирает также и второй архегоний. Весь процесс оплодотворения протекает примерно в течение года.

Формирование семян и развитие зародыша

Из образовавшейся зиготы развивается зародыш, и развитие его идет за счет запасных продуктов эндосперма, который называют первичным. Сформированное *семя* сосны соединяет в себе гаметофит (я) и спорофит (2n). Одна часть семени, первичный эндосперм (я), представляет собой *женский гаметофит* (я). Другая часть семени - зародыш (2n) - зачаток дочернего спорофита (2n). *Зародыш* состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей и почечки. Твердая кожура семени (2n) - бывший интегумент семязачатка; к кожуре прилегает тонкий слой *перисперма* (бывшей ткани нуцеллуса 2n). Кожура и перисперм представляют собой обособленную часть *материнского спорофита* (см. рис. 6.1).

Семена созревают осенью, на второй год после опыления, и разбрасываются по снегу зимой. Шишки к этому времени достигают в длину 4-6 см, чешуи одревесневают, из зеленых они становятся бурыми. Следующей весной чешуи расходятся и семена высыпаются. Семя сосны снабжено легким крылышком, образовавшимся из тканей семенной чешуи. Благодаря крыловидному придатку семена разносятся ветром на большие расстояния, а затем прорастают на почве и дают новые растения сосны. Первые семена в лесу сосна начинает давать лишь в возрасте 40 лет.

Голосеменные растения подразделяют на 6 классов:

- 1) Семенные папоротники (*Legiaopteridopsida*);
- 2) Саговники (*Cycadopsida*);
- 3) Беннеттитовые (*Bejaettitopsida*);
- 4) Гинкговые (*Gimkgoopsida*);
- 5) Гнетовые (*Gяetopsida*);
- 6) Хвойные (*Рiяopsida*).

КЛАСС СЕМЕННЫЕ ПАПОРОТНИКИ - LEGINOPTERIDOPSIDA

Семенные папоротники известны как ископаемые растения и наиболее примитивные голосеменные. Они похожи на современные папоротники по внешнему виду, но размножение их происходило с помощью семян. Это были высокие и низкие деревья, а также лианы с сильно рассеченными крупными листьями, по краям долек которых находились семена. Корни еще только придаточные.

Одни ученые считают, что семенные папоротники - предки современных голосеменных и даже покрытосеменных растений; по мнению других, семенные папоротники - предки современных гинкго, а с покрытосеменными прямого родства не имеют. Остатки семенных папоротников участвовали в образовании каменного угля.

КЛАСС САГОВНИКИ - CYCADOPSIDA

Расцвет саговников наступил в юрском периоде, а в настоящее время их насчитывается около девяти родов (130 видов), относимых к одному семейству. По видовому богатству они занимают второе место среди голосеменных (после хвойных), распространены в тропиках и субтропиках. Это вечнозеленые двудомные деревья с колонновидными (высотой от 1-7 до 20 м), короткими бочонковидными или клубневидными стволами (рис. 6.5). Саговники похожи на пальмы, поскольку на вершине ствола у них имеется розетка крупных перистых листьев. Листья вырастают через один или два года, а остатки их черешков оставляют на стебле чешуйчатый, шершавый панцирь. У саговников впервые в процессе эволюции появился главный корень, а боковые корни претерпевают еще дихотомическое ветвление. Саговники вступают в симбиоз с азотфиксирующими цианобактериями, благодаря чему улучшают свое азотное питание. Спорофиллы собраны в однополые стробилы, часто крупные (до 1 м), массой до 40 кг. Оплодотворение происходит с помощью крупных (до 0,3 мм) многожгутиковых сперматозоидов, видимых невооруженным глазом. Семена обычно большие (3-4 см), снаружи мясистые, распространяются животными. Наиболее известен саговник поникающий (*Cycas revoluta*) родом из Японии. На мужских экземплярах микроспорофиллы образуют крупные стробилы, на женских экземплярах желто-бурые мегаспорофиллы рыхло скучены у верхушки, с 2-6 семязачатками. После оплодотворения образуются оранжевокрасные крупные семена. В стебле хорошо развита сердцевина, богатая крахмалом, который, подобно эндосперму семян, используют для получения крупы саго. Многие саговники разводят как декоративные.

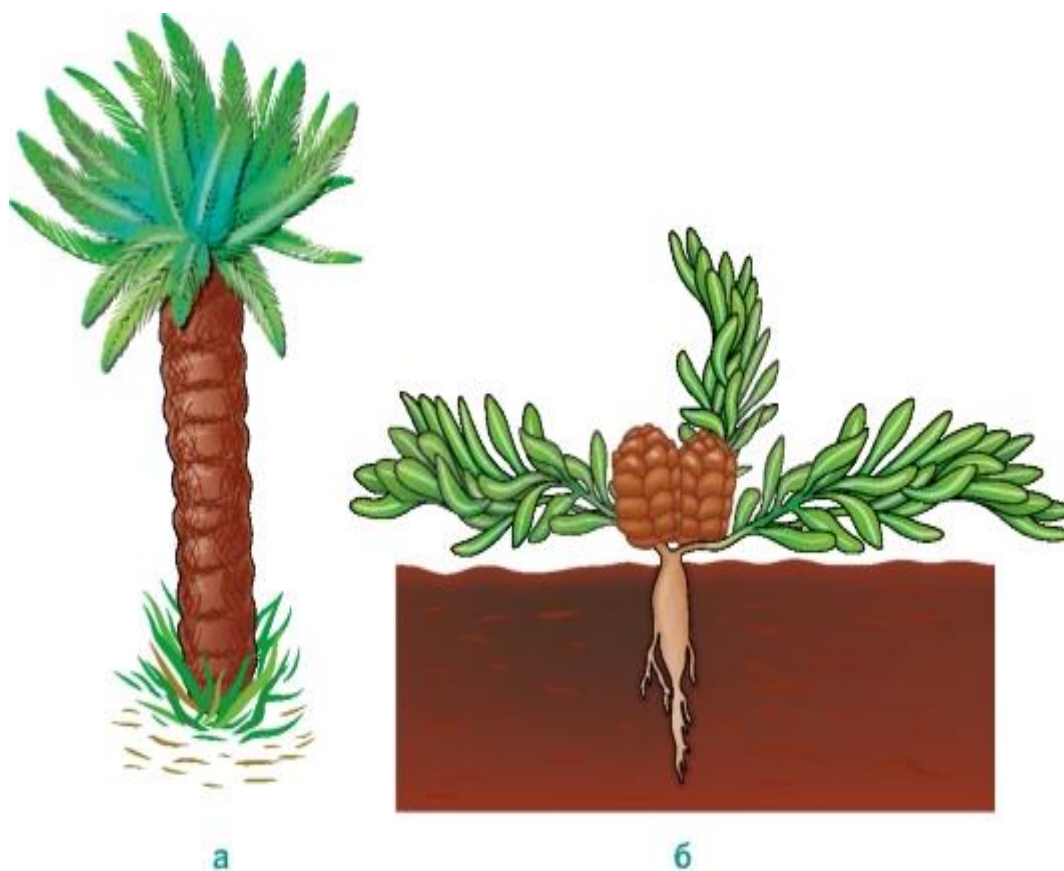


Рис. 6.5. Саговниковые: а - саговник поникающий (*Cycas revoluta*); б - замия кремнистая (*Zamia silicea*): видны два стробила

КЛАСС БЕННЕТТИТОВЫЕ - BENNETTITOPSIDA

Беннеттитовые также относятся к ископаемым формам эпохи мезозоя. По мнению некоторых ботаников (например, Мейена С.В.), беннеттитовые предки цветковых и по внешнему виду похожи на саговниковые. Большинство беннеттитовых имели обоеполые стробилы, напоминающие по строению цветок покрытосеменных. Снизу стробил был окружен листьями, сходными с околоцветником цветковых растений.

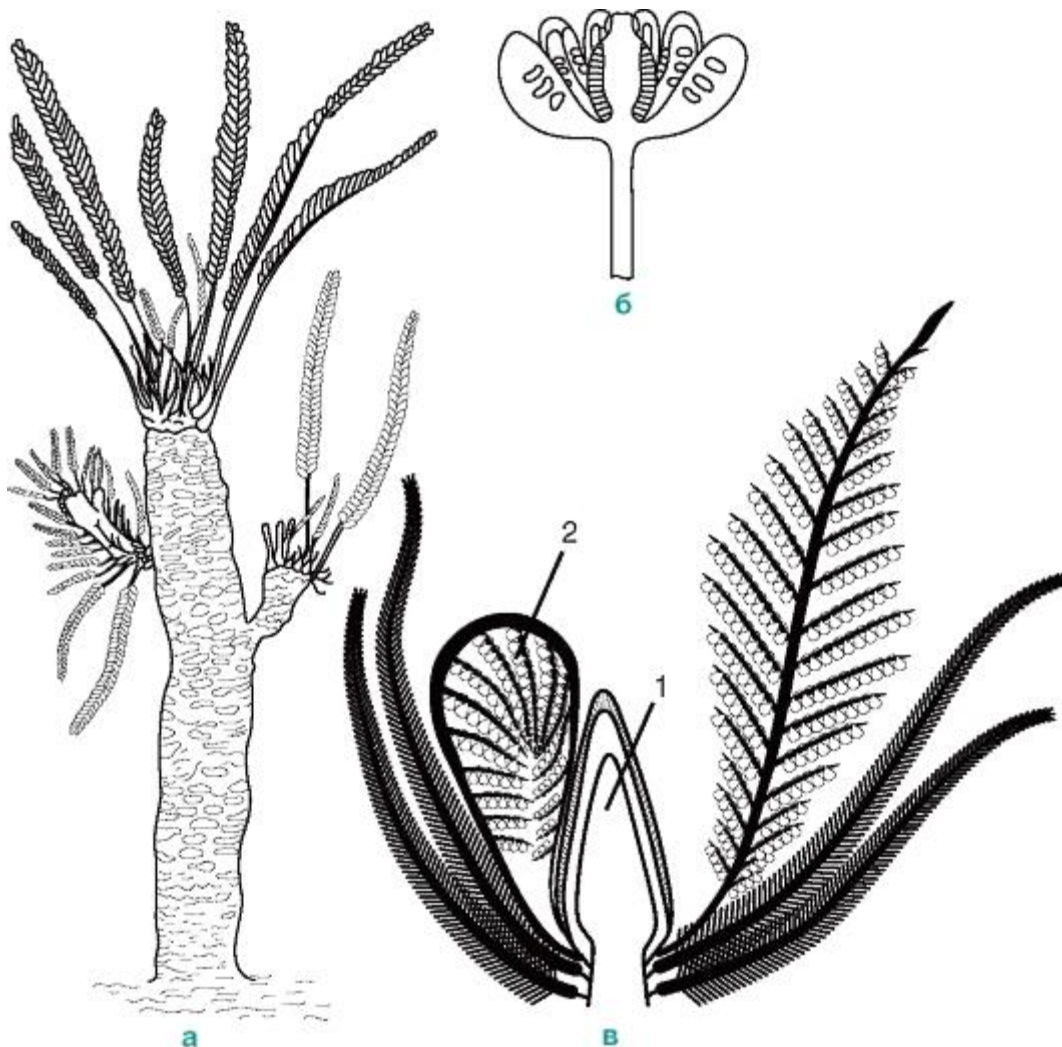


Рис. 6.6. Беннеттитовые: а - вильямсония (*Williamsonia*), общий вид растения; б - обоеполый стробил вильямсонииеллы корончатой (*Williamsoniella conmata*) в разрезе; в - обоеполый стробил саговниковых (*Cycadeoidea*) в разрезе: 1 - семяложе с семязачатками (семенами); 2 - микроспорофиллы со спорангиями

Выше по оси располагались многочисленные микроспорангии на перистых микроспорофиллах. В центральной конической части находились семязачатки на палочковидных мегаспорофиллах. Семязачатки прикрывались стерильными спорофиллами. Семена имели две семядоли и хорошо сформированный зародыш (рис. 6.6).

КЛАСС ГИНКГОВЫЕ - GINKGOOPSIDA

Единственный современный представитель этого класса - реликтовое растение гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*). Это растение называют живым ископаемым, поскольку его ближайшие предки вымерли десятки миллионов лет назад. После оледенений гинкго в диком состоянии сохранилось только в Китае (Сы-чуань), но широко культивируется как декоративное дерево в парках внетропической зоны. Это высокое

листопадное дерево, достигающее в высоту 40 м и более 4,5 м в диаметре. Листья черешковые, имеют характерную веерообразную лопатную пластинку с дихотомически ветвящимися жилками, ежегодно опадающие. Гинкго - двудомное растение. В пыльце гинкго во время ее прорастания образуются два подвижных многожгутиковых сперматозоида, а не два спермия, как у других голосеменных. На женских деревьях висят фактически семязачатки, а не семена. Пыльца в них попадает весной, а оплодотворение откладывается до поздней осени, когда семязачатки опадут.

После опыления и оплодотворения сперматозоидами образуются семена - крупные, округлые, с сочным и мягким съедобным наружным покровом. Зародыш имеет две семядоли, которые при прорастании остаются в земле. В настоящее время гинкго разводят на Кавказе и в Крыму как декоративное растение (рис. 6.7).

В генеративной сфере гинкго имеет определенное родство с саговниками, по строению листового аппарата - с папоротникообразными, по анатомии древесины - с хвойными. Наличие у сухопутных деревьев, саговников и гинкго, в половом процессе активно двигающихся в жидкой среде жгутиковых сперматозоидов эволюционно сближает их с высшими споровыми растениями.

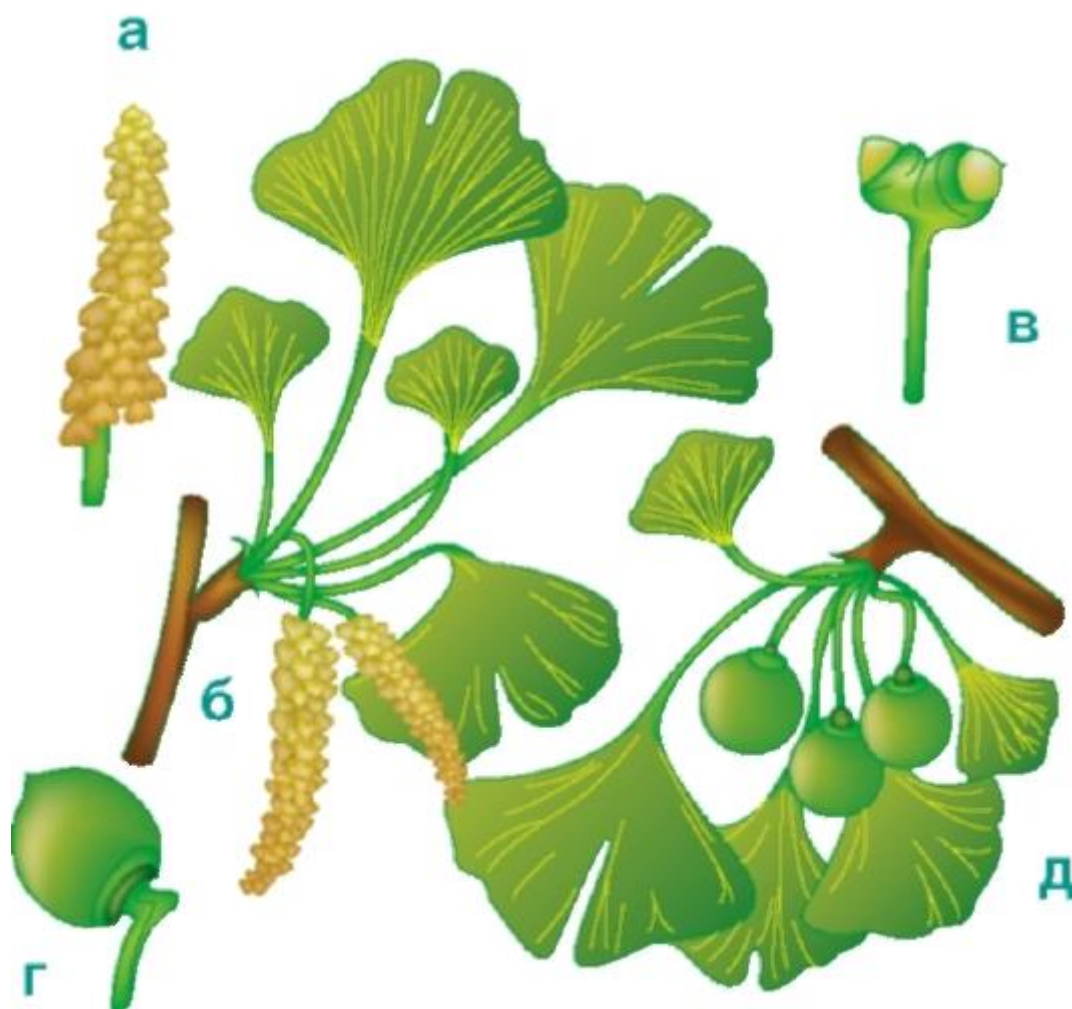


Рис. 6.7. Гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*): а - микростробил; б - укороченный побег с микростробилами; в - мегастробил с молодыми семязачатками; г - зрелое семя; д - укороченный побег с семенами

У других рассматриваемых представителей голосеменных растений мужские гаметы полностью утрачивают подвижность.

КЛАСС ГНЕТОВЫЕ - GNETOPSIDA

Класс Гнетовые включает три порядка, содержащих по одному семейству: Гнетовые (*Gnetales*), Эфедровые (*Ephedrales*) и Вельвичиевые (*Welwitschiales*). Первые ископаемые остатки гнетовых (пыльца эфедры) найдены лишь в третичных отложениях кайнозоя. Гнетовые называют еще оболочкосеменными, поскольку они имеют похожий на околоцветник покров вокруг микро- и мегаспорофиллов. Существует мнение, что все три порядка представляют независимые ветви эволюции.

Гнетовые - двудомные кустарники и лианы с супротивными листьями разной величины. Семязачатки у них с длинными микропилярными трубками, образованными вытянутым интегументом. От остальных голосеменных их отличают:

- наличие сосудов во вторичной ксилеме;
- дихазальное ветвление собраний стробилов;
- отсутствие архегониев у гнетума и вельвичии.

Слияние в процессе оплодотворения второго спермия с ядром брюшной канальцевой клетки (прообраз двойного оплодотворения) сближает гнетовых с покрытосеменными растениями.

Порядок Гнетовые - Gnetales

Единственный род Гнетум (*Gnetum*) насчитывает около 30 видов, обитающих во влажных тропических лесах. Большинство это деревянистые лианы, редко кустарники или небольшие деревья. Листья широкие, кожистые, с сетчатым жилкованием, напоминающие листья покрытосеменных. Гнетум гнемон (*G. gnemon*) из Юго-Восточной Азии дает съедобные семена, используемые местным населением в пищу так же, как молодые листья и стробилы.

Порядок Эфедровые - Ephedrales

Единственный род Эфедра (*Ephedra*) объединяет 40 видов сильноветвистых вечнозеленых безлистных кустарников и кустарничков, напоминающих хвощи (рис. 6.8). Эфедра - обитатель засушливых и пустынных областей Евразии и Америки. Это двудомное растение, реже - однодомное.

На мужских растениях образуются шаровидные скопления микростробилов, собранные в округлые колоски. На короткой оси колоска расположены от 2 до 8 пар супротивных кроющих чешуевидных листьев. Несколько нижних пар кроющих листьев стерильны, в пазухах остальных расположены микроспорофиллы с 1-8 микроспорангиями.

На женских растениях расположены женские стробилы, несущие один верхушечный семязачаток, окруженный мясистым мешочкообразным покровом. После оплодотворения яйцеклетки одного из архегониев формируется семя, окруженное мясистыми покровами бывшего интегумента и кроющими чешуями. Внешне это образование напоминает плодягуду ярко-оранжевого цвета. Оно привлекает животных, поедающих и распространяющих семена. В нашей флоре имеется 10 видов эфедры.

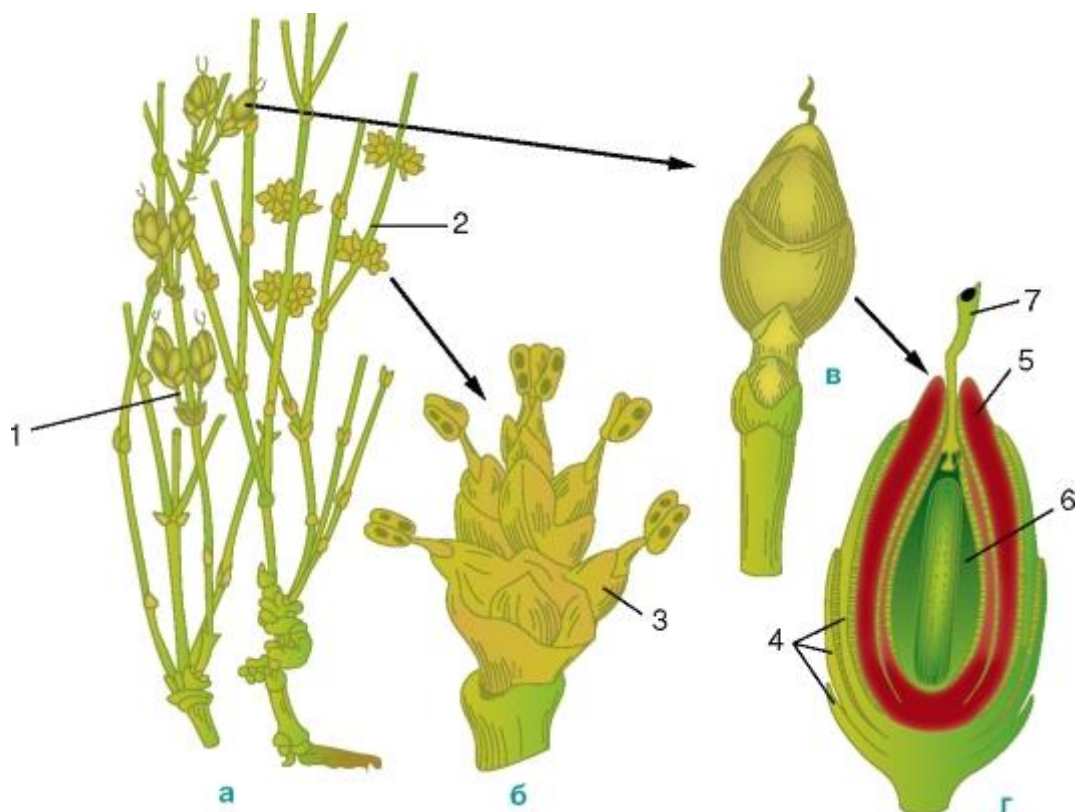


Рис. 6.8. Эфедра двухколосковая (*Ephedra distachya*): а - общий вид репродуктивных побегов; б - собрание микростробилов; в - мегастробил; г - продольный срез через мегастробил; 1 - побег женского растения; 2 - побег мужского растения; 3 - микростробил; 4 - кроющие чешуи; 5 - наружный интегумент; 6 - семязачаток; 7 - внутренний интегумент, образующий микропилярную трубку

Эфедра хвощевая (*E. equisetina*) и эфедра двухколосковая (*E. distachia*) служат источником сырья для получения алкалоида эфедрина, применяемого как средство, возбуждающее центральную нервную систему, а также при лечении насморка, бронхиальной астмы.

Порядок Вельвичиевые - Welwitschiales

Единственный род и вид - вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*) (рис. 6.9). Растет в каменистых пустынях Юго-Западной Африки, в основном в пустыне Намиб. Это дерево-карлик с низким и толстым (диаметром до 1,2 м) стволом, напоминающим пенек, почти полностью скрытый в почве. Над землей выступает не более чем на 0,5 м массивный вогнутый диск, от которого отходят ветви со стробилами и два листа. Супротивные кожистые листья непрерывно нарастают основанием (длина - 2-3 м, иногда до 8 м, ширина - до 1,8 м), а у взрослых растений они разрываются на ленты. Листья сохраняются в течение всей жизни растения, которая длится несколько столетий (у некоторых 2000 лет и более). Семена могут находиться в покое много лет. Вельвичия - ярко выраженный ксерофит, имеющий многочисленные устьица на обеих сторонах листа для поглощения влаги. Это редкое реликтовое растение, нуждающееся в охране.

КЛАСС ХВОЙНЫЕ - PINOPSIDA. ПОДКЛАСС ХВОЙНЫЕ - PINIDAE

Хвойные известны в карбоне, а в юрском периоде они достигли наибольшего разнообразия.

Это наиболее сохранившаяся и самая многочисленная группа голосеменных растений (около 560 видов). На территории России встречаются представители восьми 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.

Наибольшее количество видов встречается у родов Сосна (*Pinus*), Пихта (*Abies*) и Ель (*Picea*). Все хвойные - деревья или кустарники, как правило, с игольчатыми (ель), чешуевидными (туя, кипарис) или эллиптическими (подокарп) листьями. Большинство растений - вечнозеленые, но встречаются и листопадные, например лиственница (*Larix*), а у некоторых (болотного кипариса) опадают даже годичные побеги.



Рис. 6.9. Вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*): а - собрание микростробил; б - общий вид растения; в - часть собрания мегастробил

Представители подкласса хвойных - одни из самых крупных растений как среди голосеменных, так и в растительном мире в целом. Их корневая система представлена главными и боковыми корнями; придаточные корни встречаются очень редко, только у примитивных представителей. Корневая система с микоризой, преимущественно из базидальных шляпочных грибов. Анатомическое строение корня сходно с покрытосеменными растениями.

Хвойные имеют, как правило, мощные, моноподиально ветвящиеся стебли и компактные кроны. Анатомическое строение стеблей отличается сильно развитой древесиной и менее развитыми корой и сердцевинной. За счет камбия обеспечивается вторичный прирост стебля. Древесина состоит на 90-95% из трахеид с окаймленными порами, плохо развитой древесинной паренхимой (не у всех хвойных); либриформ отсутствует; хорошо выражены годовичные кольца. Луб состоит из ситовидных клеток без клеток-спутниц и лубяной паренхимы; лубяные волокна неразвиты. Кора и древесина многих хвойных содержат многочисленные схизогенные вместилища (смоляные ходы).

Вегетативное размножение у хвойных почти не встречается. Семенное размножение хвойных описано выше на примере сосны.

Хвойные насчитывают около 10 семейств. На территории России в естественных природных условиях произрастают представители трех семейств: Сосновые, Кипарисовые и Тисовые.

Семейство Подокарповые - Podocarpaceae

Семейство насчитывает 140 видов (6 родов). Основной род - Подокарпус (*Podocarpus*).

Семейство Сосновые - Pinaceae

Семейство насчитывает 250 видов, 10-11 родов. Это самое многочисленное и важное семейство. К нему относятся основные лесообразующие породы: лиственница, сосна, ель. Свыше 30% наших лесов составляют лиственничники и почти 20% - сосняки и ельники.

Род *Лиственница* (*Larx*) объединяет около 15 видов очень светолюбивых деревьев с ежегодно опадающей хвоей, которая располагается пучками (по 10-12 хвоинок) на укороченных побегах. В Западной Сибири образует светлохвойные леса лиственница сибирская (*L. sibirica*), на Дальнем Востоке ее сменяет лиственница даурская (*L. daurica*). Лиственница отличается быстрым темпом роста и продолжительной жизнью (до 500 лет). Шишки образуются на концах укороченных побегов и раскрываются в тот же год осенью или в начале следующей весны, но остаются на дереве еще несколько лет. Лиственница имеет прочную и негниющую древесину, которую используют для изготовления паркета, в кораблестроении и т.д.

Род *Сосна* (*Pinus*) включает около 70 видов. Наиболее широко распространена сосна обыкновенная (*P. sylvestris*), образующая обширные светлохвойные леса, особенно в европейской части России. Это светолюбивое дерево растет и на песках, и на болотах. Сосна дает ценную древесину для жилищного строительства, производства мебели и др. У сосны собирают живицу (раствор смолы в эфирных маслах), из которой в результате перегонки получают скипидар и канифоль, применяемые в медицине для изготовления камфоры, бальзамов, мазей. Хвою используют для получения витамина С и хвойного экстракта. Она выделяет фитонциды, поэтому воздух сосновых лесов очень целителен для человека. В Сибири распространена сосна сибирская (*P. sibirica*), которую часто называют кедром (кедровой сосной). Это высокое (30-35 м), стройное дерево с очень прочной древесиной. Хвоинки сосны сибирской, в отличие от сосны обыкновенной, собраны по 5 штук на укороченном побеге. Семена съедобные (кедровые орешки), крупные, содержат ценное масло.

Род *Ель* (*Picea*) включает около 45 видов, из них в России встречается 10. Наиболее широко распространены 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. Ель - долгожительница, ее продолжительность жизни может достигать 300 лет. При этом ель теневынослива, образует темнохвойные леса, и лишь немногие травы уживаются под их пологом. Хвоя ели одиночная, на

удлиненных побегах, сохраняется на дереве 7-12 лет. Опыление, оплодотворение и созревание семян происходят в течение одного года. Боковые побеги у ели опадающие, с поникшими шишками. Корневая система поверхностная, поэтому крупные деревья образуют многочисленные надземные дыхательные корни.

Семейство Кипарисовые - Cupressaceae

Семейство объединяет 130 видов (19 родов) вечнозеленых кустарников или небольших деревьев (до 30 м), растущих в умеренных, субтропических и тропических поясах обеих полушарий (рис. 6.10). Листья игловидные или чешуевидные. В мужском гаметофите отсутствуют проталлиальные клетки, а в семязачатке встречается до 200 архегониев. Наиболее распространен кипарис вечнозеленый (*C. sempervirens*) с пирамидальной кроной, живущий до 2000 лет. У него чешуевидные листья с эфиромасличными желёзками; женские шишки с многочисленными семенами, прикрытые пятиугольными щитковидными чешуями, расходящимися при созревании. Имеет ценную красно-бурую ароматическую древесину, идущую на поделки.



Рис. 6.10. Хвойные (семейство Кипарисовые): а - репродуктивный побег кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens*); б, в - репродуктивные побеги можжевельника

обыкновенного (*Juniperus communis*); 1 - побеги с мужскими шишками; 2 - побеги с женскими шишками; 3 - микроспорофилл с микроспорангиями; 4 - семенная чешуя с семязачатками; 5 - молодая женская шишка; 6-8 - зрелые шишки (общий вид, поперечный и продольный срезы соответственно)

Род Можжевельник (*Juniperus*) включает около 60 видов невысоких (10-12 м, реже до 30 м) деревьев, кустарников. Растения обычно двудомные, очень светолюбивы, растут медленно, живут от 500 до 1000 лет. Листья игловидные или чешуевидные. После оплодотворения чешуи женских шишек срастаются, становятся сочными и образуют мясистую шишкоягоду. В зависимости от вида в шишке от 1 до 12 семян, созревающих на второй год. Наиболее распространен можжевельник обыкновенный (*J. communis*) - дерево высотой от 1 до 5 м, с игловидными листьями (мутовки по 3 листа). Ароматные шишкоягоды можжевельников сладковато-пряного вкуса используют в пищевой, парфюмерной промышленности; они входят также в состав мочегонных сборов.

Род Туя (*Thuja*) - деревья или кустарники с чешуевидными листьями, прижатыми к ветвям. В культуре известна туя западная (*Th. occidentalis*), у которой шишки созревают в первый год; семена двукрылые.

Хвойные леса определяют ландшафт огромных территорий, служат основой многих биоценозов, играют значительную водоохранную роль. Наибольшую часть таежных лесов России занимают лиственница, сосна, ель, пихта. Древесину хвойных деревьев используют как строительный материал и топливо. Пихтовый бальзам применяют в медицине и микроскопической технике. Из хвои пихты получают эфирное масло, идущее на производство лаков. В молодых ветвях пихты содержится борнеол - исходный продукт для получения камфоры. Из смолы сосны сибирской (кедра) добывают скипидар и канифоль, из кедровых орешков - масло.

Задания для самостоятельной подготовки

1. Дайте общую характеристику семенных растений.
2. Дайте общую характеристику отдела Голосеменные, опишите деление на классы, укажите латинские названия основных представителей.
3. Дайте общую характеристику классов: Семенные папоротники, Саговники, Беннеттитовые, Гинкговые; назовите основных представителей, их значение в природе, возможное использование человеком.
4. Дайте общую характеристику класса Гнетовые, назовите латинские названия, цикл развития, основных представителей, их значение в природе, возможное использование человеком.
5. Дайте общую характеристику класса Хвойные. Охарактеризуйте основные семейства: Сосновые и Кипарисовые; опишите цикл развития, основных представителей, укажите латинские названия, значение в природе и возможное использование человеком.
6. Охарактеризуйте микроспоро- и микрогаметогенез сосны обыкновенной. Нарисуйте схему строения мужской шишки сосны, микроспоры и пыльцы.
7. Охарактеризуйте мегаспоро- и мегагаметогенез сосны обыкновенной. Нарисуйте схему строения женской шишки сосны на первом и втором годах ее развития, строения семязачатка с женским гаметофитом, семени.

Глава 7. ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ - ANGIOSPERMAE, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ - MAGNOLIOPHYTA

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Покрытосеменные - самая совершенная и многочисленная группа высших растений: насчитывает более 500 семейств и не менее 250 000 видов, превосходя по численности все остальные группы растений, вместе взятые. Эти растения наиболее приспособлены к современным условиям жизни и распространены в самых различных местообитаниях во всех климатических зонах и на всех континентах. Огромные потенциальные возможности покрытосеменных растений связаны с общими прогрессивными изменениями всей их морфологической структуры. Важнейшим изменением следует считать появление цветка - уникального образования, совместившего структуру и функции органа полового и бесполого размножения.

Существеннейшая часть цветка - *пестик*. Он возникает в результате срастания свободных краев одного или нескольких плодolistиков (мегаспорофиллов), на которых некогда ранее открыто «лежали» семязачатки. Пестик представляет своего рода замкнутый сосуд с семязачатками. Отсюда и происходит его название - *Angiospermae* (от греч. *angeion* - сосуд; *sperma* - семя). В нижней части пестика образуется полая камера - *завязь*, внутри которой находятся семязачатки. Завязь пестика предохраняет семязачатки от высыхания, перепада температур и поедания животными. В верхней части пестика сформировалось *рыльце* - важная часть цветка, способствующая улавливанию и удержанию пыльцы. После процесса оплодотворения завязь превращается в *плод*, внутри которого из семязачатков образуются *семена*. Таким образом, у покрытосеменных семена заключены в особый орган - плод, тогда как у голосеменных они лежат на мегаспорофиллах открыто (голо).

Важнейшие функции плода - защита семян и их распространение. Прочие группы растений не имеют органа, гомологичного плоду.

У покрытосеменных происходит максимальная редукция женского гаметофита. Он представлен восемью клетками зародышевого мешка. Полностью исчезли архегонии, и весь процесс оплодотворения сделался независимым от присутствия капельно-жидкой среды.

Сам процесс оплодотворения у покрытосеменных также необычен и получил название *двойного оплодотворения*. Биологический смысл этого уникального явления состоит в том, что образуется триплоидный, а значит, и более жизнеспособный эндосперм, в отличие от гаплоидного эндосперма голосеменных. В то же время у голосеменных эндосперм возникает раньше зародыша, а у покрытосеменных - одновременно с зародышем, и если оплодотворения по каким-либо причинам не произошло и зародыш не возник, то не образуется и эндосперм. Тем самым экономятся энергетические ресурсы растения.

Изменения произошли и в структуре вегетативных органов. Существенно преобразилась проводящая система. Основными проводящими элементами ксилемы становятся сосуды вместо трахеид у голосеменных, что значительно ускорило движение по восходящему току.

Во флоэме появляются ситовидные трубочки с клетками-спутницами, пришедшие на смену ситовидным клеткам прочих отделов высших растений. При развитии побегообразования стало преобладать симподиальное ветвление, появились изменения в жилковании листьев и др. (табл. 7.1).

Таблица 7.1. Сравнительная характеристика голосеменных и покрытосеменных растений

Голосеменные	Покрытосеменные
Семязачаток лежит открыто на семенной чешуе (мегаспорофилле)	Семязачаток находится под покровом мегаспоролистиков (в завязи пестиков)
Женский гаметофит представлен эндоспермом с двумя архегониями	Женский гаметофит представлен восьмиядерным зародышевым мешком
Развитие семязачатка и образование семени происходят очень медленно, около 18 мес	Развитие семязачатка и образование семени происходят быстро, за один вегетационный период (3-4 нед)
В оплодотворении участвует один спермий, в результате чего формируется диплоидный зародыш, который развивается за счет первичного гаплоидного эндосперма	Двойное оплодотворение, в результате которого формируется диплоидный зародыш, развивающийся за счет триплоидного вторичного эндосперма

Прогрессивные эволюционные изменения в основных сферах в конечном итоге сделали покрытосеменных «победителями в борьбе за существование» (по выражению известного ботаника Голенкина М.И.).

Происхождение

Ч. Дарвин назвал происхождение покрытосеменных «жгучей тайной», и она остается нераскрытой до настоящего времени. Так, непонятно, почему покрытосеменные неожиданно и в большом видовом разнообразии появились в середине мелового периода, оттеснив на второй план других представителей царства растений.

По одной из гипотез, первые цветковые растения появились в раннемеловую эпоху (135 млн лет назад). В середине мелового периода на Земле произошло резкое изменение освещения и влажности воздуха. Большинство влаголюбивых архегониальных растений, не сумевших приспособиться к яркому освещению и сухому воздуху, вымерло или резко сократило свою численность.

Покрытосеменные, распространенные до того времени ограниченно, приспособились к новым внешним условиям и быстро расселились по всей Земле. К концу мелового периода покрытосеменные завоевали сушу, их господство продолжается и в настоящее время.

Большинство современных ботаников считают покрытосеменные монофилетической группой (то есть возникшей от одного предка) и в качестве предполагаемого предка называют полностью вымершие беннеттитовые или древние семенные папоротники.

Господствующей ролью покрытосеменных растений объясняется особый интерес к их систематике (табл. 7.2).

За основу принята система Цветковых, разработанная А.Л. Тахтаджяном в 1987 г. Древнейшей группой покрытосеменных растений А.Л. Тахтаджян называет Магнолиевые, от предков которых произошли все ныне живущие покрытосеменные. В этом смысле система А.Л. Тахтаджяна строго монофилетична (рис. 7.1).

Отдел Покрытосеменные разделен А.Л. Тахтаджяном на два класса: Двудольные (Магнолиоиды) и Однодольные (Лилиоиды). Класс Двудольные подразделяется, в свою очередь, на 8 подклассов, а класс Однодольные - на 4.

- Отдел Покрытосеменные, или Цветковые (*Angiospermae*, или *Magnoliophyta*).

Таблица 7.2. Историческое развитие теории эволюции покрытосеменных

Автор теории	Период разработки	Основные положения теории
К. Линней	1735 г.	Основывался на особенностях строения андроеца у разных растений
Д. Бентам и Д. Гукер	1862-1883 гг.	Основывались на морфологическом сходстве растений
А. Энглер	Рубеж XIX-XX вв.	Считал примитивными цветки без околоцветника и однополые. Не учитывал того обстоятельства, что простое строение цветка (например, дуба или ивы) может быть не первичным, а вторичным
А. Браун	1875 г.	Пришел к выводу о примитивности крупных обоеполых многолепестных цветков магнолиевых и вторичности безлепестных и однополых цветков. Простота этих цветков, по его мнению, вторичная, возникшая в результате упрощения
Ч. Бесси	1915 г.	Древнейшей группой цветковых считал ранадиевые (<i>Ranales</i>), куда также включались магнолиевые и лютиковые
А.Л. Тахтаджян	1987 г.	Древнейшей группой покрытосеменных растений считает порядок Магнолиевые, от предков которого произошли все ныне живущие покрытосеменные

- Класс Магнолиоиды, или Двудольные (*Magnoliopsida*, или *Dicotyledones*).
- Подкласс Магнолииды (*Magnoliidae*).
- Подкласс Ранункулиды (*Ranunculidae*).
- Подкласс Кариофиллиды (*Caryophyllidae*).
- Подкласс Гамамелидиды (*Hamamelididae*).
- Подкласс Дилленииды (*Dilleniidae*).
- Подкласс Розиды (*Rosidae*).
- Подкласс Ламииды (*Lamiidae*).
- Подкласс Астериды (*Asteridae*).
- Класс Лилиоиды, или Однодольные (*Liliopsida*, или *Monocotyledones*).
- Подкласс Алисматиды (*Alismatidae*).

- Подкласс Триуриды (*Triurididae*).
- Подкласс Лилииды (*Liliidae*).
- Подкласс Арециды (*Arecidae*).

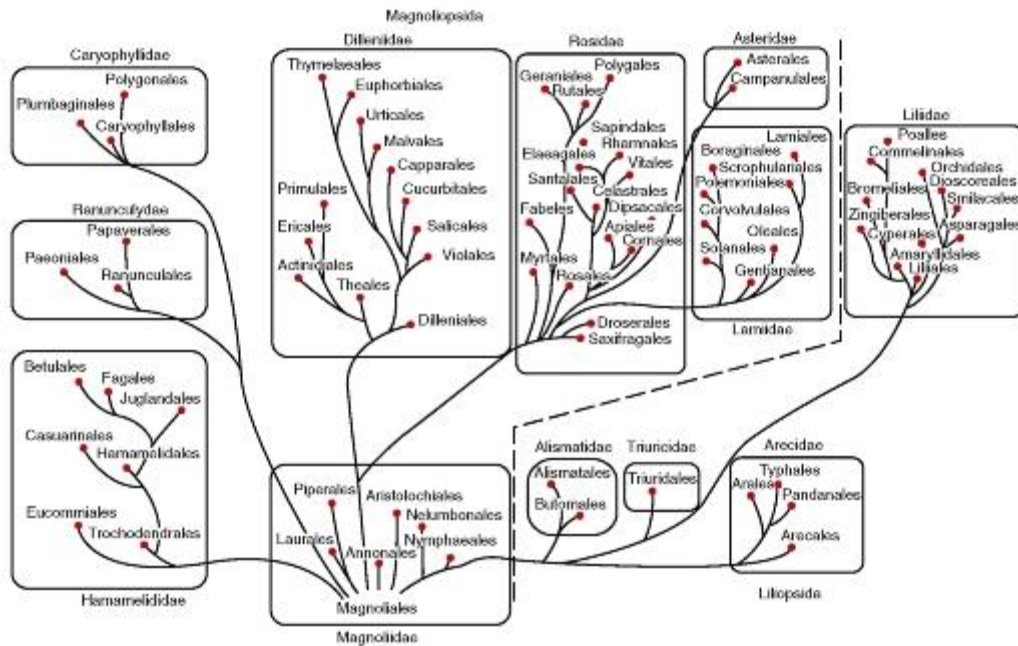


Рис. 7.1. Система отдела Цветковые растения (*Divisio Magnoliophyta*) (система А.Л. Тахтаджяна)

Основные различия между классами одно- и двудольных растений показаны в табл. 7.3. Однако почти по каждой позиции известны исключения. Подклассы объединяют порядки, имеющие общее происхождение. По этому же принципу в порядки объединяют семейства. Всего в системе А.Л. Тахтаджяна насчитывается 166 порядков и 593 семейства. Некоторые из них, представляющие для будущих провизоров особый интерес, охарактеризованы в главе 8 более подробно.

Таблица 7.3. Основные различия между двудольными и однодольными растениями

Двудольные	Однодольные
Зародыш обычно с двумя семядолями. Семядоли чаще с тремя главными проводящими пучками	Зародыш с одной семядолей. Семядоли с двумя главными проводящими пучками
Листья простые и сложные, более или менее четко разделены на черешок и листовую пластинку. Жилкование листьев обычно перистое или пальчатое	Листья всегда простые, обычно не расчленены на черешок и листовую пластинку. Жилкование листьев обычно параллельное или дуговое
Характерен вторичный рост осевых органов за счет камбия. Проводящая система стебля расположена кольцом. Имеется лубяная паренхима.	Вторичный рост осевых органов отсутствует, поскольку нет камбия. Проводящая система состоит из большого числа отдельных закрытых пучков,

Кора и сердцевина хорошо дифференцированы	расположенных «беспорядочно» или образующих два-три кольца. Лубяная паренхима отсутствует. Обычно ясно выраженные кора и сердцевина отсутствуют
Первичный (зародышевый) корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят боковые корни первого и последующих порядков	Первичный корешок рано отмирает, главный и боковые корни не развиваются, заменяясь придаточными корнями
Корневая система (до образования корневища) стержневая или ветвистая	Корневая система мочковатая (до образования корневища)
Современные травянистые формы возникли, скорее всего, от древесных вследствие снижения активности камбия и задержки онтогенеза (неотения)	Современные травянистые формы дали, скорее всего, начало древовидным в результате возникновения особых меристем
Цветки главным образом 5-, реже 4-членные	Цветки обычно 3-членные, реже иные, но никогда не бывают 5-членными

Теории происхождения цветка

Древнейшие ископаемые цветковые растения достоверно известны начиная с середины мелового периода. Относительно происхождения обоеполого цветка существуют различные гипотезы. Наиболее распространена и хорошо обоснована стробилиарная (от греч. *strobilos* - шишка хвойного), или эвантовая (от греч. *eu* и *anthos* - настоящий цветок), гипотеза, разработанная А. Арбером и Д. Паркиным в начале XX в. Согласно данной гипотезе, цветок представляет собой метаморфизированный укороченный спороносный побег, первоначально напоминавший обоеполоую шишку вымерших голосеменных. Мегаспорофиллы в процессе метаморфоза превратились в плодолистики, а микроспорофиллы - *тычинки*. Многие исследователи связывают эти видоизменения 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 растений из семейств магнолиевых, лютиковых и кувшинковых. Перечисленные семейства в соответствии с эвантовой гипотезой обычно располагают в основании системы покрытосеменных как наиболее древние и архаичные.

Другая гипотеза происхождения цветка, также предложенная в начале XX в. Р. Веттштейном и А. Энглером, получила название псевдантовой (от греч. *pseudo* и *anthos* - ложный цветок). Согласно этой гипотезе, цветок представляет собой видоизмененное соцветие, состоящее из мелких разнополых цветков, возникших из однополых шишек гнетовых и претерпевших в процессе эволюции ряд преобразований: редукцию,

сближение и срастание. Наиболее архаичными по этой гипотезе считаются семейства с раздельнополыми невзрачными цветками (ивовые, казуариновые и т.п.).

Обе рассмотренные гипотезы фолиарные (от лат. *folium*- лист), поскольку исходят из представлений, что цветки образовались из листостебельных спороносных побегов. Фолиарным гипотезам противопоставляются различные теломные (от греч. *telos* - конец) гипотезы (например, теория гонофилла Р. Мелвилла). В соответствии с ними все части цветка могут быть выведены из теломов - цилиндрических структур, свойственных проптеридофитам или риниофитам.

ЦВЕТОК

Цветок - орган семенного размножения покрытосеменных растений. Он представляет собой видоизмененный укороченный спороносный побег ограниченного роста, приспособленный для образования микро- и мегаспор, гамет и для перекрестного опыления. От шишки голосеменных растений цветок отличается тем, что у него в результате опыления пыльца попадает на рыльце пестика, а не на семязачаток непосредственно, и при последующем половом процессе семязачатки у цветковых развиваются в семена внутри завязи.

По месторасположению цветок бывает верхушечным или боковым, т.е. выходящим из пазухи прицветного листа (прицветника). Цветок состоит из следующих частей:

- стеблевой (цветоножки, цветоложа);
- листовой (чашелистиков, лепестков);
- генеративной (тычинок, пестиков).

Цветок прикрепляется к стеблю посредством *цветоножки*. Если цветоножка укорочена или отсутствует, то цветок называют *сидячим*. Верхнюю расширенную часть цветоножки, к которой прикрепляются все части цветка, называют *цветоложем*. Цветоложе имеет различную форму:

- плоскую (пион);
- выпуклую полушаровидную (лютик, ветреница);
- удлинненную коническую (магнолия, горицвет, малина, земляника, гравилат);
- вогнутую (миндаль) (рис. 7.2).

У некоторых растений в результате срастания цветоложа и нижних частей покрова и тычинок образуется *гипантий*. Гипантий имеет различную форму:

- блюдцевидную (смородина альпийская);
- шаровидную (роза морщинистая);
- кувшинчатую (роза коричная);
- бокаловидную (мушмула японская, таволга дубровколистная);
- воронковидную (вишня мелкоплодная).

Гипантий участвует иногда в образовании плода (шиповник) и характерен для представителей семейства розовых.

Одни части цветка считаются *стерильными* - чашелистики, лепестки, а другие *репродуктивными* - пестики и тычинки. Стерильные части выполняют защитную функцию и иногда могут частично или полностью отсутствовать, а репродуктивные приспособились к спороношению. Цветок, содержащий тычинки и пестики, называют *обоеполым*. Большинству покрытосеменных (свыше 70%) свойственны обоеполые цветки. Однако цветки могут быть и однополыми, содержащими или только тычинки, или только пестик.

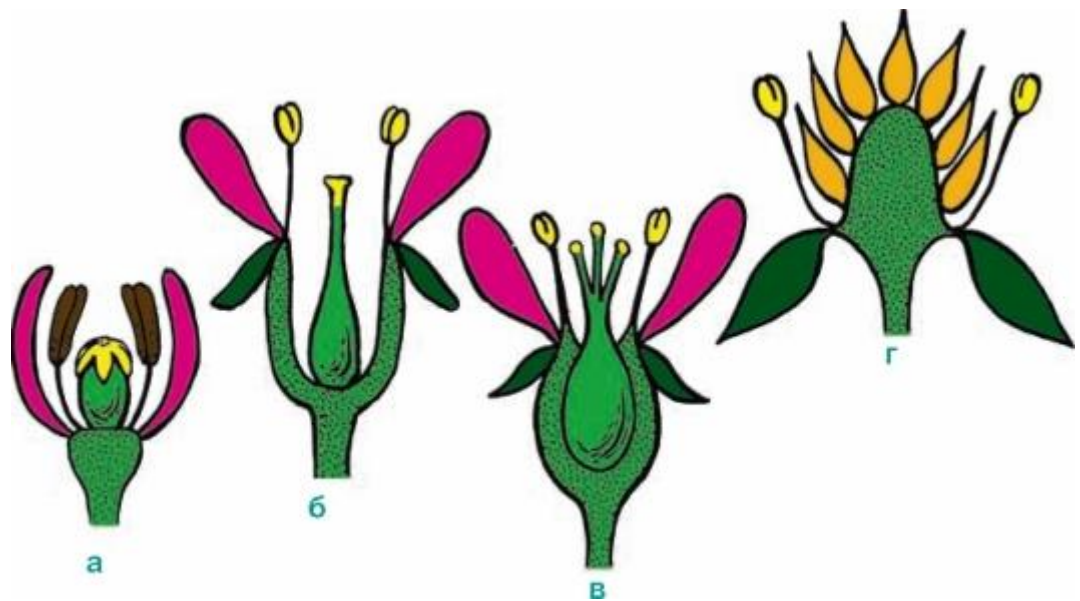


Рис. 7.2. Формы цветоложа и различное положение завязи в цветке: а - плоское; б - вогнутое; в - стенки завязи срастаются со стенками вогнутого цветоложа; г - выпуклое; а, б - верхнее положение завязи в цветке; в, г- нижнее положение завязи в цветке

У однодомных растений (кукурузы, дуба, огурца) однополые цветки могут находиться на одном экземпляре; у двудомных растений (крапивы двудомной, тополя, осины) тычиночные и пестичные цветки могут быть на разных экземплярах.

Околоцветник

Эта стерильная часть цветка служит его покровом, защищая более нежные части - тычинки и пестики. Околоцветник называют *двойным*, если он состоит из чашечки и венчика, или *простым* - чашечковидным либо венчиковидным, состоящим и в том и в другом случае из однородных листочков (рис. 7.3).

Чашечка (*Calyx* - Ca) состоит из совокупности чашелистиков, образующих наружный круг околоцветника. В формуле цветка чашелистики стоят на первом месте. Они возникли в процессе эволюции из верховых листьев. Чашелистики покрыты эпидермой с кутином, для которой характерно наличие устьиц и трихом. Чашечка может быть *раздельнолистной*, состоящей из свободных чашелистиков (лютик, вишня), и *сростнолистной* - из сросшихся между собой на большем или меньшем протяжении чашелистиков (картофель, наперстянка, горох). В сростнолистной чашечке выделяют трубку чашечки, зубцы, или лопасти, и доли в зависимости от степени срастания чашелистиков. Если любые части цветка срастаются, то в формуле цветка количество срастающихся элементов берется в скобки. Чашечка называется *двугубой*, если она расчленена на две неравные части, каждая из которых именуется губой (шалфей, шлемник). Если чашечка имеет два круга чашелистиков (земляника, лапчатка), наружный круг называют *подчашием*.

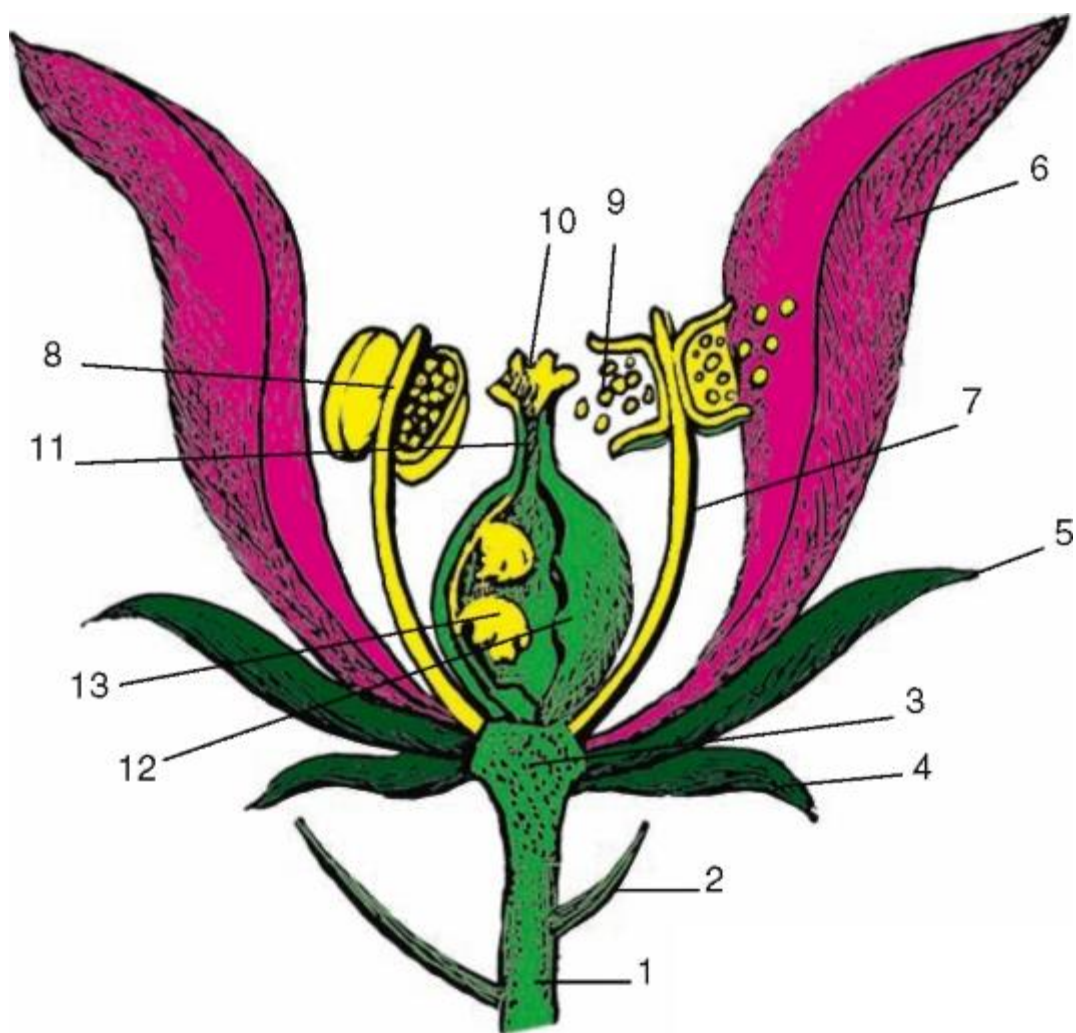


Рис. 7.3. Схема строения цветка: 1 - цветоножка; 2 - прицветник; 3 - цветоложе; 4 - подчашие; 5 - чашечка; 6 - венчик; 7 - тычиночные нити; 8 - пыльник тычинок; 9 - пыльца; 10 - рыльце пестика; 11 - столбик пестика; 12 - завязь пестика; 13 - семязачаток

Главная функция чашечки - защита внутренних частей цветка до раскрытия бутона. Как правило, чашечка сохраняется и во время цветения, но иногда опадает при распускании цветка (маковые). У многих растений она остается при плодах и после цветения: например, у яснотковых она служит вместилищем для дробного плода, а у астровых превращена в хохолок (паппус), способствующий переносу плодов ветром. Чашечка, как правило, зеленого цвета, но иногда ярко окрашена и выполняет роль венчика, который в этом случае нередко редуцирован до нектарников (живокость, аконит, морозник). Иногда чашечка развита слабо (например, в семействах зонтичных, сложноцветных, валериановых).

Венчик (Cjrylla), состоящий из совокупности лепестков, образует следующий за чашечкой круг в цветке и в формуле цветка обозначается *Co*. Венчик может быть *свободнолепестным* и *спайнолепестным*. Обычно он ярко окрашен, что привлекает насекомых-опылителей и создает облик цветка. В процессе эволюции лепестки произошли из потерявших пыльники тычинок. Примером, иллюстрирующим превращение тычинок в лепестки, может служить цветок кувшинки белой, или водяной лилии (рис. 7.4). Чашечка у нее 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 к тычинкам формы. Далее следует большое количество 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. У лепестков могут развиваться различные трихомы, простые и железистые волоски, чешуйки и др.

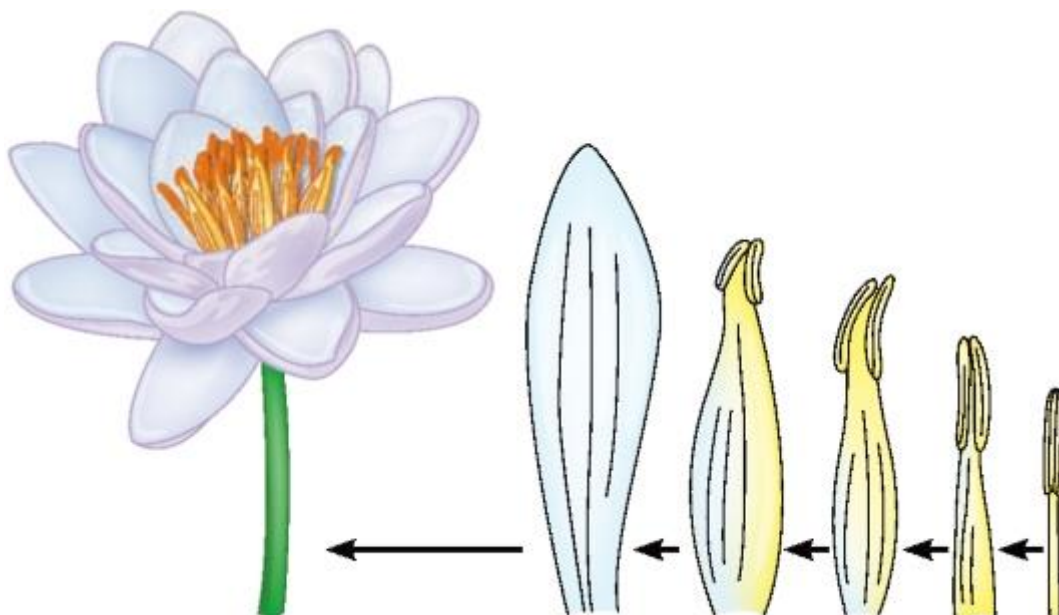


Рис. 7.4. Переход от тычинок к лепесткам в цветке кувшинки белой

Простой *чашечковидный околоцветник* (семейство злаковых) состоит из зеленых листочков, *венчиковидный* (тюльпан) - из листочков, окрашенных в любой другой цвет. Простой околоцветник (P) может быть *раздельнолистным* (тюльпан, лук, ветреница) и *сростнолистным* (ландыш, купена).

Околоцветник может быть редуцирован и представлен в виде щетинок (камыш), волосков (пушица) или же отсутствует (ива, тополь). Цветок, лишенный покрова, называют *беспокровным*, или *голым*. Редукция околоцветника, как полагают, связана с приспособлением к ветроопылению.

Андроцей

Совокупность тычинок одного цветка называют *андроцеум* (*Androeceum* - A). Обычно тычинки расположены в один-два круга. Как правило, их количество постоянно для вида. Тычинки могут быть свободными или сросшимися. Различают разные типы андроцея:

- **однобратственный** - все тычинки в цветке срастаются в трубку вокруг пестика (люпин);
- **двубратственный** - тычинки расположены в две группы (у многих бобовых 9 тычинок срастаются, а одна остается свободной);
- **многобратственный** - многочисленные тычинки цветка срастаются в несколько групп (зверобой, магнолия);
- **братственный** - тычинки остаются несросшимися. Относительно друг друга тычинки бывают равными, если все они по длине равны (тюльпан); неравными, если тычинки разной длины (водосбор олимпийский); двусильными, если из 4 тычинок две длинные, а две короткие (яснотковые); трехсильными, если из шести тычинок три более длинные (нарцисс гибридный); четырехсильными, если из 6 тычинок 4 более длинные (капустные).

В некоторых цветках андроцей вообще отсутствует - это так называемые женские однополые цветки, а в однополых мужских цветках есть только тычинки. Каждая тычинка состоит из суженной части - *тычиночной нити*, посредством которой она нижним концом прикреплена к цветоложу, и расширенной части - *пыльника* (рис. 7.5). Тычиночная нить и пыльник покрыты эпидермой с кутикулой и устьицами. Основная ткань тычиночной нити - паренхима; в вакуолях клеток содержатся пигменты, система межклетников развита слабо. Пыльник имеет две половинки, соединенные связником, т.е. продолжением тычиночной нити. Каждая половинка несет 2 гнезда - микроспорангия. Гнезда пыльников называют пыльцевыми мешками. В зрелом пыльнике перегородки между гнездами часто не выявляются. Снаружи пыльник покрыт эпидермой, под которой расположен слой клеток (эндотений, или фиброзный слой), за счет него при подсыхании пыльника вскрываются пыльцевые гнезда. Самый внутренний слой, выстилающий пыльцевое гнездо, называют *тапетумом*. При его сдувании образуется слизистая масса - *периплазмодий*, который идет на питание развивающихся микроспор. Многие ученые считают, что тычинки эволюционно представляют собой редуцированные микроспорофиллы вымерших голосеменных растений.

Микроспорогенез и микрогаметогенез

Микроспорангиями служат гнезда пыльников. Процесс образования микроспор в микроспорангиях называют *микроспорогенезом*. Клетки спорогенной ткани, выстилающей гнезда пыльников в результате митотических делений, формируют материнские клетки микроспор (микроспороциты). Из каждого диплоидного микроспороцита в результате мейоза образуют 4 гаплоидные микроспоры. Сформировавшаяся микроспора имеет оболочку и единственное гаплоидное ядро. Такая микроспора дает начало пыльцевому зерну.

Процесс образования из микроспоры мужского гаметофита (пыльцы) и спермиев называют *микрогаметогенезом*. При делении митозом из микроспоры формируется *пыльца*, состоящая из двух новых клеток и покрытая оболочкой - *спородермой*. Мелкая клетка генеративная (*спермагенная*), а более крупная - вегетативная (*клетка пыльцевой трубки*). Таким образом, пыльца, или *мужской гаметофит*, формируется из микроспоры внутри пыльцевого гнезда.

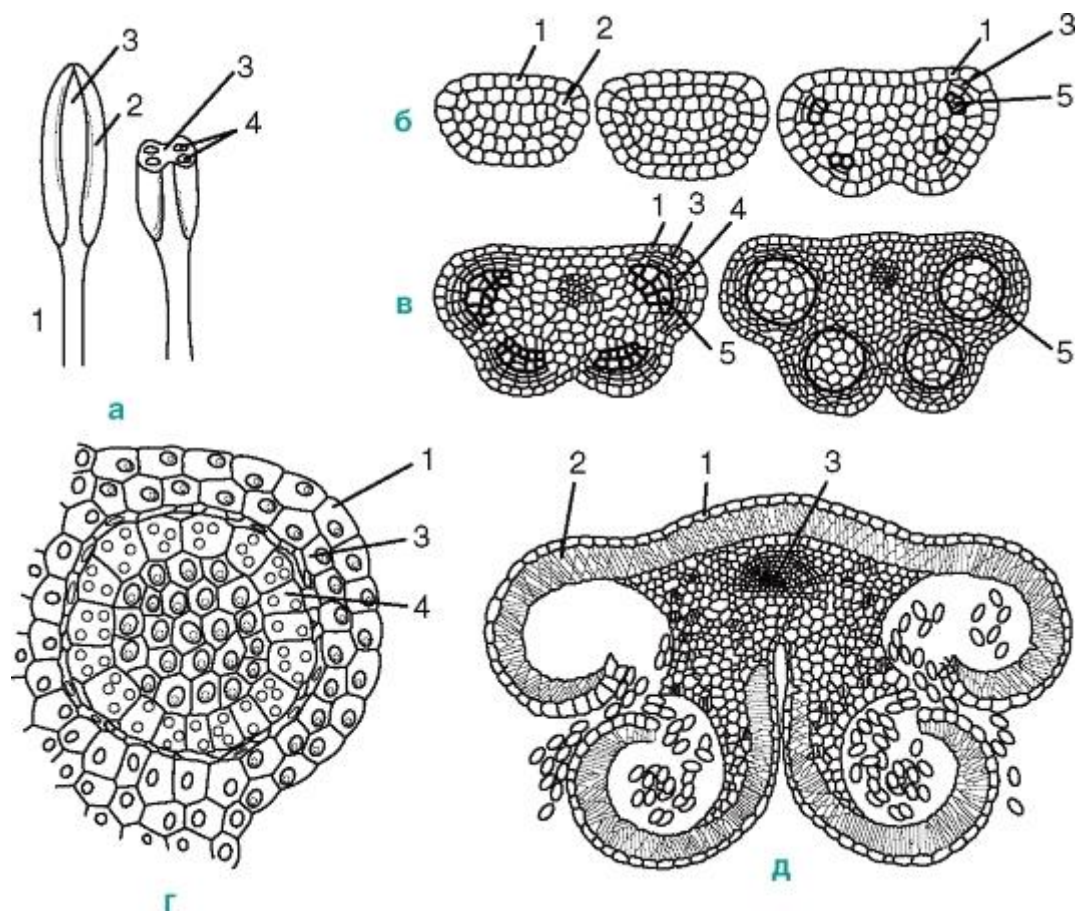


Рис. 7.5. Тычинка и развитие пыльника: а - тычинка: 1 - нить тычинки;

2 - пыльник; 3 - связник; 4 - гнезда пыльника; б, в, г - развитие пыльника: 1 - эпидерма; 2 - субэпидермальный слой; 3 - фиброзный слой; 4 - выстилающий слой (между слоями 3 и 4 - слой дегенерирующих клеток); 5 - спорогенная ткань; д - вскрывающийся пыльник: 1 - эпидерма; 2 - фиброзный слой; 3 - проводящий пучок связника

Спородерма пыльцы имеет два слоя - экзину и интину. Наружная слоистая *экзина* пропитана очень стойкими углеводами спорополленинами и имеет на поверхности различные выросты. Внутренняя оболочка *интина* состоит из целлюлозы и пектина и сохраняет эластичность (рис. 7.6). Особенности строения спородермы и пыльцы видоспецифичны. После созревания пыльцы пыльники лопаются и пыльца рассеивается. Жизнеспособность пыльцы может сохраняться от нескольких часов (у ржи - 12 ч) до нескольких лет у разных растений (у яблоны - 4,5 года).

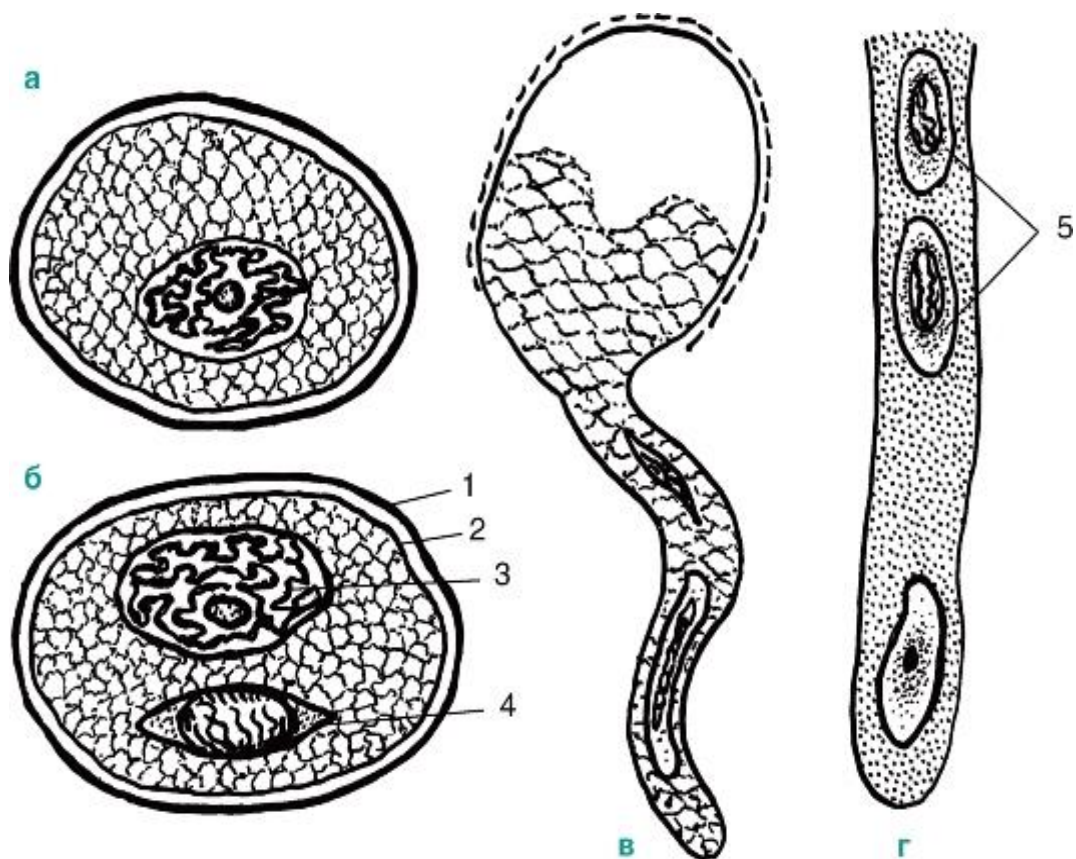


Рис. 7.6. Микроспора и ее прорастание: а - микроспора; б - пыльцевое зерно; в - формирование пыльцевой трубки; г - часть пыльцевой трубки; 1 - экзина; 2 - интина; 3 - вегетативная клетка; 4 - репродуктивная клетка; 5 - спермии

Гинецей

Гинецей (*Gynoeceum* - G; от греч. *gune* - женщина) представляет собой совокупность плодолистиков, образующих один или несколько пестиков. Плодолистики - мегаспорофиллы, несущие семязачатки.

Строение пестика. Пестик возникает из плодолистика (или плодолистиков) вследствие срастания его краев и представляет собой элемент генеративной части цветка, несущий один или несколько семязачатков. С современной точки зрения плодолистики произошли из мегаспорофиллов древних голосеменных. В целом пестик по конструкции представляет собой новый орган, которого не было у голосеменных растений. Каждый пестик состоит из рыльца, столбика и разросшейся завязи. Пестик может быть простым, состоящим из одного или нескольких сросшихся плодолистиков, и сложным - из нескольких свободных плодолистиков (рис. 7.7).

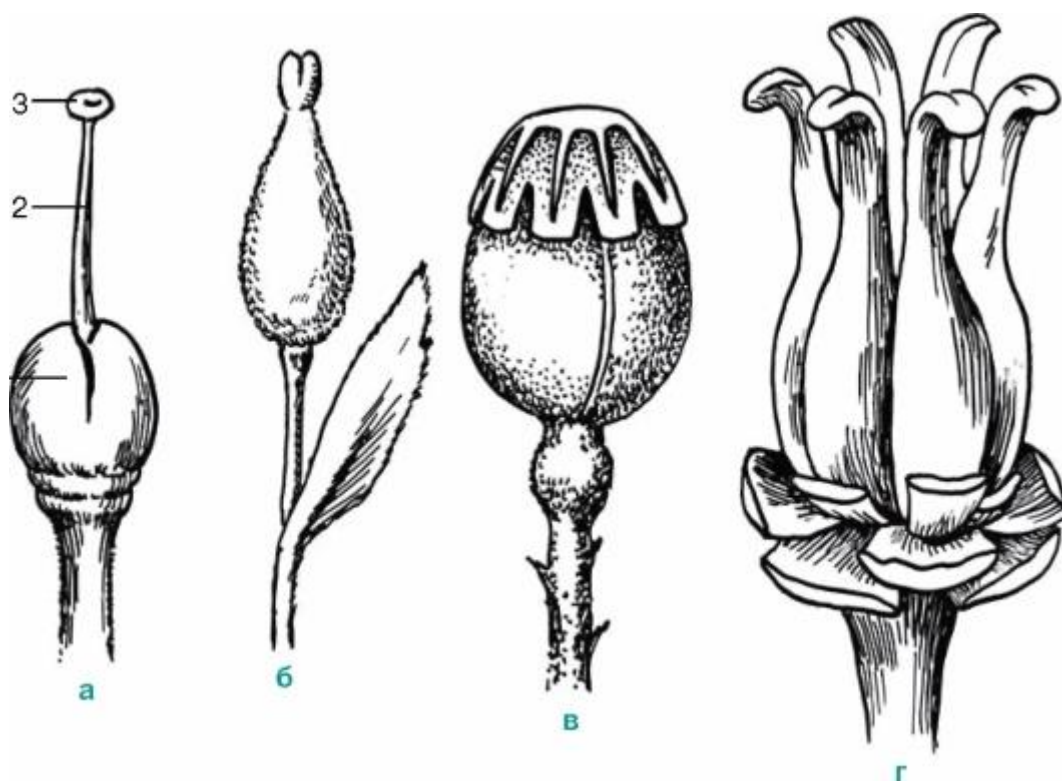


Рис. 7.7. Гинецей: а-в - ценокарпий (а - махорка; б - ива; в - мак); г - апокарпий (сусак); 1 - завязь; 2 - столбик; 3 - рыльце

Рыльце - расширенная часть на верхушке столбика, предназначенная для принятия пыльцы. На поверхности рыльца имеются различные приспособления для восприятия пыльцы: выросты в виде сосочков, короткие, густо переплетенные волоски. На рыльце и внутри пестика вырабатывается железистая ткань, которая стимулирует прорастание пыльцы. Она облегчает передвижение пыльцевых трубок через столбик и снабжает их питательными веществами, необходимыми для развития.

Столбик - цилиндрическая часть пестика, соединяющая рыльце и верхушку завязи. У многих растений столбик неразвит, а рыльце, находящееся на завязи, называют *сидячим* (мак).

Завязь - самая важная часть пестика, поэтому количество пестиков в цветке определяется числом завязей, а не столбиков. О числе плодолистиков, образующих пестик, можно судить (но не всегда безошибочно) по несросшимся столбикам, рыльцам или лопастям рыльца. В случае их полного срастания число плодолистиков определяют по количеству средних жилок в стенке завязи. Завязь пестика выполняет функцию влажной камеры, предохраняющей семязачатки от высыхания, поедания их насекомыми и от резких колебаний температуры. Этим покрытосеменные существенно отличаются от голосеменных, у которых семязачатки лежат открыто на мегаспорофиллах. Место прикрепления семязачатков в завязи называют *плацентой*. Семязачатки сообщаются с плацентой с помощью семяножки. Плацента обычно имеет вид вздутия, выроста или выступа, образованного тканями завязи. В зависимости от формы цветоложа различают нижнее и верхнее *положение завязи в цветке* (рис. 7.8). Верхняя завязь расположена на цветоложе любой формы (плоском, вогнутом, выпуклом) свободно, не срастаясь с другими частями цветка (тюльпан, вишня, малина). Нижняя завязь формируется за счет срастания с другими частями цветка так, что ее нельзя выделить, не нарушая целостности цветка (яблоня, рябина, тыквенные). Полунижняя завязь, в отличие от нижней, частично срастается с цветоложем.

Типы гинецея (G). Структурной единицей гинецея служит плодолистик. Если плодолистик образует единственный пестик в цветке, то такой гинецей называют *монокарпным* (бобовые). Края единственного плодолистика свертываются и срастаются, образуя на месте сращения брюшной шов. На стороне, противоположной брюшному шву, находится средняя жилка плодолистика, образующая спинной шов. В результате формируется одногнездная завязь с семязачатками. Если множество (2 и более) плодолистиков образует множество самостоятельных простых пестиков, то такой гинецей называют *апокарпным* (земляника, малина). Гинецей, формирующийся из нескольких сросшихся плодолистиков, образующих единый пестик, называют *ценокарпным* (яблоня, мак, томат). В зависимости от способа срастания плодолистиков различают несколько ценокарпных гинецеев: синкарпный.

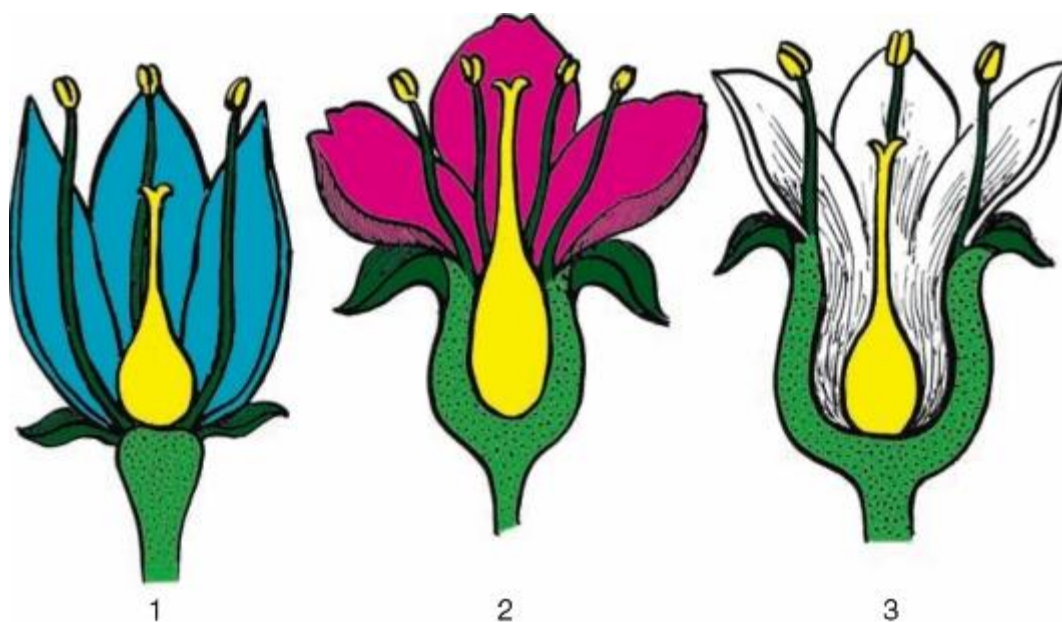


Рис. 7.8. Типы завязи в зависимости от ее положения относительно места прикрепления других частей цветка: 1 - верхняя; 2 - нижняя; 3 - верхняя, окруженная стенками гипантия

Синкарпный гинецей происходит из апокарпного в результате бокового срастания сближенных апокарпных плодолистиков. У синкарпного гинецея края плодолистиков заворачиваются внутрь до центра, срастаются краями с боковыми поверхностями и образуют одну завязь, разделенную на камеры, называемые гнездами. Количество гнезд равно числу плодолистиков (картофель, тюльпан). Плаценты в таких завязях находятся во внутренних углах гнезд завернувшихся плодолистиков.

У *лизикарпного* гинецея, так же как у синкарпного, плодолистики срастаются между собой краями и по боковым стенкам, но затем перегородки лизируются. Именно поэтому 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 (рис. 7.9). У ряда растений плаценты сильно разрастаются и выпячиваются в полость завязи (маковые, тыквенные). У некоторых растений такие плаценты срастаются между собой, образуя в завязи ложные перегородки (капустные).

Другие части цветка

Для насекомоопыляемых растений характерно наличие *нектарников*. Нектарники имеют разнообразное происхождение и форму: участки железистой ткани на внутренней поверхности гипантия, на базальной части тычиночных нитей, отдельные желёзки в виде бугорков или кольцеобразных валиков между тычинками и пестиком и т.д. В нектаре содержатся главным образом сахара. Нектар экскретируется или через клеточную стенку, или через устьица у менее специализированных нектарников.

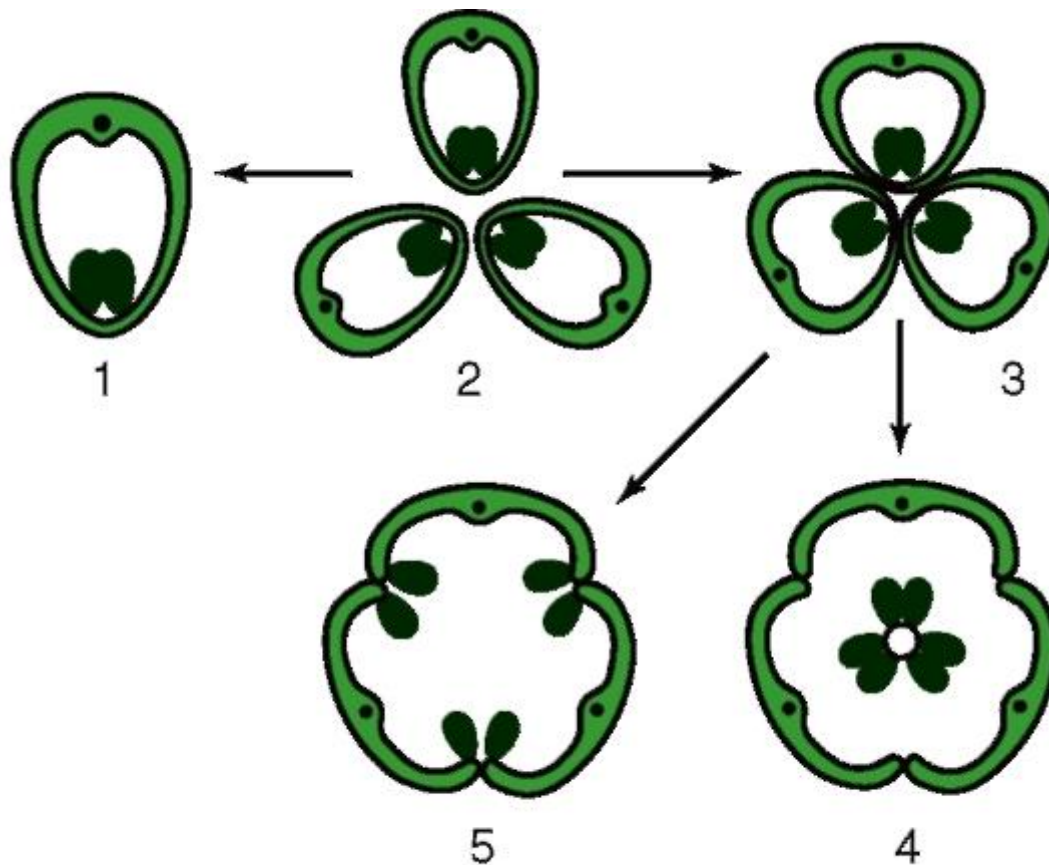


Рис. 7.9. Различные типы гинецея: 1 - монокарпный; 2 - апокарпный; 3-5 - ценокарпные (3 - синкарпный; 4 - лизикарпный; 5 - паракарпный)

Расположение частей цветка

У большинства растений части цветка образуют хорошо заметные *круги (циклы)*. Наиболее распространены пяти- и четырехкруговые, т.е. пента- и тетрациклические цветки. Количество частей цветка в каждом круге может быть различным. В зависимости от этого цветки бывают пятичленными (пятимерными) - у большинства двудольных, реже - двухили четырехчленными (маковые, капустные), а также трехчленными (трехмерными) - у большинства однодольных. Иногда количество 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 (цветок спиральный, *ациклический*). Иногда одни части цветка расположены в кругах, другие - по спирали (цветок полукруговой, *гемициклический*). В последнем случае околоцветник имеет циклическое, а тычинки и пестики - спиральное расположение (лютик).

Симметрия цветка

По особенностям симметрии цветки делят на *актиноморфные*, или *правильные*, через которые можно провести много плоскостей

симметрии (зонтичные, капустные), что в формуле цветка обозначается звездочкой (*), и *зигоморфные* (бобовые, злаковые), через которые можно провести только одну вертикальную плоскость симметрии, - \uparrow (рис. 7.10). Если через цветок нельзя провести ни одной плоскости симметрии, его называют *несимметричным*, или *асимметричным* (валериана лекарственная, канновые).

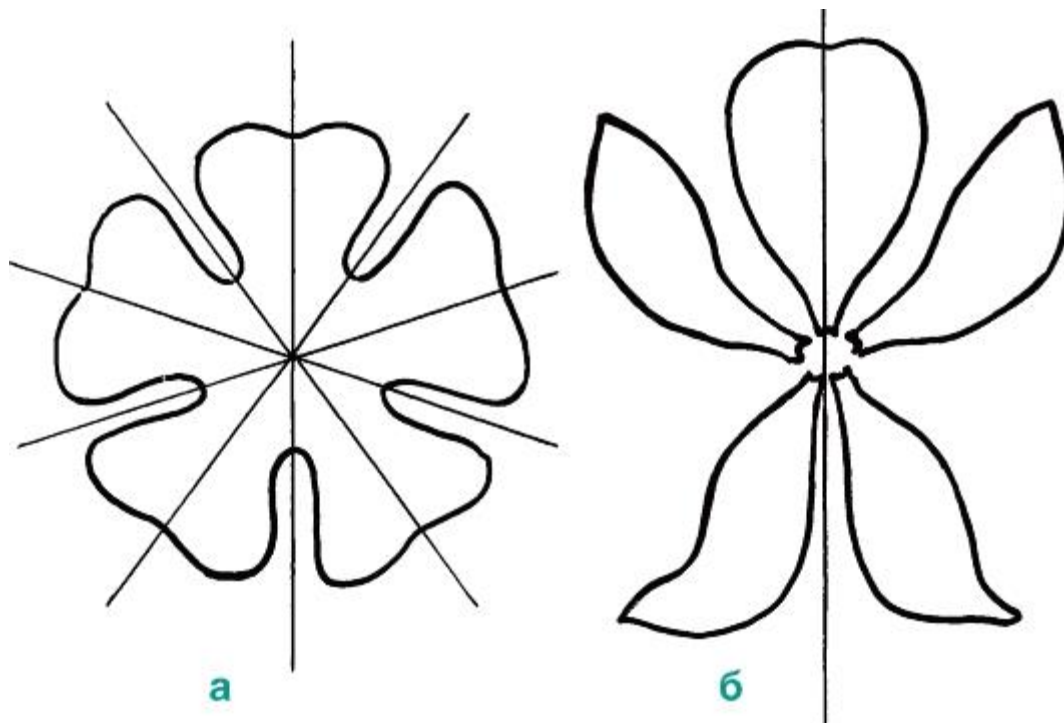


Рис. 7.10. Актиноморфный (а) и зигоморфный (б) цветки

Формула и диаграмма цветка

Соотношение частей 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 цветка также имеют условные обозначения: обоеполый (это указание в формуле обычно опускают), пестичный, тычиночный.

Число членов каждой части цветка обозначают цифрами (пятилепестный венчик - Co₅, шестичленный андроцей - A₆, а в том случае, если их число в цветках одного и того же вида непостоянно (обычно больше 12), - значком «∞»). В случае срастания между собой одноименных членов число заключают в скобки: сросшийся пятичленный венчик - Co₍₅₎, двубратственный андроцей - A_(9 1). Если они расположены несколькими кругами, то цифры, указывающие на число членов в отдельных кругах, соединяют знаком «+» P₍₃₊₃₎. При верхней завязи цветок подпестичный, поэтому под цифрой числа плодолистиков ставят черточку при обозначении нижней завязи - цветок надпестичный, черточку

$\underline{G}_{(2)}$,

$\overline{G}_{(2)}$.

Например, формулы цветков:

- яблони — $Ca_5Co_5A_\infty G_{(5)}$;
- шиповника — $*Ca_5Co_5A_\infty G_{\infty}$;
- гороха — $\uparrow Ca_{(5)}Co_{1,2,(2)}A_{(9),1}G_{\underline{1}}$;
- цветка картофеля — $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$.

При простом околоцветнике знаки чашечки и венчика не применяются, и он обозначается буквой Р. Например, формула цветка тюльпана -



Для пространственного изображения всех частей цветка составляют схематическую проекцию среза цветка на плоскости, называемую *диаграммой*.

Принят единый способ ориентации диаграммы: ось соцветия вверх, а кроющий лист вниз. На диаграмме части цветка имеют условные обозначения (рис. 7.11). Части околоцветника на диаграмме обозначают дугами: чашелистики - с выступом на середине дуги, лепестки - без выступа. Тычинки обозначают в форме поперечного разреза пыльника, гинецей - в виде поперечного разреза завязи. В случае срастания между собой отдельных членов цветка фигуры, обозначающие их на диаграмме, соединяют дугами.

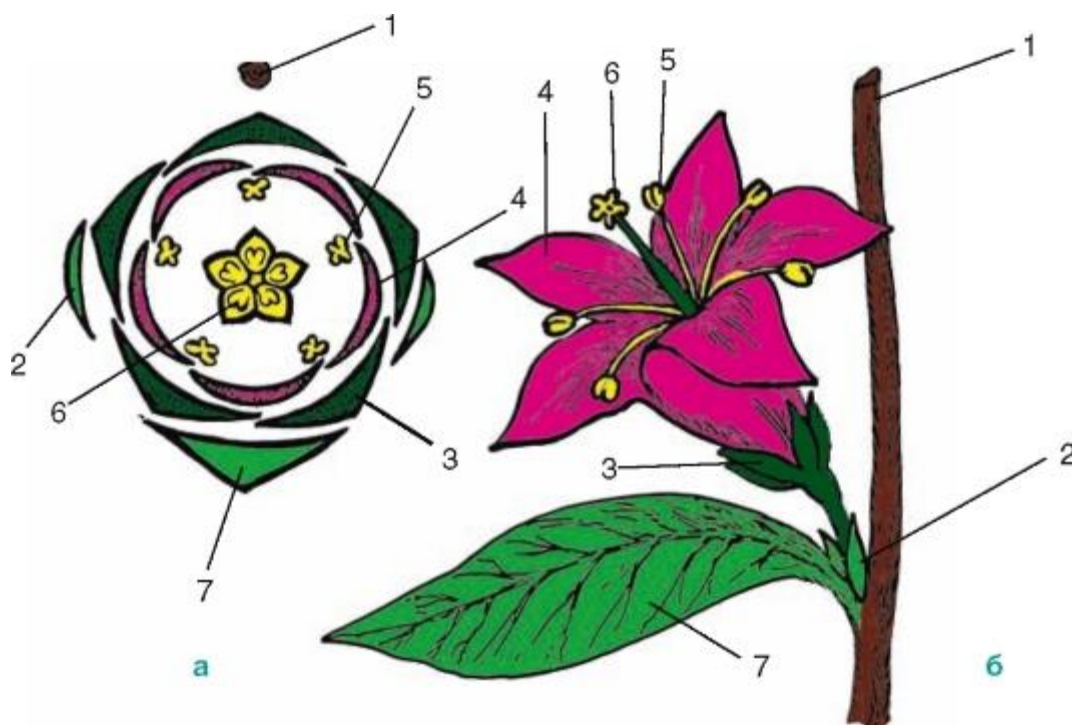


Рис. 7.11. Построение диаграммы цветка: 1 - ось соцветия; 2 - прицветник; 3 - чашелистик; 4 - лепесток; 5 - тычинка; 6 - гинецей; 7 - кроющий лист

Цветение

Однолетние растения зацветают не ранее чем через 20-30 дней после посева. Все однолетние (рожь, пшеница) и двулетние (редька, капуста, морковь) растения цветут и плодоносят один раз в жизни, после чего погибают, поэтому их называют *монокарпическими*, или *монокарпиками*. Многолетние травы зацветают на

второй и более поздний год жизни, а многие деревья - через десятки лет. У многолетних растений, как правило, цветение и плодоношение многократно повторяются в течение жизни, поэтому их называют *поликарпическими*, или *поликарпиками*. Лишь немногие многолетние растения представлены монокарпиками, т.е. после первого цветения и плодоношения отмирают (некоторые агавы, бамбуки, пальмы, ферулы).

СЕМЯЗАЧАТОК

Семязачатки - небольшие образования, расположенные в завязи пестика и развивающиеся в семя. Семязачаток формируется из меристематического бугорка, возникающего на плодолистике. Место прикрепления семязачатка к плодолистку называют *плацентой*. Число семязачатков может колебаться от одного (пшеница, вишня, подсолнечник) до нескольких тысяч (мак) и миллионов (орхидные).

Развившийся семязачаток имеет:

- *семяножку*, посредством которой он прикрепляется к плаценте;
- центральную часть - *нуцеллус* (гомолог мегаспорангия);
- один или два *интегумента* (покрова) семязачатка, которые на верхушке не срастаются и образуют микропиле, или пыльцевход;
- противоположную микропиле базальную часть семязачатка - *халазу*, где нуцеллус и интегументы сливаются.

Семязачатки бывают прямыми - *атропными* (микропиле вверху), обратными - *анатропными* (повернутыми) и растянутыми в области нуцеллуса - *кампилотропными*. В семязачатке происходят следующие

процессы: мегаспорогенез - формирование мегаспор; мегагаметогенез - формирование женского гаметофита и оплодотворение.

Мегаспорогенез и мегагаметогенез

Центральная часть семязачатка - нуцеллус, который гомологичен мегаспорангию. У цветковых растений в нуцеллусе, вблизи верхушки (в области микропиле), из клеток археспория обособляется одна материнская клетка (мегаспора), имеющая, как и все растение, диплоидный набор хромосом. После мейотического деления этой клетки образуются 4 гаплоидные мегаспоры, расположенные, как правило, линейно - от микропиле к халазе. Таким образом происходит *мегаспорогенез*.

Далее начинается *мегагаметогенез*, т.е. формирование женского гаметофита - *зародышевого мешка*. Из четырех образовавшихся мегаспор три дегенерируют и рассасываются, а одна мегаспора, обращенная ближе к халазе, начинает делиться, и из нее развивается женский гаметофит - зародышевый мешок. При этом ядро мегаспоры претерпевает три последовательных митотических деления (эндомиоз), в результате чего образуются 8 моноплоидных ядер. После первого деления мегаспоры образуется 2 ядра, которые расходятся к полюсам удлиняющейся мегаспоры. Далее каждое из этих ядер синхронно делится еще два раза, в результате у каждого полюса возникает 4 ядра. На этой восьмиядерной стадии процесс деления ядра женского гаметофита заканчивается. При этом мегаспора разрастается, оттесняя ткань нуцеллуса к интегументам. От каждой из двух четверок ядер в центральную часть зародышевого мешка отходит по одному ядру. Эти так называемые полярные ядра сближаются в центральной части и, сливаясь, образуют диплоидное вторичное ядро. В дальнейшем 7 ядер зародышевого мешка претерпевают фазу цитоплазматического деления, т.е. каждое ядро с участком цитоплазмы окружается плазматической мембраной, следовательно, образуется 7 отдельных клеток (рис. 7.12).

У микропиллярного полюса гаметофита три клетки формируют яйцевой аппарат, одну из них, наиболее крупную, называют *яйцеклеткой*, а две другие вспомогательные клетки - *синергидами*. Три клетки халазального полюса получили название *антипод*. В центральной части зародышевого мешка расположена клетка с диплоидным ядром. Так возникает женский гаметофит, который сильно редуцирован даже по сравнению с гаметофитом голосеменных и полностью лишен архегониев. Это образование называют зародышевым мешком.

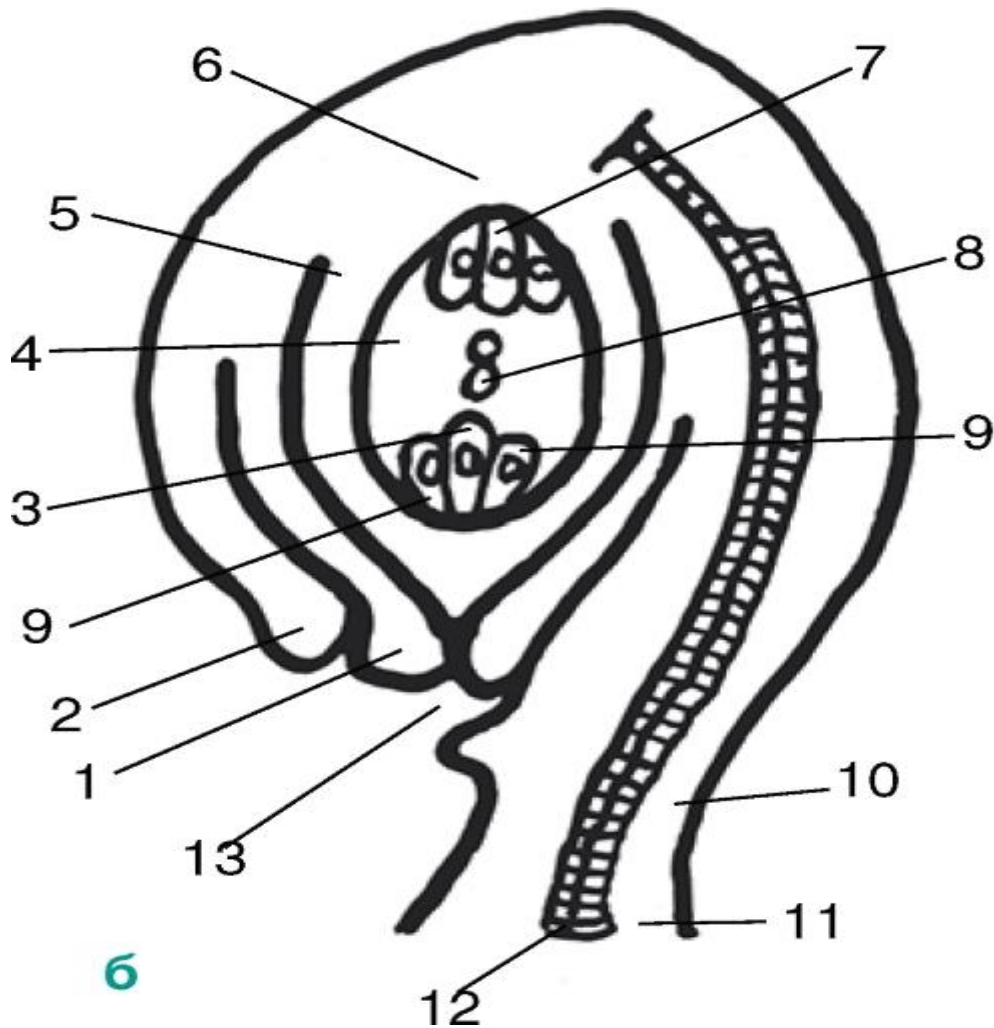
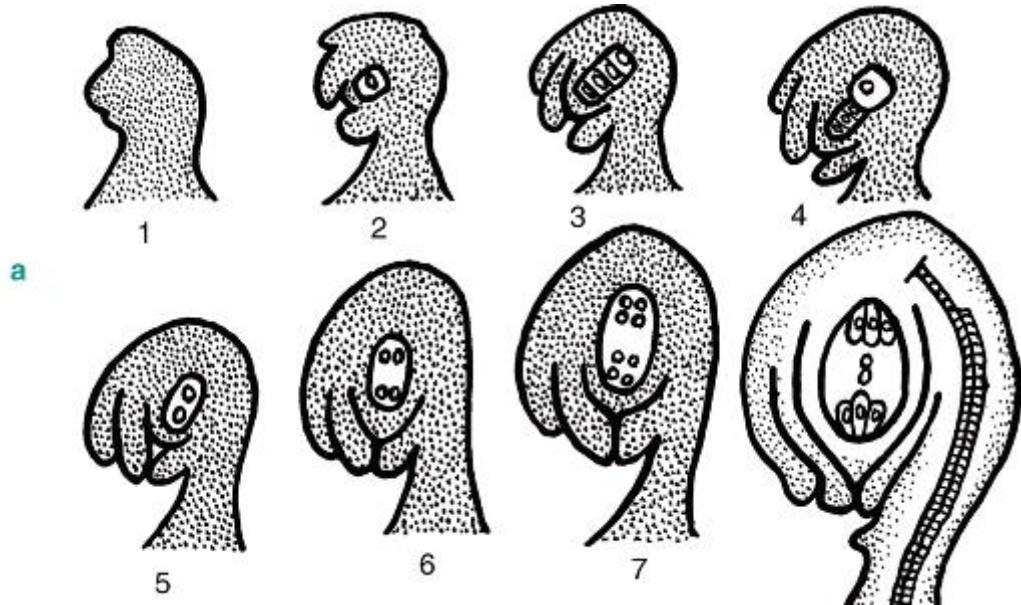


Рис. 7.12. Семязачаток с зародышевым мешком: а - схема формирования зародышевого мешка: 1-4 - развитие нуцеллуса; обособление и мейоз клетки археспория, отмирание трех мегаспор; 5-8 - развитие женского гаметофита (зародышевого мешка из оставшейся мегаспоры); б - строение семязачатка: 1 и 2 - внутренний и наружный интегументы; 3 - яйцеклетка; 4 - зародышевый мешок; 5 - нуцеллус; 6 - халаза; 7 - антиподы; 8 - два полярных ядра; 9 - синергиды; 10 - фуникулюс; 11 - плацента; 12 - проводящий пучок; 13 - пыльцевход (микропиле)

Опыление

Для образования зародыша должны произойти опыление и оплодотворение. *Опыление* - процесс переноса пыльцы с тычинки на рыльце пестика. Опыление впервые появляется у голосеменных растений, но наибольшего совершенства достигает у покрытосеменных.

Различают два типа опыления: самоопыление и перекрестное опыление. При *самоопылении* на пестик цветка попадает пыльца того же растения; если перенос пыльцы осуществляется между цветками разных особей, то происходит *перекрестное опыление*. Считают, что оно свойственно 90% растений. Перекрестное опыление обуславливает высокий уровень гетерозиготности популяций. Это создает большие возможности для естественного отбора. Строгое самоопыление встречается относительно редко (например, у гороха) и может вести к расщеплению вида на ряд чистых линий, т.е. делает популяции гомозиготными.

Для эволюционного процесса считается оптимальным сочетание самоопыления и перекрестного опыления, что чаще и происходит в природе. Одна из форм, ограничивающих самоопыление, - двудомность, т.е. на одних растениях развиваются только мужские (тычиночные) цветки, а на других - женские (пестичные), имеющие только гинецеи. Однодомные растения имеют цветки, содержащие и андроцеи, и гинецеи. Другая форма, ограничивающая самоопыление, - полная физиологическая несовместимость. Она выражается в подавлении при самоопылении прорастания пыльцы на рыльце пестика той же особи.

Выделяют два типа перекрестного опыления: биотическое и абиотическое. *Биотическое* опыление осуществляется животными. *Энтомофилия* - опыление насекомыми; *орнитофилия* - опыление птицами (колибри). *Абиотическое* опыление происходит с помощью неживых факторов внешней среды: ветром - *анемофилия*; водой у водных растений - *гидрофилия*.

Двойное оплодотворение

Пыльца, попав на рыльце пестика, начинает прорастать. Из вегетативной клетки образуется пыльцевая трубка, а из генеративной - два спермия. Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок и, достигнув яйцеклетки, лопаются, что обеспечивает проникновение в него спермиев. Один спермий копулирует с яйцеклеткой, образуя *зиготу*, дающую начало *зародышу*. Второй спермий сливается с вторичным диплоидным ядром, расположенным в центре зародышевого мешка, что приводит к образованию триплоидного ядра. В результате формируется триплоидная клетка, развивающаяся в специальную питательную ткань - *эндосперм* (э) (от греч. *endon* - внутри, *sperma* - семя). Таким образом происходит *двойное оплодотворение*, свойственное только покрытосеменным растениям. Впервые его описал в 1898 г. выдающийся русский цитолог эмбриолог С.Г. Навашин. Прочие клетки зародышевого мешка - антиподы и синергиды - разрушаются.

Биологический смысл двойного оплодотворения состоит в том, что триплоидный эндосперм развивается лишь в случае оплодотворения, чем достигается существенная

экономия энергетических и пластических ресурсов, в отличие от голосеменных растений, у которых образование эндосперма не связано с оплодотворением.

У покрытосеменных растений эндосперм называют вторичным, или белком. Только у покрытосеменных растений зародыш (спорофаза) начинает свое развитие самостоятельно за счет триплоидной фазы. У всех предшествующих групп (голосеменных и др.) зародыш развивается за счет гаметофазы.

Таким образом, из составных частей цветка образуются:

- из оплодотворенной яйцеклетки - *зародыш* ($2n$);
- диплоидного ядра - *эндосперм* ($3n$);
- интегументов семязачатка - *семенная кожура семени* ($2n$);
- нуцеллуса - *перисперм семени* ($2n$);
- стенок завязи и часто с участием других элементов цветка (чашечки, цветоложа) - *стенка плода (перикарпий)*.

Перикарпий состоит из трех слоев: наружного - *экзокарпия*, среднего - *мезокарпия* и внутреннего - *эндокарпия*.

У многих цветковых (около 10% видов) в процессе эволюции половое размножение замещается различными формами бесполого. Из них наиболее известен *апомиксис*, при котором семена у апомиктических растений образуются без оплодотворения. При этом не происходит обмена генетической информацией, поэтому все апомиктические особи имеют одинаковую генетическую и соматическую конституцию. Наглядный пример растения с апомиктическим образованием семян по типу партеногенеза - одуванчик, отличающийся своей высокой жизнеспособностью. Нередко, особенно у многолетних корневищных растений, преобладает вегетативное размножение, а семенное подавлено.

СОЦВЕТИЯ

Соцветием называют побег или систему специализированных побегов, несущих цветки. Соцветия свойственны большинству цветковых растений. Они имеют главную ось (ось соцветия) и боковые оси. Боковые оси могут ветвиться или быть неразветвленными и нести цветки. На осях соцветий есть узлы и междоузлия. В узлах осей первого порядка расположены прицветники, а в узлах осей второго порядка - прицветнички.

Биологический смысл возникновения соцветия заключается в возрастающей вероятности опыления цветков как у энтомофильных, так и анемофильных растений. Несомненно, соцветия более заметны среди зелени листьев, нежели единичные цветки, и насекомое за единицу времени посетит гораздо больше цветков, если они собраны в соцветия. Обычно соцветия группируются близ верхней части растения, на концах ветвей, но иногда, особенно у тропических деревьев, возникают на стволах и толстых ветвях. Такое явление известно под названием *каулифлории* (от греч. *kaulis* - стебель и лат. *flos* - цветок). В качестве примера можно привести шоколадное дерево (*Theobroma cacao*). Считают, что в условиях тропического леса каулифлория делает цветки более доступными для насекомых-опылителей. Наличие соцветий предохраняет растение от бесплодия в случае гибели одиночного цветка.

В зависимости от степени разветвления осей различают простые и сложные соцветия. У *простых соцветий* на главной оси расположены одиночные цветки (черемуха, подорожник, подсолнечник); *усложных соцветий* - не одиночные цветки, а боковые оси (донник лекарственный, сирень, пшеница, мятлик). У одних растений апикальные меристемы расходятся на формирование верхушечного цветка, и в этом случае соцветия относят к *закрытым (симподиальным)*, или *неопределенным*. У закрытых соцветий верхушечные цветки обычно раскрываются раньше нижележащих боковых, и поэтому их

называют *верхоцветными*. У других растений апикальные меристемы остаются в вегетативном состоянии, и такие соцветия называют *открытыми* (*моноподиальными*), или *неопределенными*. У открытых соцветий цветки распускаются последовательно снизу вверх, поэтому их называют *бокоцветными*.

Классификация соцветий достаточно сложна, но в справочниках и определителях учитывают два признака: характер ветвления и способ нарастания.

Моноподиальные соцветия

Существует несколько типов моноподиальных соцветий (ботрических или рацемозных; рис. 7.13).

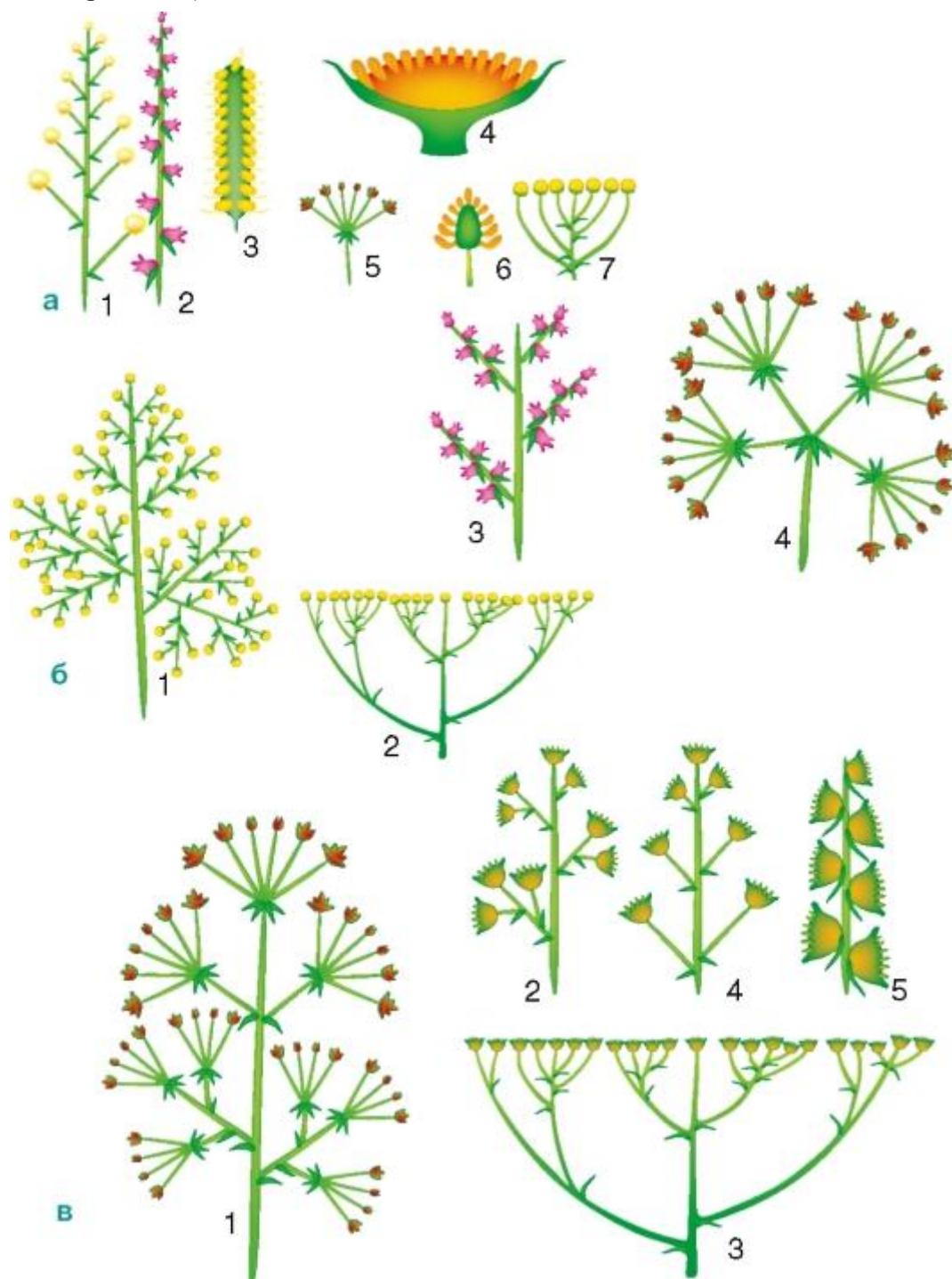


Рис. 7.13. Типы ботрических соцветий: а - *простые соцветия*: 1 - кисть; 2 - колос; 3 - початок; 4 - корзинка; 5 - простой зонтик; 6 - головка; 7 - щиток; б - *сложные*

соцветия: 1 - метелка; 2 - сложный щиток; 3 - двойная кисть; 4 - тройная кисть; в - *типы агрегатных соцветий*: 1 - метелка зонтиков; 2 - метелка корзинок; 3 - щиток корзинок; 4 - кисть корзинок; 5 - колос корзинок

Простые ботрические соцветия. Простые ботрические (от греч. *botrys* - кисть) соцветия различаются по длине и форме главной оси, а также по наличию или отсутствию цветоножек.

- *Кисть* - основной вариант простых соцветий; ось тонкая, с цветками на цветоножках более или менее одинаковой длины, которые поочередно прикрепляются к главной оси соцветия. Они бывают односторонними (ландыш) и двусторонними (черемуха).

- *Щиток* - соцветие, сходное с кистью, но у щитка нижние цветоножки длиннее верхних, и поэтому все цветки расположены на одном уровне и в одной плоскости (рябина, боярышник).

- *Зонтик* - производное кисти с сильно укороченной тонкой осью и цветками на цветоножках одинаковой длины (вишня, чистотел, примула).

- *Головка* - видоизмененный зонтик, у которого главная ось разрастается в виде головки, а на ней расположены цветки на укороченных цветоножках (клевер, люцерна).

- *Колос* - производное кисти, отличающееся от нее отсутствием цветоножек (подорожник).

- *Сережка* - повислый колос (то есть колос с мягкой осью), несущий однополые цветки; после цветения соцветие обычно целиком опадает (ива, тополь).

- *Початок* - разновидность колоса с толстой мясистой осью (кукуруза). Часто початок окружен листом разной формы и окраски, который называют *покрывалом*, или *крылом*.

- *Корзинка* - главная ось соцветия, разрастается в виде чаши или ложа, на котором расположены сидячие цветки, окруженные со всех сторон (часто в два ряда) видоизмененными присоцветными листьями - листовой оберткой (подсолнечник, ромашка). Поскольку корзинка - соцветие моноподиальное, распускание цветков в ней идет центростремительно (от периферии к центру).

Сложные ботрические соцветия. К сложным ботрическим соцветиям относят *составные (агрегатные) соцветия*, имеющие главную ось, на которой расположены парциальные (чайные) соцветия. Они характеризуются тем, что тип нарастания главной оси иной, чем у парциальных соцветий, например: метелка корзинок (полынь обыкновенная), кисть зонтиков (плющ обыкновенный), колос корзинок (сушеница лесная). Сложные ботрические соцветия могут быть открытыми и закрытыми.

- *Сложная кисть* (метелка) - соцветие с удлинённой моноподиальной главной осью, на которой расположены парциальные простые

ботрические соцветия - кисти. В зависимости от степени ветвления различают двойную кисть, когда на главной оси располагаются оси (простые кисти) второго порядка (донник, вероника простертая), и тройную кисть, имеющую оси третьего порядка (хрен, алоэ крупноплодное). У метелки нижние парциальные соцветия (простые кисти) ветвятся гораздо сильнее верхних и более развиты, вследствие чего метелка имеет пирамидальную форму (мятлик, сирень, гортензия метельчатая).

- *Сложный колос* - на удлинённой главной оси соцветия располагаются простые колосья, называемые *колосками* (пшеница, рожь, ячмень); морфологически сходен с двойной кистью.

• *Сложный зонтик* - соцветие с укороченной главной осью, на которой расположена розетка верховых листьев, называемая *общей оберткой*. Из пазух листьев выходят оси, завершающиеся парциальными соцветиями - простыми зонтиками, которые называются *зонтичками*. Цветки в зонтичках часто имеют выраженные прицветники, составляющие *оберточки*. Сложные зонтики свойственны многим растениям семейства сельдерейных (морковь, петрушка, укроп, сельдерей). Это открытые соцветия, поэтому цветки в них распускаются центробежно.

Цимозные (от греч. *кута* - волна), или симподиальные, соцветия. Получили название по особому способу зацветания. Цимозные (симподиальные) соцветия (рис. 7.14) закрытые, главная ось у них не выражена, а парциальные соцветия имеют симподиальное ветвление. Цветки возникают в пазухах прицветных листьев на осях предыдущих порядков, т.е. распускание цветков происходит центробежно. В зависимости от количества боковых осей различают три основных типа цимозидов: монохазий, дихазий, плейохазий.

• *Монохазий* (однолучевик) - цимозное соцветие, у которого каждая материнская ось несет одну дочернюю, формируемую под цветком, завершающую ось предыдущего порядка. В зависимости от направления осей различают два типа монохазиев: завиток и извилину.

- *Завиток* (улитка) - от оси первого порядка отходит ось второго порядка, от второго - ось третьего порядка и т.д., но при этом оси отходят только в одном направлении, как бы закручиваясь в улитку или завиток (незабудка и другие представители семейства бурачниковых).

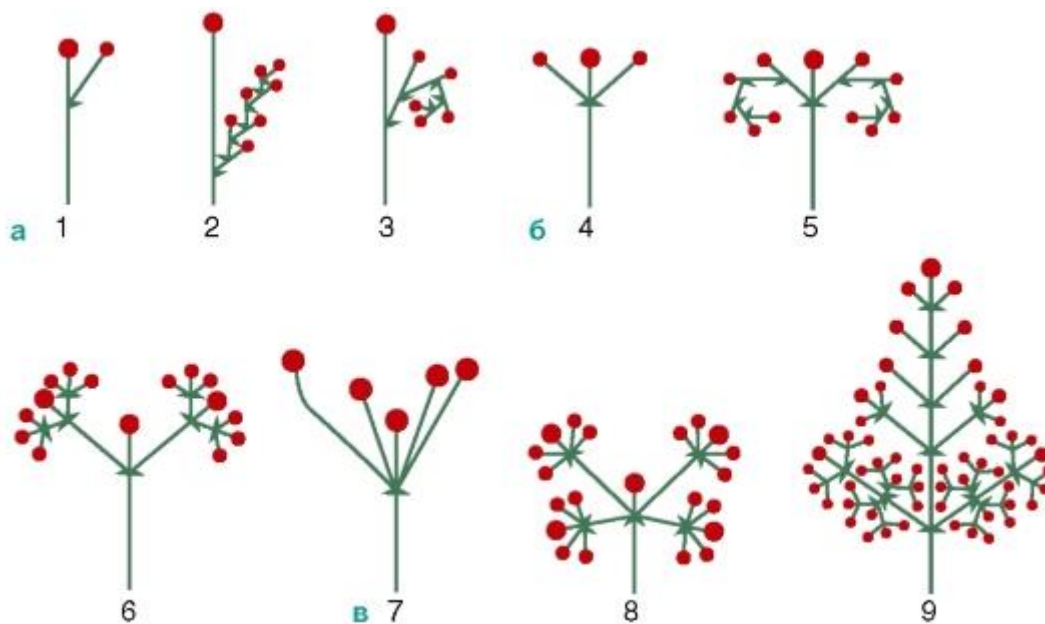


Рис. 7.14. Типы цимозных соцветий: а - *монохазий*: 1 - элементарный монохазий; 2 - извилина; 3 - завиток; б - *дихазий*: 4 - простой; 5 - двойной, или двойной завиток; 6 - тройной; в - *плейохазий*: 7 - простой; 8 - двойной; 9 - пример тирса

- *Извилина* - от оси первого порядка отходит ось второго порядка, от второго - третьего и т.д., то в одну, то в другую сторону (лютик едкий).

• *Дихазий* (двулучевик) - соцветие, у которого под верхушечным цветком главной оси развиваются два парциальных соцветия, при этом каждая ось предыдущего порядка несет две оси следующего порядка. К дихазиям относятся развилина и двойной завиток.

- *Развилка* - под цветком главной оси образуются супротивно расположенные ветви (оси), заканчивающиеся цветками. В дальнейшем каждая из этих осей также образует две супротивно расположенные оси следующих порядков (гвоздика). Этот тип соцветий характерен для растений с супротивным листорасположением.

- *Двойной завиток* - под цветком главной оси супротивно образуются два простых завитка (картофель).

• *Плейохазий* (многолучевик) - соцветие, у которого каждую ось предыдущего порядка сменяют более двух осей следующего порядка (молочай, родиола). Этот тип соцветий характерен для растений с мутовчатым листорасположением.

ПЛОД

Плод - орган размножения покрытосеменных растений, развивающийся из одного цветка и заключающий семена. Плод (или соплодия) у покрытосеменных растений развивается из завязи после цветения. Из стенки завязи формируется стенка плода - околоплодник [перикарп, или перикарпий (от греч. *peri* - около и *karpos* - плод)]. В нем выделяют три зоны: наружную, среднюю и внутреннюю. Наружная зона называется *экзокарпием*, средняя - *мезокарпием*, внутренняя - *эндокарпием*.

Все три зоны хорошо различимы. Например, в плоде вишни тонкий кожистый наружный слой - экзокарпий, съедобная сочная мякоть плода - мезокарпий, твердая косточка из каменистой ткани, окружающая единственное семя, - эндокарпий (рис. 7.15). Нередко эти зоны околоплодника различаются слабо. Стенка плода может быть сухой и сочной (мясистой).

Функции плода - формирование, защита и распространение семян. Максимальное количество семян в плоде равно числу семязачатков в завязи, но обычно меньше, поскольку не все семязачатки достигают зрелости.

Плоды в зависимости от структуры стенки делят на сухие и сочные. *Сухие* плоды бывают вскрывающимися или невскрывающимися, смотря по тому, вскрывается (растрескивается) стенка плода после созревания или нет. Эволюционно *сочные* плоды появились как производные сухих. Стенка сочного плода может развиваться либо из стенки завязи (перикарпа), либо из стенки завязи, сросшейся с вогнутым цветоложем - *гипантием*.

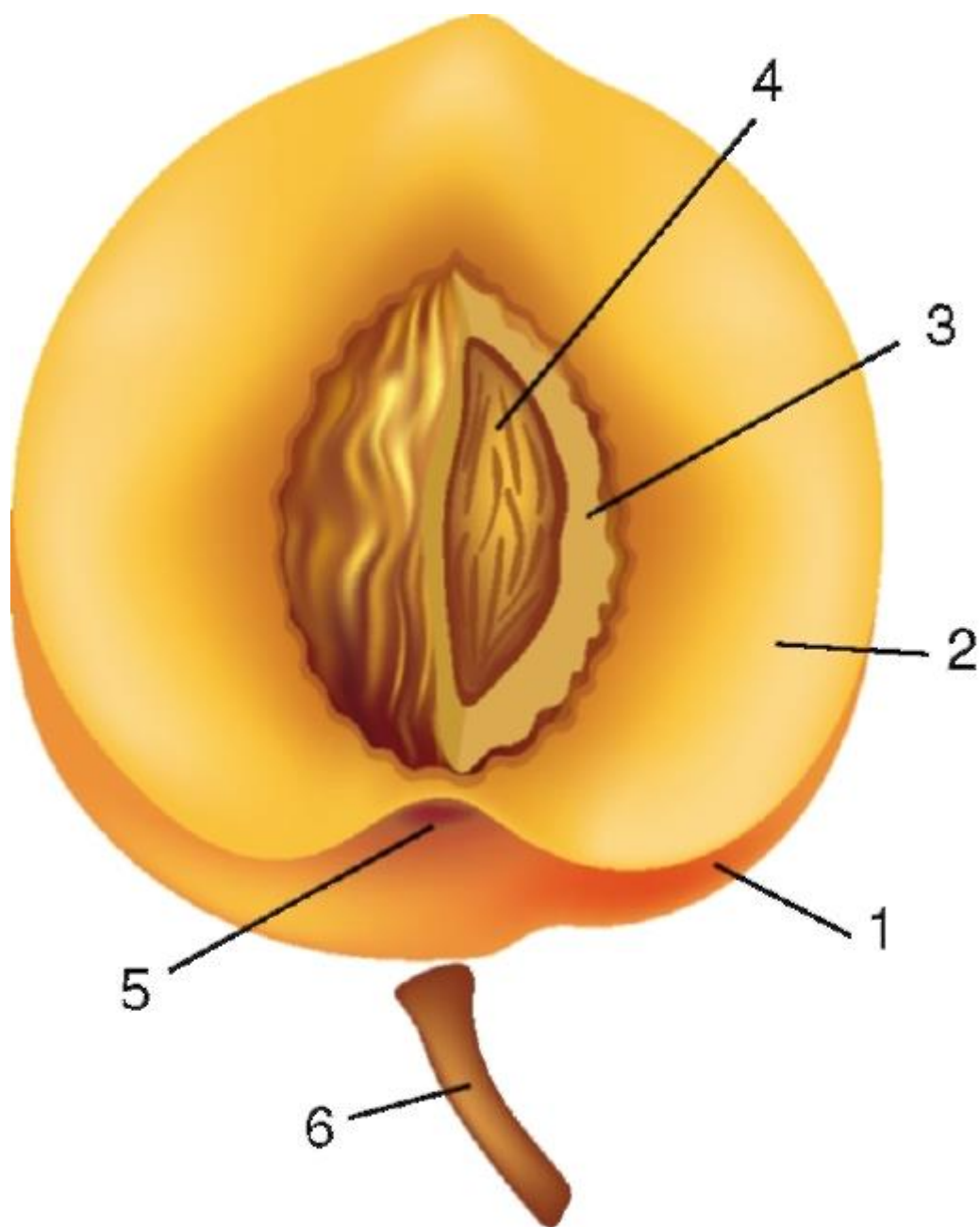


Рис. 7.15. Строение плода (однокостянки) персика обыкновенного (*Persica vulgaris*): 1-3 - околоплодник, или перикарпий (1 - экзокарпий; 2 - мезокарпий; 3 - эндокарпий); 4 - семя; 5 - след плодоножки; 6 - плодоножка

Соплодия - образования, возникшие путем срастания завязей отдельных цветков одного соцветия. Например, у ананаса ось соцветия срастается с многочисленными завязями и основаниями прицветников в мясистую сочную ткань. У шелковицы тутовая ягода образована сближенными, но не срастающимися друг с другом семянками, которые заключены в сочные, съедобные, окрашенные околоцветники. У инжира (винной ягоды) плоды семянки также не срастаются и находятся в полном вместилище, мясистая стенка которого образована осями соцветия. У каштана настоящего соплодие формируется из нижней синкарпной завязи женского цветка ($G_{(6-9)}$) и состоит из двух-трех желудей луковичеобразной формы.

Морфогенетическая классификация плодов основана на типе гинецея. По этому признаку выделяют четыре главных типа.

1. *Апокарпии* - образуются из цветков с апокарпным гинецеом. Из каждого свободного пестика одного цветка формируется отдельный плодик.

2. *Монокарпии* - возникают из цветков, имеющих монокарпный гинецей. Они генетически родственны апокарпиям и образовались в результате редукции плодолистиков до одного.

3. *Ценокарпии* (синкарпий, лизикарпий и паракарпий) - формируются из цветков с ценокарпным гинецеом.

4. *Псевдомонокарпии* - внешне похожи на монокарпии, но образуются из гинецея, в котором первоначально закладываются два плодолистика или более, но потом в большинстве случаев развивается только один. В результате возникает одногнездная завязь с одним семязачатком.

Плоды апокарпии - наиболее архаичные плоды, всегда возникающие из цветков с верхней завязью (рис. 7.16).

- *Многолистовка* - многосеменной сборный плод, состоящий из простых листовок (от двух и более), каждая из которых возникает из отдельного пестика апокарпного гинецея, например, магнолиевые и лютиковые (купальница, калужница болотная). Редко встречается сочная многолистовка, например у дальневосточной лианы лимонника китайского. Сборная сочная листовка напоминает собой повислую кисть, состоящую из сидячих шаровидных яркокрасных двусемянных сочных листовок.

- *Многоорешек* - сборный многосемянный плод, возникающий из апокарпного гинецея и состоящий из отдельных односемянных нескрывающихся плодиков - орешков. Многоорешки характерны для видов лютиков, лапчаток, горицветов, шиповников. Многоорешек шиповника, плодики которого сидят внутри сильновогнутого кувшинчатого сочного гипантия, называют *цинородием*. У многоорешка земляники и клубники мелкие орешки сидят на выпуклой, сильно разросшейся поверхности мясистого, сочного цветоложа. У этих растений такое видоизменение многоорешка получило название «земляничина», или «фрага».

- *Многокостянка* - сборный плод, возникающий из апокарпного гинецея и состоящий из двух или множества плодиков - костянок. Мезокарпий каждого такого плодика сочный, а эндокарпий - твердый, склерефицированный (малина, ежевика, морошка, костяника).

Плоды монокарпии возникают из цветков с монокарпным гинецеом, образованным одним плодолистиком, и всегда с верхней завязью (см. рис. 7.16).

- *Однолистовка* - одногнездный многосемянный плод, вскрывающийся одной щелью только по брюшному шву, вдоль которого прикрепляются семена (живокость полевая).

- *Боб* - одно-, дву-, многосемянный монокарпий, раскрывающийся по двум швам (спинному и брюшному) от вершины к основанию. Семена расположены непосредственно на створках вдоль брюшного шва (донник, арахис, горошки, акация). Бобы могут быть спирально закрученными (люцерна посевная), членистыми (софора, вязель), односемянными нескрывающимися (донник, люцерна, клевер) и даже сочными нескрывающимися (софора японская).

- *Однокостянка* - односемянный нескрывающийся монокарпий с твердым склерефицированным эндокарпием (косточкой). Мезокарпий может быть сочным, как в плодах вишни, черемухи, сливы, абрикоса, или сухим, кожистым и несъедобным, как в плодах миндаля, облепихи. У миндаля съедобно только семя, в двух крупных семядолях которого находятся запасные вещества. Несмотря на то что плод у облепихи сочный, это по существу сухая костянка, поскольку экзо- и мезокарп - пленчатые и сросшиеся,

эндокарп - кожистый, толстый, темно-коричневый. Сухую костянку окружают сочные ткани разросшейся трубки чашечковидного околоцветника, формирующие мякоть плода. Плоды ценокарпии - самая многочисленная группа плодов. Возникают они из цветков как с верхней, так и с нижней завязью; при этом, хотя завязь в цветке одна, она образована двумя сросшимися плодолистиками и более (рис. 7.17).

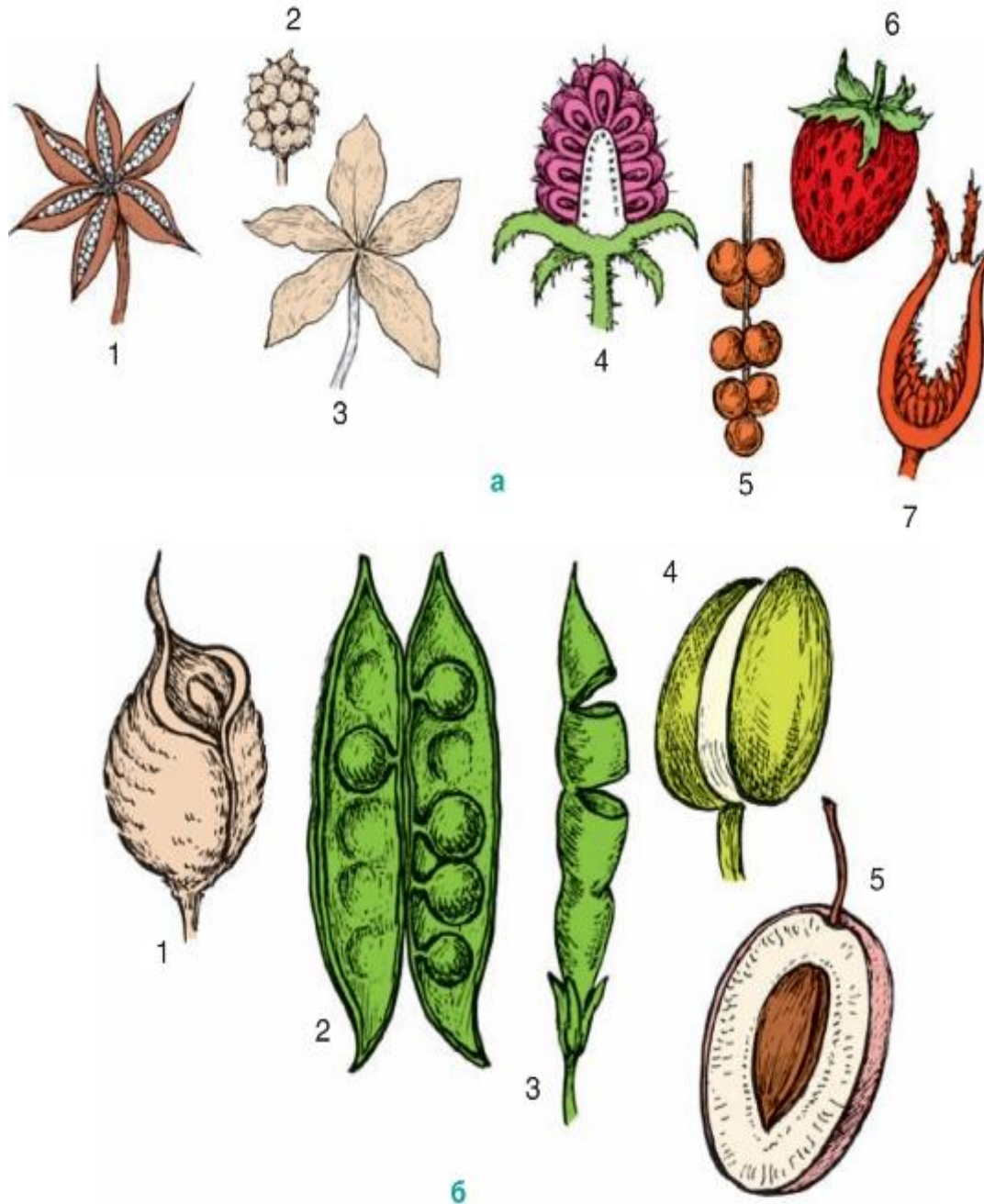


Рис. 7.16. Типы апокарпных и монокарпных плодов: а - *сухие и сочные апокарпии*: 1, 3 - многолисточка (многие лютиковые и пион); 2 - многоорешек (некоторые лютиковые); 4 - многокостянка (розоцветные из рода *Rubus*); 5 - сочная многолисточка, отдельные плодики сидят на удлиненном цветоложе (лимонник); 6 - земляничина, особый тип сочного многоорешка с разросшимся цветоложем (земляника); 7 - цинародий, особый тип сочного многоорешка с мясистым разросшимся гипантием (шиповник); б - *сухие и сочные монокарпии*: 1 - однолисточка (род *Consolida* из семейства лютиковых);

2 - боб (большинство представителей бобовых и некоторых других семейств);

3 - членистый боб; 4 - сухая однокостянка (миндаль); 5 - сочная однокостянка (род *Frunus* из розоцветных)

• *Ягода* - многосемянный нескрывающийся плод с сочным мясистым эндо- и мезокарпом и тонким пленчатым или кожистым экзокарпом, в который погружены семена. Например, плоды томата и картофеля возникают из гинецея, образованного двумя сросшимися плодолистиками. Верхняя синкарпная ягода - у винограда, 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).

• *Гесперидий*, или *померанец*, - формируется из синкарпного гинецея, образованного 8-12 плодолистиками с верхней завязью. Это плод цитрусовых из семейства рутовых (мандарин, апельсин, грейпфрут, лимон). Экзокарп - желтая ткань с масляными желёзками и различным набором эфирных масел, покрытая кутикулой и слоем воска. К экзокарпу прилежит мезокарп - рыхлая белая ткань. Эндокарп пленчатый. Субэпидермальные клетки эндокарпа формируют соковые мешочки на длинных ножках, которые заполняются клеточным соком и образуют съедобную мякоть плода.

• *Тыквина* - плод, близкий к ягоде, образуется из паракарпного гинецея, состоящего из трех плодолистиков с нижней завязью, но отличающийся кожистым жестким экзокарпием (представители семейства тыквенных). Мякоть плода образована мезо- и эндокарпием (огурец, тыква, дыня) или разросшимися плацентами (арбуз).

• *Коробочка* - многосемянный плод с сухим вскрывающимся перикарпием. Возникает из гинецея, образованного двумя плодолистиками и более. Коробочки очень варьируют по форме и способам вскрывания. Они могут вскрываться зубчиками на верхушке (примулы); дырочками (мак); крышечкой (подорожник, белена); створками, расходящимися по месту срастания плодолистиков (хлопчатник), по средней жилке плодолистиков (тюльпан, ирис, лилия). У чистотела большого коробочка удлинённая, стручковидная, вскрывается двумя створками.

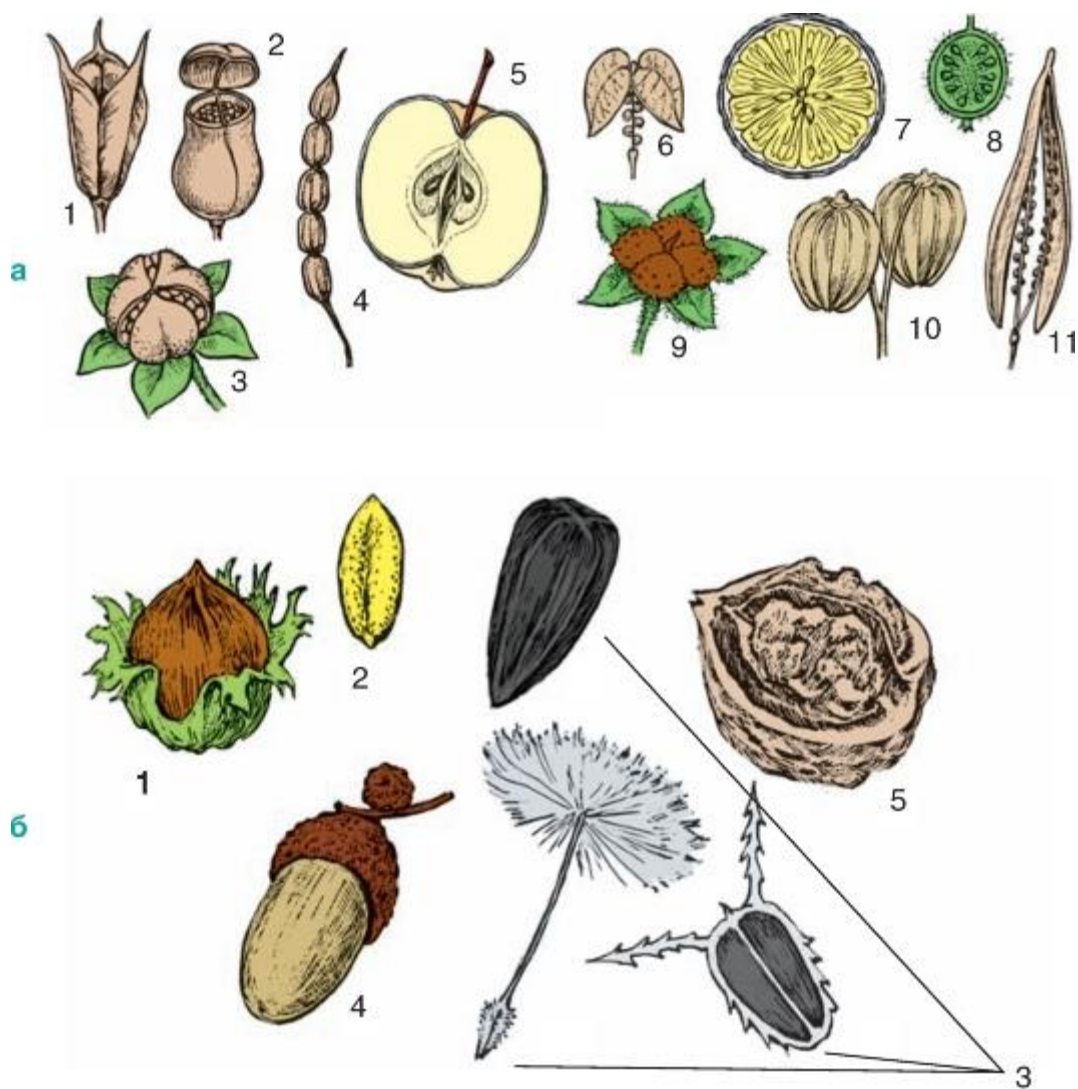


Рис. 7.17. Типы ценокарпных и псевдомонокарпных плодов: а - сухие и сочные ценокарпии: 1 - ценокарпная многолисточка (водосбор из семейства лютиковых); 2 - коробочка, вскрывающаяся крышечкой (белена); 3 - коробочка, вскрывающаяся по створкам (представители многих семейств); 4 - членистый стручок (редька дикая из крестоцветных); 5 - яблоко (все представители подсемейства Яблоневые, сем. Розоцветных); б - стручочек (многие крестоцветные); 7 - гесперидий, или померанец (плоды citrusовых); 8 - ягода (представители многих семейств, типичные ягоды у черники, брусники, винограда и т.д.); 9 - ценобий, видны 4 ярема (плоды бурачниковых и губоцветных); 10 - вислоплодник, разделившийся на 2 мерикарпия, - пример дробного ценокарпия (плоды зонтичных); 11 - стручок (большинство крестоцветных); б - сочные и сухие псевдомонокарпии: 1 - орех (лещина); 2 - зерновка (злаки); 3 - семечки различного типа: 3а - подсолнечника; 3б - одуванчика; 3в - череды; 4 - желудь (плоды буковых); 5 - псевдомонокарпная костянка (грецкий орех)

• *Схизокарпий* - ценокарпий, не вскрывающийся, а распадающийся на отдельные доли, что нашло отражение в его названии (от греч. *schizo* - раскалываю). Схизокарпий распадается продольно на отдельные замкнутые или вскрывающиеся доли *мерикарпии*, содержащие от одного до нескольких семян. Плоды мальвовых (канатник) распадаются на незамкнутые с брюшной стороны мерикарпии, называемые калачиками. Схизокарпий сельдерейных и аралиевых (вислоплодник) состоит из двух мерикарпиев, висящих на карпофоре, который представляет собой сросшиеся брюшные участки двух плодolistиков. Схизокарпий кленовых (двукрылатка) состоит, как правило, из двух (реже трех и более) мерикарпиев, каждый из которых имеет вырост (крыло).

Схизокарпий многих яснотковых и бурачниковых называют *ценобием*. Он возникает из двугнездной завязи, у которой на ранних стадиях развития появляются перегородки, разделяющие ее на четыре гнезда. В каждом гнезде расположено по одному семязачатку. Зрелый плод состоит из четырех долей.

- *Стручок* - сухой двугнездный многосемянный плод, возникает из гинецея, образованного двумя сросшимися плодолистиками. По краям срастания плодолистиков на рамке расположены семена. Стручки бывают невскрывающимися и вскрывающимися (вскрываются двумя швами по месту срастания краев плодолистиков от основания к верхушке). Стручки могут быть членистыми (редька дикая). Длина стручка превышает ширину в 4 раза и более (горчица, капуста), у стручков длина приблизительно равна ширине (ярутка полевая, пастушья сумка).

- *Яблоко* - многосемянный невскрывающийся плод, образованный из цветка с нижней завязью. Завязь в цветке образована тремя-пятью сросшимися плодолистиками (яблоня, рябина, боярышник). Мякоть плода яблока развивается главным образом из цветочной ткани и в меньшей степени - из тканей экзо- и мезокарпа; эндокарп - кожистый, образующий стенки гнезд с семенами (представители подсемейства Яблоневые из семейства Розовые: яблоня, груша, айва, рябина). Яблоко костянквидное - мякоть плода образуется только из тканей гипантия; экзо- и мезокарп пленчатые, эндокарп деревянистый, окружающий каждое семя (боярышник).

Плоды псевдомонокарпии образуются из цветков с псевдомонокарпным гинецеем, в котором закладываются два плодолистика или более, но развивается только один, а остальные редуцируются (см. рис. 7.17).

- *Семянка* - односемянный плод с кожистым перикарпием, не срастающимся с семенем. Характерен для всех представителей семейства сложноцветных с нижней (подсолнечник, василек, ромашка) и верхней (коноплевые, крапивные) завязью. Семянки многих астровых (одуванчик) снабжены летучками, развившимися из видоизмененной чашечки.

- *Зерновка* - односемянный плод с тонким пленчатым перикарпием, срастающимся с семенной кожурой. Характерен для всех злаков (пшеница, рожь, тимофеевка). Зерновка формируется из верхней завязи, состоящей из трех (бамбук), а чаще из двух (пшеница, рожь) плодолистиков.

- *Орех* - односемянный, редко двусемянный плод с сильно склерифицированным, почти деревянистым перикарпием, не сросшимся с кожурой семени (лещина, ольха, береза).

- *Крылатка и крылатый орех* - орехи без плюски, снабженные крылом. У крылатки крыло образуется из сросшихся с околоплодником чешуевидных прицветников и прицветничков (береза, ольха, граб), у крылатого ореха - 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 дубового желудя плюска блюдцевидная. Она образована видоизмененными стерильными веточками соцветия.

СЕМЯ

Семя - орган полового размножения и расселения растений, развивающихся в основном из оплодотворенного семязачатка. Развитие зародыша и семян после двойного оплодотворения называют *амфимиксисом* (от греч. *amphi* - с обеих сторон и *mixis* - смешение). Развитие зародыша и семян может происходить и без оплодотворения - *апомиксис*. В результате апомиксиса при мегаспорогенезе мейоза не происходит, поэтому все клетки зародышевого мешка диплоидны. Зародыш может образоваться из яйцеклетки

(партеногенез), из любой другой клетки зародышевого мешка (апогамия), из клеток нуцеллуса и т.д. Апомиксис часто встречается

у представителей семейств розоцветных, рутовых, пасленовых, астровых, мятликовых. Семя состоит из зародыша, запасующих тканей - эндосперма и перисперма (у некоторых растений), семенной кожуры.

Зародыш - миниатюрный спорофит, представляющий основную часть семени. В нем различают три зародышевых органа: зародышевый корешок, зародышевый побег с зародышевой почкой и зародышевые листья (семядоли). Зародышевый побег представлен осью (зародышевым стебельком) и семядольными листьями, или семядолями, - двумя у двудольных и одной у однодольных растений. У зародыша однодольных намечаются зачатки двух семядолей, но одна семядоля не получает дальнейшего развития. Участок стебелька в зародыше выше семядолей называют *эпикотилем*, ниже семядолей - *гипокотилем*, или *подсемядольным коленом*.

Эндосперм обычно состоит из округлых клеток запасующей ткани. Это могут быть зерна крахмала или капли жирного масла, нередко в сочетании с запасными белками. Вещества эндосперма гидролизуются при набухании семян под действием ферментов и поглощаются зародышем в процессе прорастания; после этого клетки его разрушаются.

Семенная кожура обычно многослойна и присутствует у семени всегда. Ее главная функция - защита зародыша от чрезмерного высыхания; она также предохраняет зародыш от преждевременного прорастания. При прорастании первые порции воды проникают внутрь семени через отверстие в семенной кожуре - микропиле.

Виды семян

Различают 4 типа семян:

- 1) с эндоспермом;
- 2) эндоспермом и периспермом;
- 3) периспермом;
- 4) без эндосперма и перисперма.

Семена двудольных без эндосперма

К этой категории относят семена бобовых, тыквенных, сложноцветных, крестоцветных, дуба, березы, клена и др.

Обычный учебный объект - семена бобовых. На рис. 7.18, а изображены детали строения зрелого семени фасоли, где эндосперма нет и запасующие органы представлены крупными, сильно утолщенными семядольными листьями зародыша. Хорошо развита зародышевая почка с эпикотилем - первым междоузлием побега. Зародыш фасоли (и других бобовых) вследствие неравномерного разрастания оси сильно согнут. Если мысленно выпрямить его ось и семядоли, получится схема, ничем не отличающаяся от схемы прямого зародыша тыквы и др. Согнутый или спирально закрученный зародыш иногда с разнообразно сложенными в складки семядолями имеется у многих двудольных, в том числе у крестоцветных (капусты, редиса и др.).

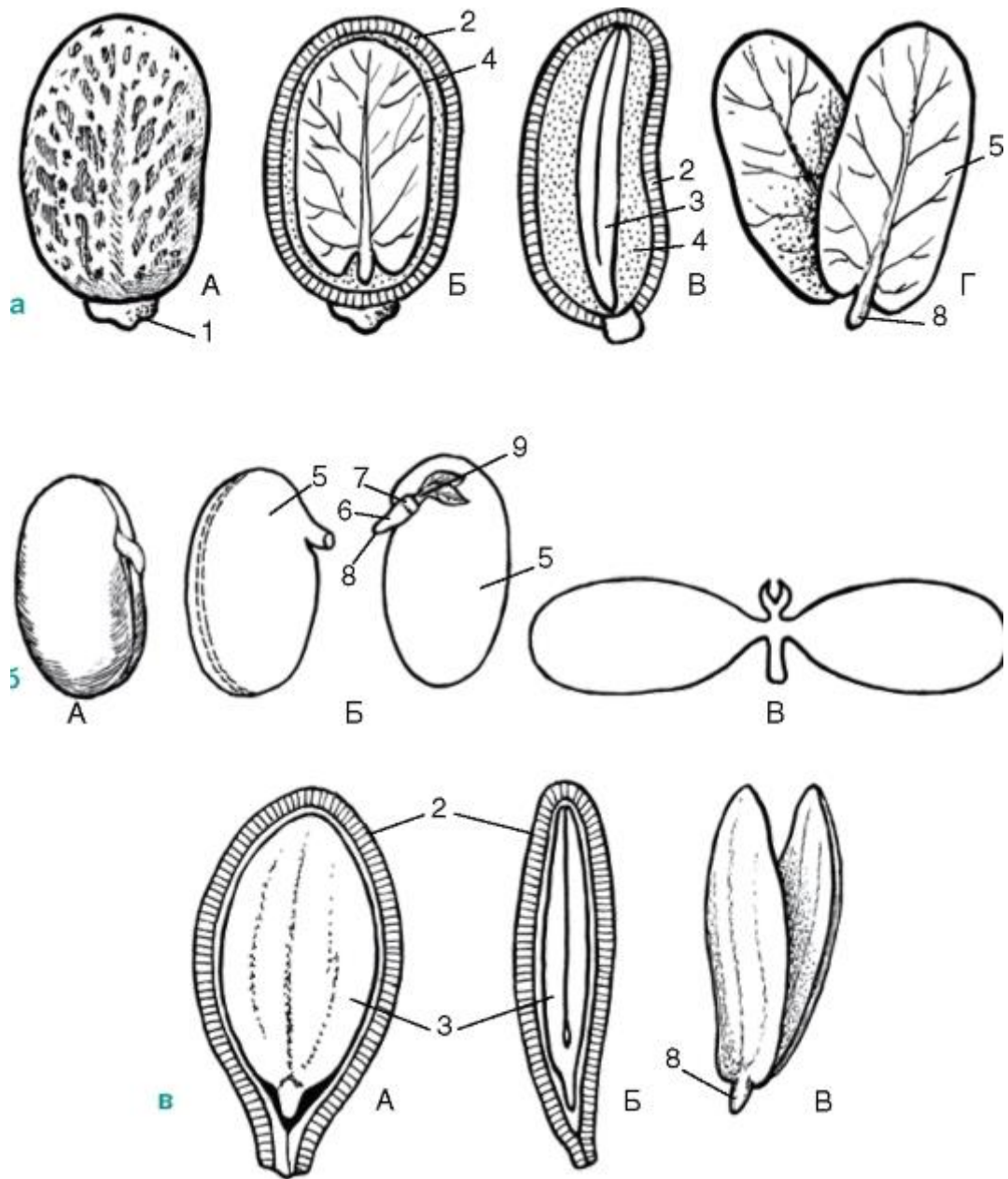


Рис. 7.18. Семена двудольных: а - *клевещины* (с эндоспермом): А - внешний вид семени; Б - продольный разрез в плоскости семядолей зародыша; В - продольный разрез, перпендикулярный плоскости семядолей; Г - изолированный и полуразвернутый зародыш; б - *фасоли* (без эндосперма): А - вычлененный зародыш; Б - расчлененный зародыш; В - схема зародыша в выпрямленном виде; в - *тыквы* (без эндосперма): А, Б - продольный разрез семени во взаимно перпендикулярных плоскостях; В - вычлененный зародыш; 1 - присеменник; 2 - семенная кожура; 3 - зародыш; 4 - эндосперм; 5 - семядоли; 6 - гипокотиль; 7 - эпикотиль; 8 - зародышевый корешок; 9 - почечка

На рис. 7.18, б изображено строение семени и зародыша тыквы (*Cucurbita pepo*). Под плотной кожурой находится плоский зародыш с крупными семядолями, в тканях которых сосредоточены запасы питательных веществ. Эндосперм отсутствует, он «съеден» в процессе созревания семени. Его питательные вещества перешли в семядоли - первые зародышевые листья. На семядолях заметно зачаточное жилкование. Ось зародыша небольшая, обращенная корневым полюсом к микропиле; на этом же конце семени находится и рубчик. Зародышевая почечка выражена слабо: на конусе нарастания побега еле заметны листовые бугорки - зачатки следующих за семядолями листьев.

Семена двудольных с эндоспермом

Между семядолями находится конус нарастания побега, почка еще не сформирована (у семени клещевины; рис. 7.18, в).

Семена двудольных с эндоспермом и периспермом

Иногда, помимо эндосперма, в семенах развивается запасная ткань иного происхождения - *перисперм*, возникающий из нуцеллуса семязачатка и лежащий под кожурой. Например, в семени перца черного (*Piper nigrum*) маленький двусемядольный зародыш погружен в небольшой эндосперм, а снаружи от него расположен мощный перисперм (рис. 7.19, а). Иногда эндосперм в зрелом семени поглощается полностью, а перисперм остается и разрастается (рис. 7.19, б), как у гвоздичных и лебедовых (например, у звездчатки, куколя, свеклы).

Функционально эндосперм и перисперм совершенно равноценны, хотя морфологически имеют разное происхождение: они аналоги, но не гомологи.

Семена однодольных с эндоспермом

К этой категории принадлежит подавляющее большинство семян однодольных. Один из самых удобных и наглядных примеров типичного строения семени однодольных - семя ириса, или касатика (любого вида, дикорастущего или культурного). На рис. 7.20, а изображено строение

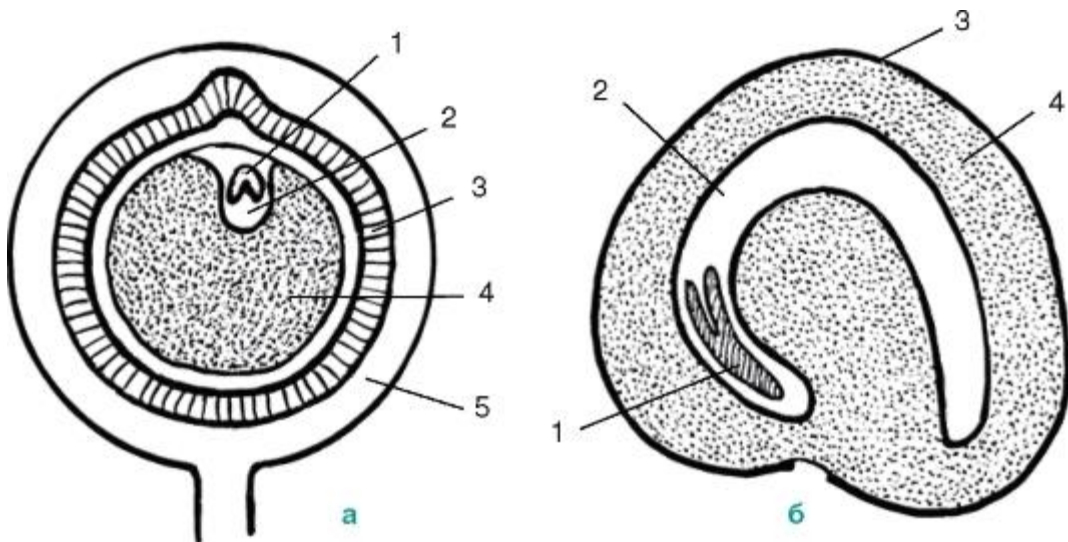


Рис. 7.19. Семена двудольных растений с периспермом: а - плодик перца черного; б - незрелое семя свеклы (виден эндосперм, который потом исчезает); 1 - зародыш; 2 - эндосперм; 3 - семенная кожура; 4 - перисперм; 5 - околоплодник

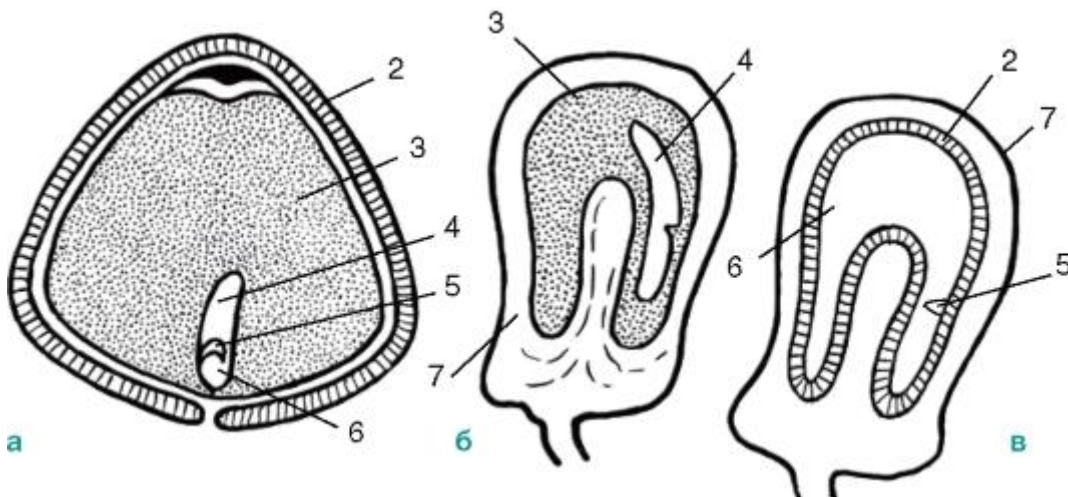


Рис. 7.20. Семена однодольных растений с эндоспермом (а - ирис) и без эндосперма (б, в - частуха подорожниковая). У незрелого семени частухи (б) виден остаток эндосперма, у зрелого семени (в) эндосперм исчезает: 1 - воздушная полость; 2 - семенная кожура; 3 - эндосперм; 4 - зародыш; 5 - почечка; 6 - семядоли; 7 - околоплодник

семени желтого водяного ириса (*Iris pseudacorus*). Крупные уплощенные семена созревают в плоде-коробочке и покрыты плотной коричневой кожурой. Внутренний слой кожуры обычно отстаёт от наружного, образуя воздушную камеру. Это способствует увеличению плавучести семян, распространяемых водой. Большую часть объема семени занимает эндосперм, богатый маслами и белками. В него погружен палочковидный прямой зародыш. Зачаток корешка обращен кончиком к микропиле, он переходит в прямой гипокотиль, оканчивающийся меристематическим апексом побега, смещенным вбок. Семядоля цилиндрическая, ее нижняя часть представляет влагалище, охватывающее конус нарастания со всех сторон и прикрывающее его. Функция влагалища семядоли - защита точки роста. Очень похожи на зародыш ириса зародыши многих представителей лилейных - центрального семейства однодольных (например, лука репчатого - *Allium cepa*).

Семена однодольных без эндосперма

Семя имеет форму подковы, под тонкой кожурой находится зародыш, сосредоточивший в семядоле все запасы, поглощенные им в ходе созревания семени; эндосперм им уже «съеден». Примером могут служить семена широко распространенных полуводных растений стрелолиста (*Sagittaria*) и частухи (*Alisma plantago-aquatica*) (рис. 7.20, б, в), а также полностью погруженных в воду видов рода Рдест (*Potamogetori*).

Семена злаков

Строение семени злаков (семейство *Poaceae*) довольно своеобразно. Зародыш у злаков имеет структуру гораздо более сложную и специализированную, чем у большинства других однодольных, и поэтому не может считаться эталоном для всего этого класса. Зародыш в плоде-зерновке (рис. 7.21) соприкасается с эндоспермом одной стороной, а не окружен его тканью, как у большинства других однодольных. Вследствие такого расположения семядоля злаков имеет форму плоского щитка, прижатого к эндосперму. Всасывающая функция щитка обеспечивается сильно специализированными клетками его поверхностного слоя. В отличие от большинства однодольных, почечка зародыша злаков обычно довольно сильно развита, имеет несколько листовых зачатков. Наружный колпачковидный листок почечки называют *колеоптилем*. Гипокотиль у злаков недоразвит; зародышевый корешок окружен специальным многослойным чехлом - *колеоризой*, которая при прорастании набухает и развивает на поверхности всасывающие волоски; корень пробивает ткань колеоризы, чтобы выйти наружу, в почву. Функциональное значение частей зародыша злаков, в общем, понятно - защита меристематических конусов нарастания колеоптилем и колеоризой. О происхождении и морфологической природе большинства зародышевых органов злаков существуют многочисленные, весьма противоречивые гипотезы.

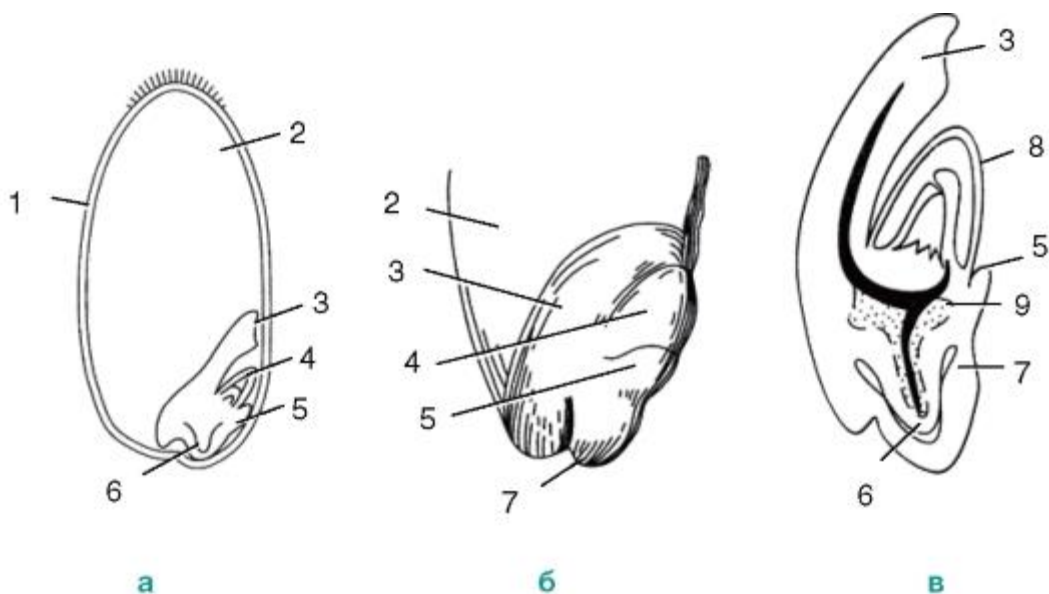


Рис. 7.21. Зерновка пшеницы: а - схема продольного разреза зерновки пшеницы; б - зародыш пшеницы после снятия покровов зерновки (объемное изображение); в - схема продольного разреза зародыша пшеницы; 1 - покровы зерновки; 2 - эндосперм; 3 - щиток; 4 - почечка; 5 - эпибласт; 6 - главный корень; 7 - колеориза; 8 - колеоптиль; 9 - придаточные корни

Проращение семян

Цветковые растения размножаются семенами, созревающими внутри плода. Однако во многих случаях (например, если плоды сухие односемянные) семена распространяются, не отделяясь от околоплодника. В таких случаях посевным материалом оказываются не семена, а плоды или их части. Если плоды срастаются между собой, то посевной материал морфологически представляет собой соплодие.

Для проращения семян (многих плодовых и дикорастущих древесных) обязателен период пониженных температур. Для более быстрого проращивания в условиях культуры семена таких растений подвергают стратификации - длительному выдерживанию при низкой температуре, во влажной среде и в условиях хорошей аэрации. Иногда покровы семени бывают водонепроницаемыми (у твердосеменных бобовых, косточковых плодовых). Такие семена подвергают скарификации - искусственному нарушению целостности покровов семени перетиранием, надрезанием, пропусканием через металлические щетки. Проращению 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.

Для проращения семян необходимы *вода* (ткани зрелых семян сильно обезвожены), *кислород* для дыхания и определенная *температура*, а иногда *свет*. Проращение семян - переход их от состояния покоя к росту зародыша и формированию проростка.

На первых этапах развития проросток питается органическими веществами, запасенными в семени, т.е. гетеротрофно. С появлением первого срединного листа проросток превращается в сеянец, который начинает самостоятельно синтезировать органические вещества. Однако некоторое время он еще продолжает пользоваться запасами семени, т.е. питание его на этом этапе смешанное. И только позже сеянец полностью переходит к автотрофному питанию. Проращение бывает *надземным* и *подземным*.

Надземное прорастание

Семядоли выносятся на поверхность, зеленеют и становятся первыми ассимилирующими листьями (рис. 7.22). Вынос семядолей над почвой у двудольных чаще происходит за счет удлинения гипокотилия (фасоль, тыква, клен) либо в результате разрастания черешков семядолей (аконит). Гипокотиль, выйдя на поверхность, выпрямляется и вытаскивает семядоли. При надземном прорастании однодольных (лука, вороньего глаза) выход семядоли на поверхность иной: за счет вставочного роста основания самой семядоли, которая петлеобразно изгибается и при отсутствии роста гипокотилия.

Подземное прорастание

Семядоли, как правило, сморщиваются и отмирают, не выходя на поверхность, остаются в почве и служат либоместилищем запасных питательных веществ, либо гаусторием, передающим их из запасяющих тканей проростку (горох, дуб, настурция, пшеница, кукуруза), а первыми ассимилирующими листьями становятся следующие за семядолями настоящие листья (см. рис. 7.22). При подземном прорастании рост гипокотилия ограничен и побег сразу начинает расти вверх.

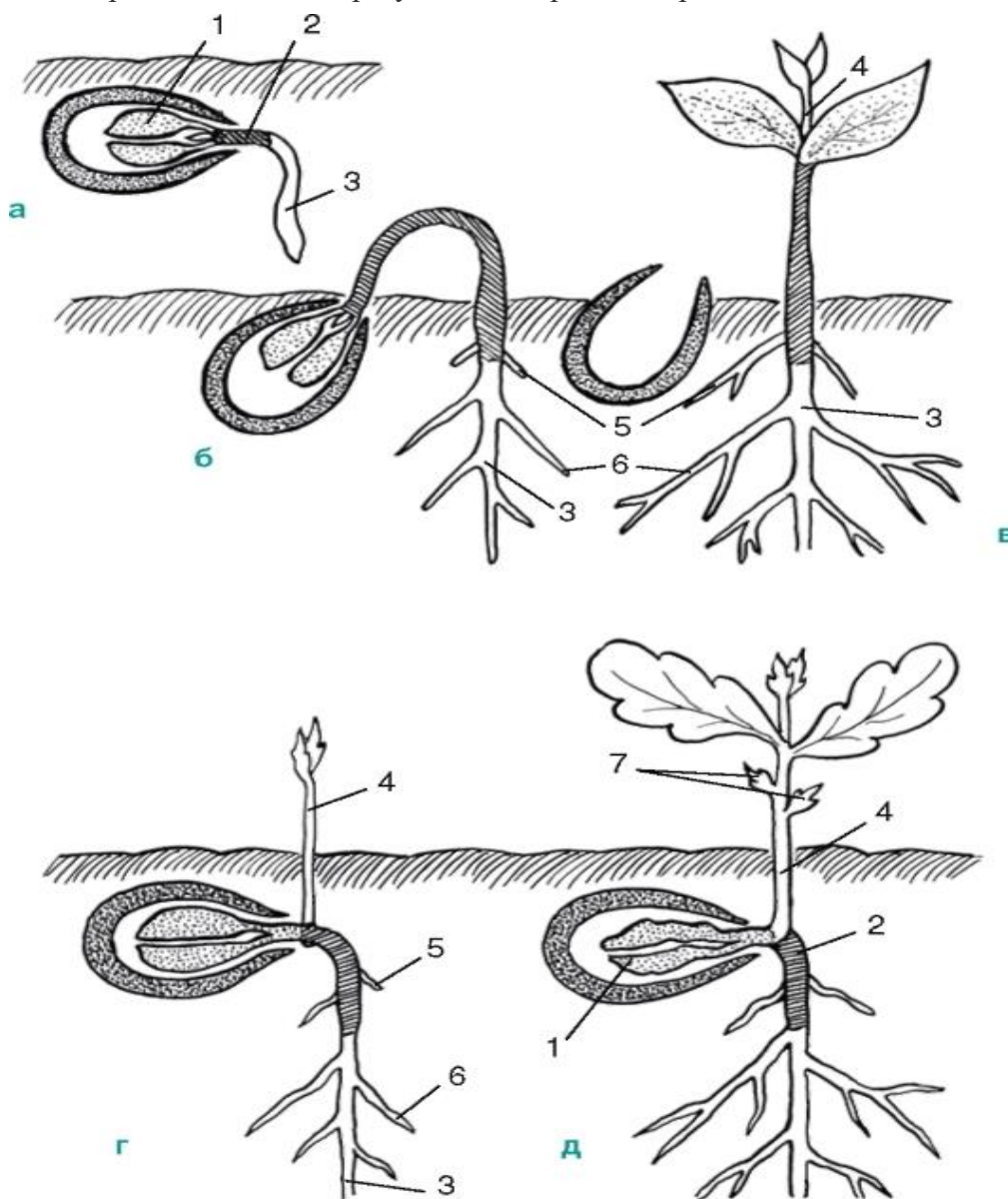


Рис. 7.22. Схема надземного и подземного прорастания двудольных растений: а - начало прорастания семени; б, в - этапы надземного прорастания; г, д - этапы подземного

прорастания; 1 - семядоли; 2 - гипокотиль (выделен черным цветом); 3 - главный корень; 4 - эпикотиль; 5 - придаточные корни; 6 - боковые корни; 7 - чешуевидные листья

Задания для самостоятельной подготовки

1. Дайте общую характеристику отдела Покрытосеменные растения.
2. Дайте определение понятию «цветок». Назовите основные части цветка (стеблевые, листовые и генеративные) и укажите их главные функции.
3. Перечислите составные элементы двойного и простого околоцветника. Приведите формулы цветков с двойным околоцветником (семейство Розоцветные) и простым околоцветником (семейство Лилейные).
4. Перечислите типы симметрии цветков. Нарисуйте схему строения актиноморфного и зигоморфного цветков.
5. Охарактеризуйте типы андроецев. Приведите строение тычинки.
6. Составьте соответствия:
 - Микроспорангии - это...
 - Мужской гаметофит - это...
 - Из вегетативной клетки пыльцы образуются.
 - Из генеративной клетки пыльцы образуются.
7. Охарактеризуйте типы гинецев. Приведите строение пестика.
8. Нарисуйте монокарпный гинецей и приведите формулу цветка из подсемейства Сливовые (сем. Розоцветные). Укажите положение завязи в цветке.
9. Нарисуйте ценокарпный гинецей и приведите формулу цветка из подсемейства Яблоневые (сем. Розоцветные). Укажите положение завязи в цветке.
10. Нарисуйте апокарпный гинецей и приведите формулу цветка из подсемейства Розовые (сем. Розоцветные). Укажите положение завязи в цветке.
11. Составьте соответствия:
 - Мегаспорангии - это...
 - Женский гаметофит - это...
12. Нарисуйте семязачаток с зародышевым мешком и укажите из чего образуются: а) зародыш; б) эндосперм; в) семенная кожура семени; г) перисперм семени.
13. Дайте определение понятию «соцветие». Назовите критерии классификации соцветий.
14. Приведите примеры простых и сложных ботрических соцветий (с применением рисунков).
15. Приведите примеры простых и сложных цимозных соцветий (с применением рисунков).
16. Дайте определение понятию «плод». Назовите критерии классификации плодов.
17. Перечислите плоды монокарпии, апокарпии, ценокарпии и псевдомонокарпии. Нарисуйте схему строения плода, обозначьте составляющие части.
18. Дайте определение понятию «семя». Перечислите типы семян.
19. Дайте определение понятию «зародыш». Перечислите его составные части.
20. Дайте сравнительную характеристику семян однодольного и двудольного растений. Нарисуйте семя злака и семя фасоли, обозначьте составляющие части.

Глава 8. ГЛАВНЕЙШИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ОТДЕЛА ЦВЕТКОВЫЕ - MAGNOLIOPHYTA

Отдел Цветковые (или Покрытосеменные) включает 2 класса, 12 подклассов, 533 семейства, около 13 родов и не менее 250 видов. Филогенетические отношения между главнейшими таксонами покрытосеменных - см. рис. 7.1.

КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ - DICOTYLEDONES, ИЛИ МАГНОЛИОПСИДЫ - MAGNOLIOPSIDA

Класс Двудольные состоит из 8 подклассов, 429 семейств, около 10 000 родов и не менее 190 000 видов.

Подкласс Магнолииды - Magnoliidae

Подкласс включает наиболее архаичные порядки покрытосеменных растений. Считается, что вымершие магнолииды дали начало всем прочим ветвям покрытосеменных. Как правило, магнолииды представлены древесными растениями; цветки обычно обоеполые, спиральные или гемициклические, с апокарпным гинецеем.

Порядок Магнолиецветные - Magnoliales

Порядок включает 3 наиболее архаичных семейства, из которых наибольший интерес представляет семейство Магнолиевые.

Семейство Магнолиевые - Magnoliaceae

Семейство включает около 14 родов и 230 видов, распространенных в субтропиках и тропиках и широко представленных в Юго-Восточной Азии (см. ниже паспорт семейства).

Жизненные формы - вечнозеленые деревья, реже кустарники. Листорасположение очередное. Листья простые цельные, цельнокрайние, реже лопастные, с прилистниками. У многих представителей прилистники срастаются в некоторое подобие капюшона, выполняя важную защитную функцию не только для пазушных, но и для верхушечных почек.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА МАГНОЛИЕВЫЕ
Количество родов — 14, видов — 230
Формулы цветков: $*P_9 A_n G_{\underline{\underline{2}}}$ — магнолия Суланжа (<i>Magnolia Soulangeana</i>); $*Ca_3 Co_n A_n G_{\underline{\underline{2}}}$ — магнолия крупноцветковая (<i>Magnolia grandiflora</i>)
Распространение — субтропики и тропики; центр разнообразия — Юго-Восточная Азия
Жизненные формы — деревья и кустарники, вечнозеленые, реже листопадные
Листья — простые цельные, цельнокрайние, реже лопастные, с прилистниками
Соцветия отсутствуют
Опыление — перекрестное жуками (кантарофилия) и самоопыление
Плоды — шишковидные, апокарпные; семена распространяются птицами, орешковидные плодики — ветром
Важнейший род — Магнолия (<i>Magnolia</i>)

Цветки крупные, одиночные, актиноморфные, ациклические или спироциклические, обоеполые, расположены на концах ветвей или в пазухах листьев с прицветниками. Околоцветник простой, обычно венчиковидный, яркоокрашенный, обычно в трехчленных кругах из 6 или большего числа листочков. Ось цветка сильно удлинена. Тычинок много, расположены по спирали; стаминодии отсутствуют. Гинецей, как правило, апокарпный, состоит из многих или нескольких плодолистиков, расположенных по спирали на коническом цветоложе. Плод состоит из нескольких листовок или орешков, часто шишкообразный. Семена с эндоспермом чаще на длинных семяножках.

Крупнейший в семействе род Магнолия (*Magnolia*) распространен по всему ареалу семейства и заходит даже в районы умеренного климата. На южных Курильских островах (Кунашир) встречается как редкость магнолия обратнойцевидная (*M. obovata*) - единственный дикорастущий вид семейства в России. В Крыму и на Кавказе часто разводят магнолию крупноцветковую (*M. grandiflora*), родина которой - юговосток США (рис. 8.1). У этой магнолии крупные кожистые вечнозеленые листья и белые душистые, с исключительно сильным ароматом цветы до 20 см в диаметре. Листочков околоцветника - 6, иногда 9 или 12. После цветения каждый из многочисленных пестиков превращается в листовку, тесно прирастающую брюшным швом к удлиненной оси цветка. В связи с этим вскрывание листовок происходит по спинному шву. Плод - многолистовка. Семена ягодообразные, ярко-красные, на длинных семяножках.

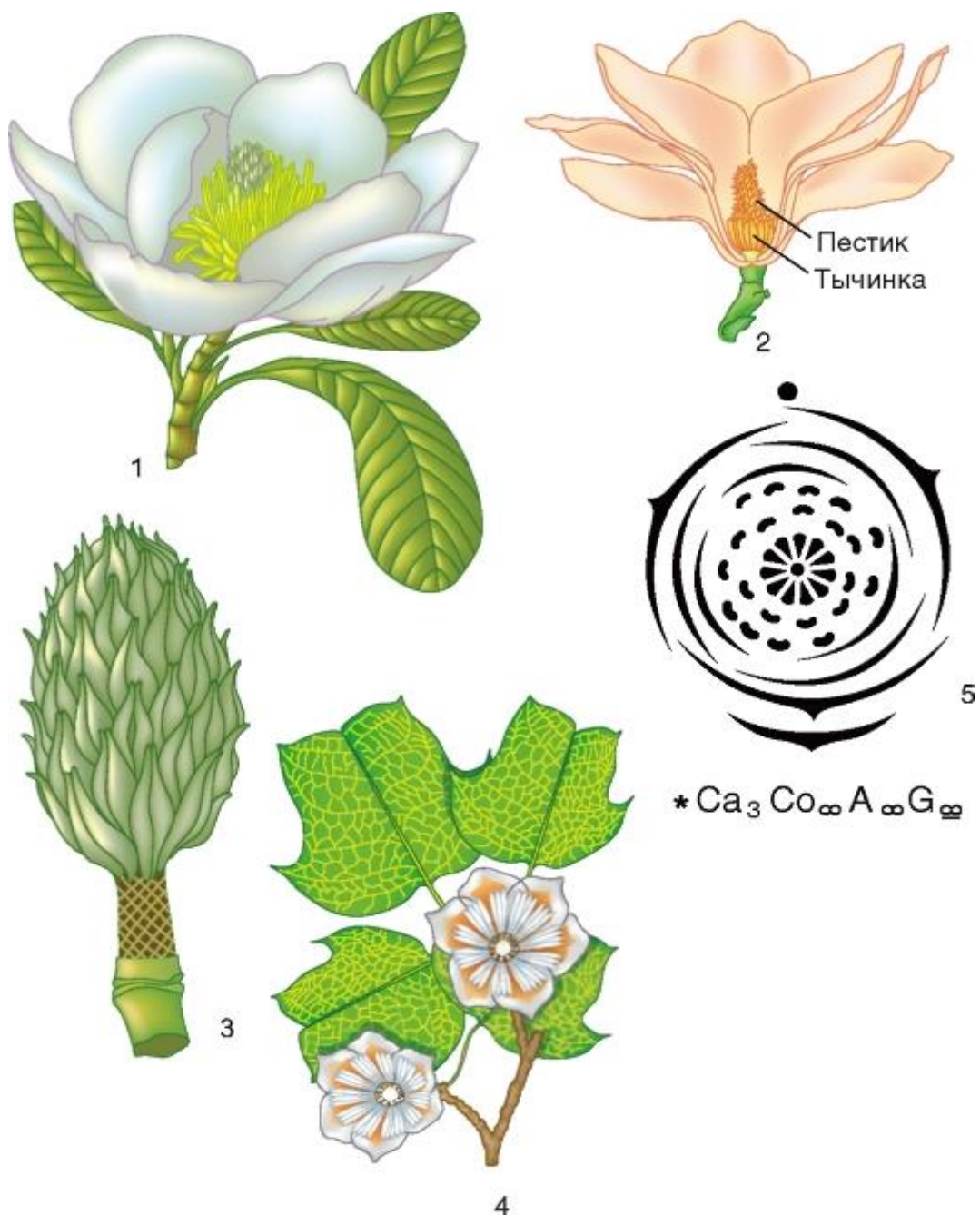


Рис. 8.1. Магнолиевые. Магнолия крупноцветковая (*Magnolia grandiflora*): 1 - побег с цветком; 2 - продольный разрез через цветок; 3 - плод; 4 - тюльпанное дерево - цветущая ветвь; 5 - диаграмма и формула цветка

Многие деревья зацветают перед распусканием листьев и представляют собой голые растения, без листьев, усыпанные крупными белыми, палевыми или ярко-розовыми цветами. Высокие декоративные качества магнолий позволили им занять прочное место в восточноазиатском искусстве.

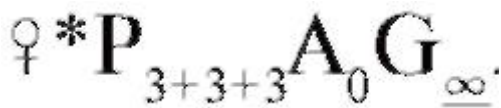
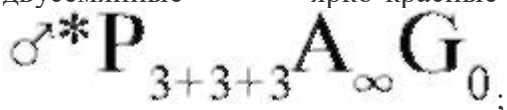
Особый интерес представляет тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*) - мощное, высотой до 30 м, как и *M. grandiflora*, родом с юго-востока США. Разводят во многих местах Черноморского побережья Кавказа. Его околоцветник, в отличие от других магнолиевых, строго трехчленный, состоит из 3 наружу отогнутых листочков и 6 листочков в 2 круга, направленных вперед и снабженных нектарниками. Все листочки венчиковидные, одинаково окрашенные, а цветки похожи на тюльпаны (отсюда и название). Как и у магнолий, в цветках тюльпанного дерева многочисленные тычинки и пестики сидят на удлинённой оси, но плоды тюльпанного дерева своеобразные. Вместо листовок образуются орешки, причем верхняя стерильная часть каждого пестика преобразуется в крыло длиной несколько сантиметров. При созревании плода крыло действует как приспособление для полета и распространения семян. Семейство Магнолиевые часто рассматривают как очень примитивное, имеющее филогенетические связи предков магнолиевых с беннетитами. К примитивным признакам семейства принадлежат: слабая дифференциация околоцветника и нестабилизированное количество его членов, листовидность и мясистость тычинок и апокарпный гинецей.

Порядок Бадьяновые - Illiciales

Порядок объединяет только 2 семейства - Бадьяновые (*Illiciaceae*) и Лимонниковые (*Schisandraceae*). Представители этих семейств обитают в Юго-Восточной и Восточной Азии и в восточной части Северной Америки.

Семейство Лимонниковые - Schisandraceae

Семейство объединяет 2 рода и 45 видов древесных лиан, обитающих в Восточной и Юго-Восточной Азии. Растения бывают как однодомными, так и двудомными. Характерная особенность лимонников - своеобразное удлинение цветоложа. После цветения цветоложе вытягивается и к моменту созревания плода (сочных листовок) приобретает вид гроздевидной кисти, на которой сидят ягодообразные одной двусемянные ярко-красные плодики. Формулы цветков:



. Кора имеет лимонный запах, а семена - специфический вкус. Плоды, помимо эфирного масла, содержат лигнаны, обуславливающие тонизирующее действие. Так, например, препарат из плодов лимонника китайского (*Schisandra chinensis*) используют в медицине (рис. 8.2).

Семейство Бадьяновые - Illiciaceae

Практическое значение из семейства бадьяновых имеет бадьян настоящий, или звездчатый анис (*Illicium verum*), - невысокое деревце или кустарник из Южного Китая. Его плоды - многолистовки - используют в медицине и кулинарии. Они содержат ароматичное летучее эфирное масло, по составу аналогичное маслу плодов аниса обыкновенного из семейства зонтичных.

Порядок Лавровые - Laurales

К порядку относят 11 семейств, обитающих в тропиках и субтропиках. Наибольшее практическое значение имеет семейство Лавровые.

Семейство Лавровые - Lauraceae

Лавровые - важнейшее тропическое семейство, включает 45 родов и около 2500 видов, распространенных в основном во влажно-тропических и горных субтропических лесах, особенно Центральной и Южной Америки и Юго-Восточной Азии (см. ниже паспорт семейства). На Кавказе произрастает только один вид - лавр благородный (*Laurus nobilis*).

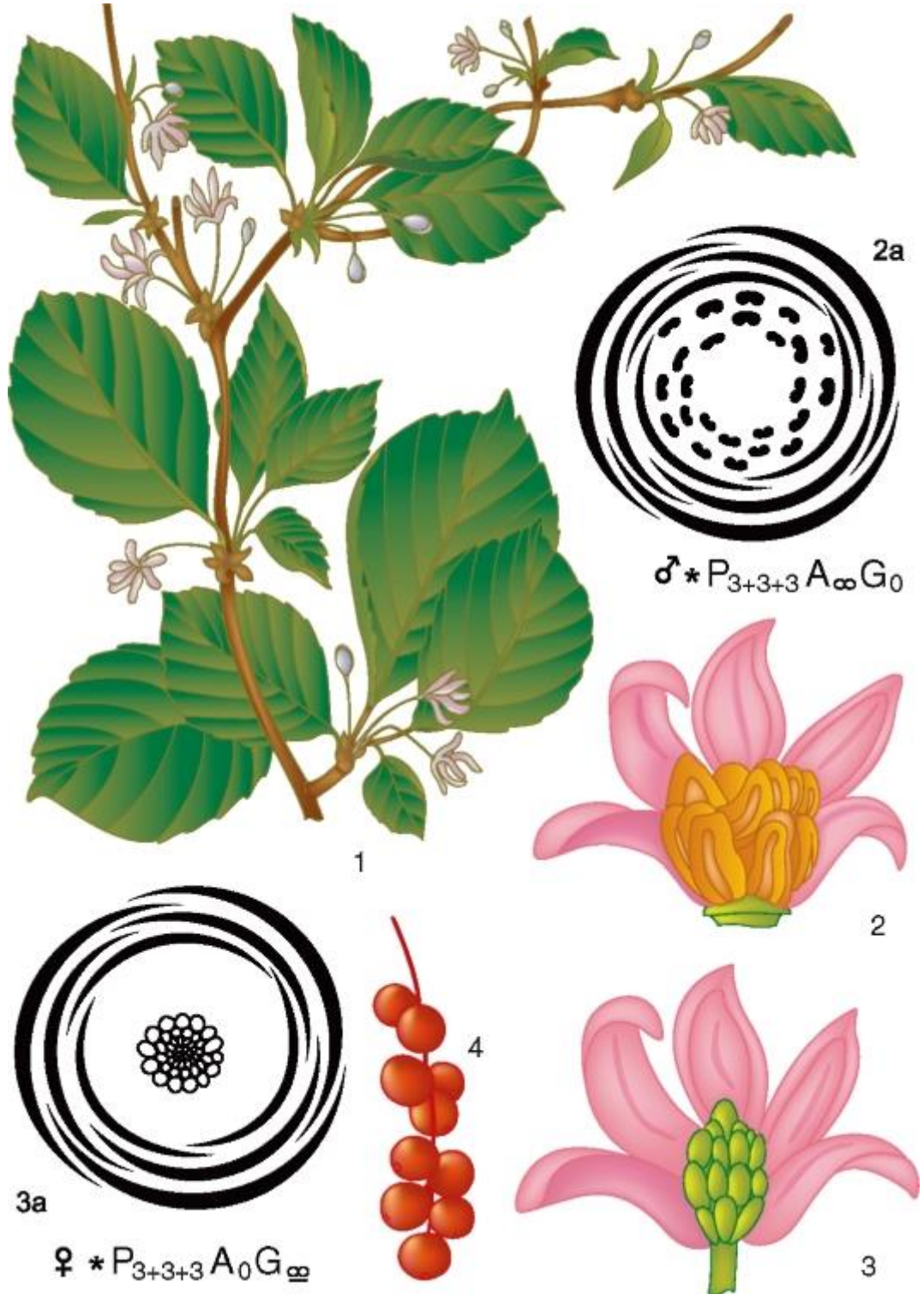


Рис. 8.2. Лимонниковые. Лимонник китайский (*Sehisanthera chinensis* (Turez.) Baill.): 1 - часть побега; 2 - продольный разрез через ♂ цветок (2а - диаграмма и формула цветка); 3 - продольный разрез через ♀ цветок (3а - диаграмма и формула цветка); 4 - плод

Жизненные формы - деревья, реже кустарники. Листорасположение очередное. Листья простые цельные, обычно вечнозеленые, без прилистников. Цветки циклические, белые или желтые, обоеполые, иногда раздельнополые, 3-, реже 2-членные. Околоцветник простой венчиковидный, построен обычно по формуле $*P_{2+2}$ или $*P_{3+3+3}$.

Андроцей триили тетрациклический, причем один или два внутренних круга часто превращены в стаминодии ($A_{3+3+3}St_3$). Тычинки имеют 4-8 пыльников, а при основании - нередко с желёзками. Гинецей состоит из 2-3 сросшихся плодолистиков. Часто выражен гипантий. Завязь верхняя, одногнездная. Столбик один с 1-3 рыльцами. Семязачаток всегда один, висячий. Плод - односемянная ягода или костянка, причем плод может быть и сухим. Очень характерна купула при основании плода. Если плод сухой, купула вместе с плодом напоминает желудь дуба. Семена без эндосперма, с крупным зародышем. Соцветия метельчатые. Характерно содержание слизей, эфирных масел, горьких веществ.

Согласно древнегреческому мифу, лесная нимфа Дафна, не желая стать женой бога поэзии и искусства Аполлона, превратилась в вечнозеленый лавр, в котором продолжало биться ее сердце. В память о прекрасной нимфе Аполлон сплел венок из лавра и отдал его людям как символ победы, славы и мира. В античной Греции лавровыми венками награждали победителей Олимпийских игр и называли их дафнофорами (от греч. *daphne* - лавр), и только позднее римляне стали называть победителей лауреатами, т.е. увенчанными лаврами. С лавром связано и известное выражение: «Почивать на лаврах».

Слово «бакалавр», которым обозначают первую ступень высшего образования, переводится с латинского как «ягода лавра».

К лавровым относится ряд растений, важных в экономическом отношении. Прежде всего это лавр благородный (*Laurus nobilis L.*) - средиземноморское дерево, широко культивируемое еще с древних времен (рис. 8.3). Вид разводят на Черноморском побережье Кавказа. Листья собирают в большом количестве и широко экспортируют как пряность. Плоды лавра, в противоположность плодам большинства представителей семейства, - суховатые костянки.

Еще большее значение из лавровых имеет род Коричник (*Cinnamomum*; 275 видов), распространенный в тропической Азии и Австралии. К нему относят вид *C. verum* - кустарник, широко культивируемый в Южной Индии и на Цейлоне. Во всех частях растения содержатся эфирные масла с неповторимым ароматом. На экспорт идет в основном кора. Два-три раза в год срезают ветви около 2,5 см толщиной, кору с них счищают и высушивают для дальнейшего использования. Из листьев получают эфирные масла для парфюмерной промышленности. Если растереть лист почти любого вида этого рода, можно почувствовать сильный запах эфирных масел.

К этому же роду относят лавр камфорный (*C. camphora L.*) - высокое дерево с сильно пахучими листьями, из которых получают ценное камфорное масло (камфору). Родина камфорного лавра - территория от Юго-Восточной Азии до Южной Японии на севере; но он хорошо растет и на Черноморском побережье Кавказа.

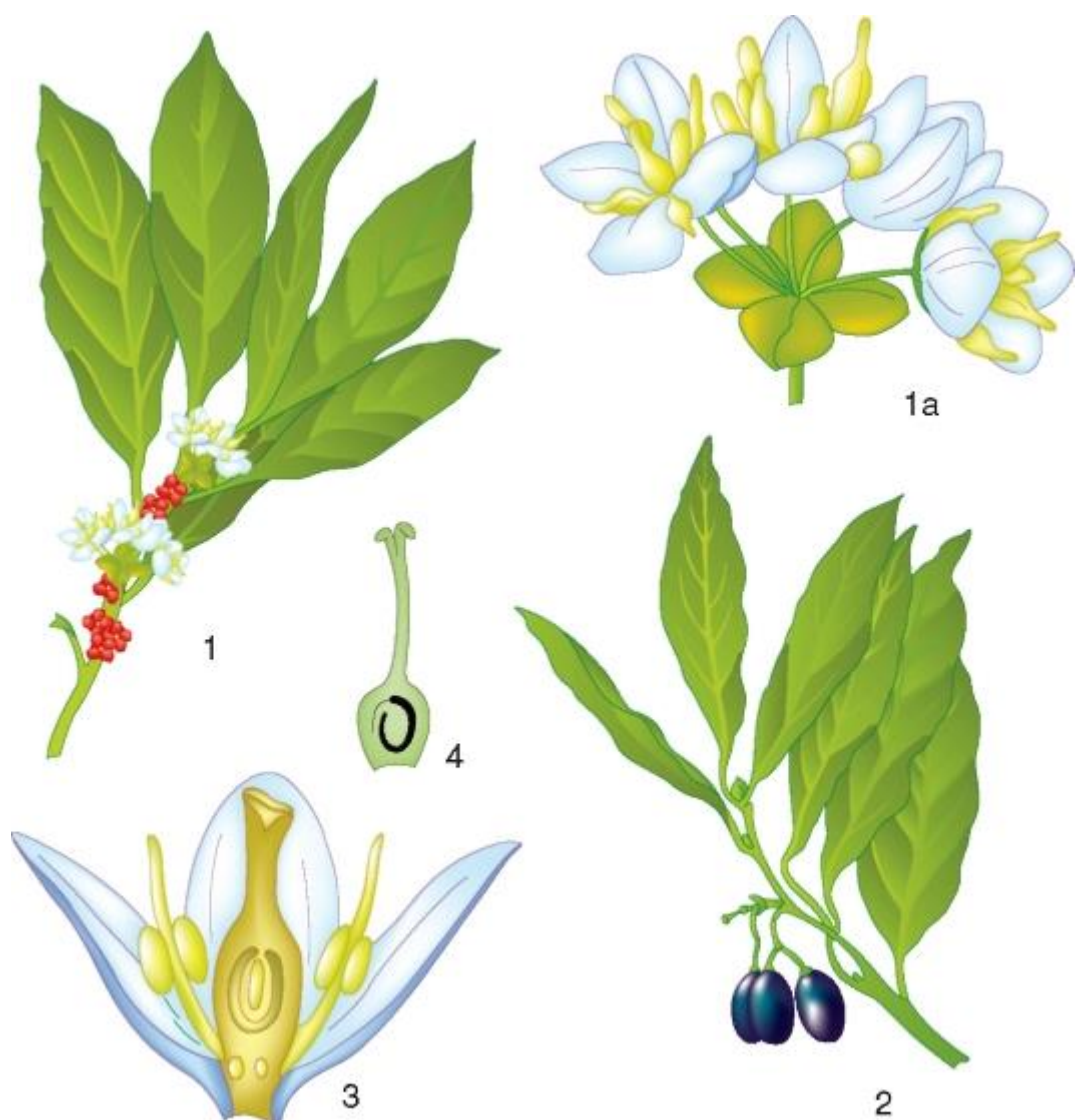


Рис. 8.3. Лавровые. Лавр благородный (*Laurus nobilis L.*): 1 - цветущая ветвь; (1a - увеличенный фрагмент ветви с плодами); 2 - ветвь с плодами; 3 - цветок в разрезе; 4 - пестик в продольном разрезе

Совершенно иное значение имеет авокадо (*Persea americana*) - дерево родом из Центральной Америки, широко культивируемое в тропиках и отчасти в субтропиках. Имеет грушевидные темно-зеленые плоды длиной до 20 см и массой до 600 г, совсем не сладкие, но исключительно богатые растительными маслами (до 30%).

Резко отличается от всех лавровых кассита нитевидная (*Cassytha filiformis*). Это паразитическое, совершенно бесхлорофильное растение, очень похожее на наши повилики. Ее цветки и односемянные плоды вполне соответствуют признакам семейства.

Порядок Перцевые - Piperales

Порядок включает два семейства, из которых важнейшее - перцевые (см. ниже паспорт семейства).

Семейство Перцевые - Piperaceae

Перцевые - одно из типичных для влажных тропиков семейств, причем многие представители его - лианы и эпифиты. Семейство включает 9 родов и 3100 видов, распространенных во влажных тропических лесах всего мира, особенно Америки и Меланезии.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ПЕРЦЕВЫЕ	
Количество родов — 9, видов — 3100	
Формула цветка: $*P_{\text{♂}} A_{1-10, \text{часть } 2-3} G_{(2-5), \text{часть } (3)}$	
Распространение — влажные тропические леса всего мира; многие в сухих местообитаниях — эпифиты	
Жизненные формы — многолетние травы, кустарники, одревесневающие лианы, реже деревья	
Листья — простые, цельнокрайние, обычно без прилистников, часто с дуговым жилкованием, очередные	
Соцветия — колосовидные	
Плоды — костянка (сухая или сочная)	
Важнейшие роды — Перец (<i>Piper</i>) и Пеперомия (<i>Peperomia</i>)	

Жизненные формы - травы, кустарники, часто вьющиеся лианы или реже небольшие деревья. Листорасположение очередное, с цельнокрайними листьями, обычно без прилистников, с дуговым жилкованием. Некоторые встречаются в трещинах скал, в сравнительно сухих местообитаниях, обладают мясистыми листьями с хорошо развитой водозапасающей гиподермой, т.е. имеют суккулентную структуру.

Цветки очень мелкие, невзрачные, собраны в густые колосья на концах побегов, в пазухах кроющих листьев, чаще обоеполые, реже раздельнополые. Околоцветника нет, тычинок 1-10 (чаще 2-3). Гинецей состоит из 2-5 сросшихся плодолистиков (часто из 3); пестик с 2-5 рыльцами и одногнездной завязью, с единственным семязачатком. Плод - мелкая костянка, сочная или сухая. Семена без эндосперма, с обильным периспермом и мелким зародышем.

Анатомическое строение стеблей совершенно нетипично для двудольных растений. У видов рода *Peperomia* сосудистые пучки рассеяны беспорядочно; у видов рода *Piper* они расположены в два круга (или более). Однако, в отличие от однодольных растений, камбий функционирует нормально. Характерны клетки, содержащие пиперин и камфору.

Основные роды семейства - Перец (*Piper*) и Пеперомия (*Peperomia*), насчитывающие по 600-700 видов. Виды *Peperomia* - травянистые растения, тогда как в роде *Piper* преобладают кустарники.

Перцевые - одно из важнейших семейств, дающих пряности. Так, виды рода *Piper* богаты алкалоидом пиперином. Наиболее известный из них перец черный (*P. nigrum L.*) - вьющийся кустарник с дугонервными яйцевидно-ланцетными листьями, родом с Малабарского побережья Индии (рис. 8.4). Культивируют во многих тропических странах; под названием «черный перец» продают незрелые плоды со сморщивающимися при высыхании наружными слоями перикарпия.

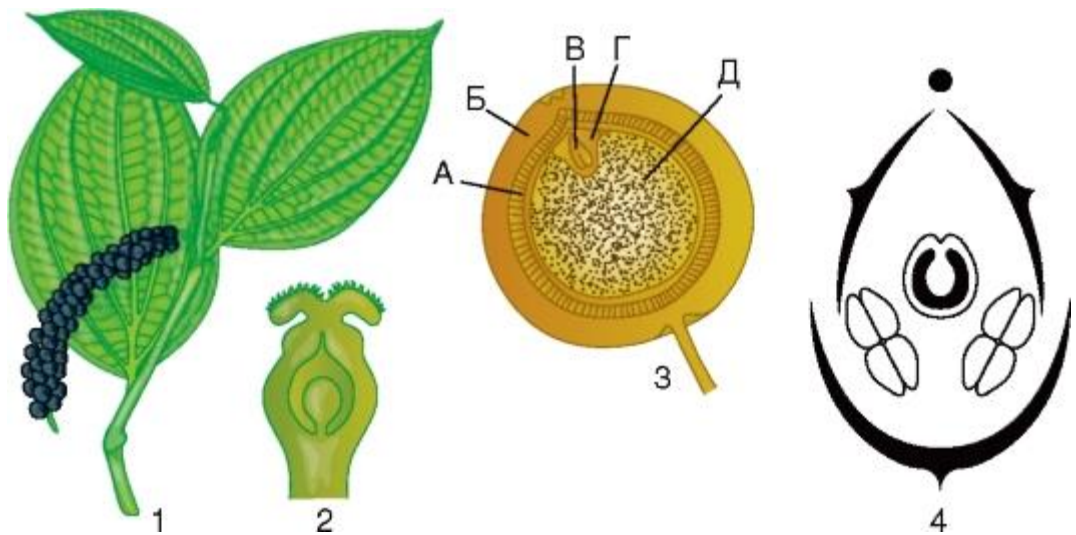


Рис. 8.4. Перцевые. Перец черный (*Piper nigrum* L.): 1 - плодоносящая ветвь; 2 - пестик в продольном разрезе; 3 - плод в продольном разрезе (А - эндокарпий; Б - мезокарпий; В - зародыш; Г - эндосперм; Д - перисперм); 4 - диаграмма цветка

В книгах об островах Тихого океана часто упоминается одурманивающий напиток кава, который готовят из пережеванных корней перца (*P. methysticum*). Считается, что слюна вызывает расщепление определенных смол.

В Юго-Восточной Азии и Меланезии большой популярностью пользовалась, а местами пользуется и поныне наркотическая жвачка - бетель, приготовленная из листьев перца бетель (*P. betle*), извести и орехов пальмы ареки.

Порядок Кувшинкоцветные, или Нимфейные - Nymphaeales

Порядок объединяет 3 семейства, из которых наиболее крупное и известное - Кувшинковые.

Семейство Кувшинковые - Nymphaeaceae

Кувшинковые - очень характерное и широко распространенное семейство, хорошо приспособленное к водным местообитаниям. Семейство включает 5 родов и около 70 видов, распространенных повсеместно (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КУВШИНКОВЫЕ	
Количество родов — 5, видов — около 70	
Формула цветка: $*C_4 C_{\infty} A_{\infty} G_{(2)}$	— кувшинка белоснежная (<i>Nymphaea candida</i>)
Распространение — пресноводные местообитания всех материков до зоны тундр	
Жизненная форма — гидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями и мощными корневищами	
Листья — простые цельные, плавающие, округлые, кожистые	
Соцветия отсутствуют	
Плоды — невскрывающаяся коробочка, сухая ягода	
Важнейшие роды — Кубышка (<i>Nuphar</i>), Виктория (<i>Victoria</i>), Кувшинка (<i>Nymphaea</i>)	

Жизненная форма - водные одно-, чаще многолетние укореняющиеся растения (на глубине до 4 м) с плавающими (округлыми черешковыми) или погруженными (обычно удлинёнными) листьями. Цветки правильные, обоеполые, с простым или чаще двойным околоцветником. Чашелистиков 3-4, свободных или при основании несколько сросшихся. Лепестки свободные, многочисленные. Встречаются переходные формы между лепестками и тычинками. Ось цветка удлинённая, плоская или в виде гипантия. Тычинок много (до 700), расположены они по спирали, часто листовидные. Гинецей ценокарпный, состоит из множества сросшихся плодолистиков. Завязь с сидячим щитовидным рыльцем,

бывает верхней (род Кубышка), полунижней (кувшинка) или нижней; семязачатков много. Плоды - ценокарпии, иногда ослизняющиеся или ягодообразные, без правильных способов вскрывания. Семена с эндоспермом и периспермом. Характерны воздушные каналы, идиобласты, членистые млечники. Наиболее распространены у нас кубышка желтая (*Nuphar lutea* (L.) Smith) с желтыми цветками и кувшинка, или водяная лилия (*Nymphaea candida* J. etc. Prest), с белыми необыкновенно красивыми цветками (рис. 8.5), для которой характерен постепенный переход от тычинок к лепесткам. У кубышки околоцветник простой, венчиков дный, а у кувшинки хорошо различимы чашечка и многолепестный венчик.

Помимо *N. candida*, к роду *Nymphaea* относится около 40 видов с белыми, розовыми и голубыми цветками. Листья рода Виктория (*Viktoria*) из Южной Америки совершенно округлые, с загнутыми вверх краями, достигают в диаметре 4 м и выдерживают нагрузку до 75 кг, что обеспечивается сетью мощных жилок (до 5 см шириной) и высотой листа. Имеют крупные цветы (не менее 20 см в диаметре), цветут 3 сут, открываясь каждый раз в предвечерние часы и закрываясь по утрам, причем их окраска изменяется за время цветения от почти белой до темно-карминово-красной.

Многие крупноцветковые виды служат украшениями оранжерей ботанических садов. Из корневища кубышки желтой получают медицинский препарат, обладающий бактерицидным и противозачаточным действием.

Порядок Лотосовые - Nelumbonales

Порядок включает единственное семейство - Лотосовые.

Семейство Лотосовые - Nelumbonaceae

Лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera*) (рис. 8.6) распространен в Австралии, Юго-Восточной Азии; в России на территории Астраханского заповедника и на двух небольших территориях Дальнего Востока находится под охраной государства. В Северном Прикаспии встречается лотос каспийский (*N. caspica*), а на Дальнем Востоке - лотос Комарова (*N. Comarovi*). Лотос желтый (*N. lutea*) распространен в теплых областях Америки. Сюда же относят и лотос египетский (*N. lotus*), цветки которого распускаются всегда вечером и закрываются на следующий день около 11 ч утра. Многие другие виды семейства лотосовых цветут по ночам, но в разное время.

Все виды лотосовых представляют собой земноводные корневищные растения с характерными округлыми пельтатными (щитовидными) листьями, возвышающимися на длинных черешках. Имеются у лотоса и подводные вытянутые листья. Розовые (*N. nucifera* и др.) или желтые (*N. lutea*) цветки лотосов достигают 30 см в диаметре. Это одиночные цветки, расположенные на длинных цветоножках. Цветки обоеполые, с двумя чашелистиками и многими лепестками и тычинками. Многочисленные свободные плодолистики погружены в расширенное цветоложе. Плод - погруженный многоорешек.



Рис. 8.5. Кувшинковые. Кувшинка белоснежная (*Nymphaea candida*): а - общий вид растения; б - цветок в разрезе; в - диаграмма и формула цветка

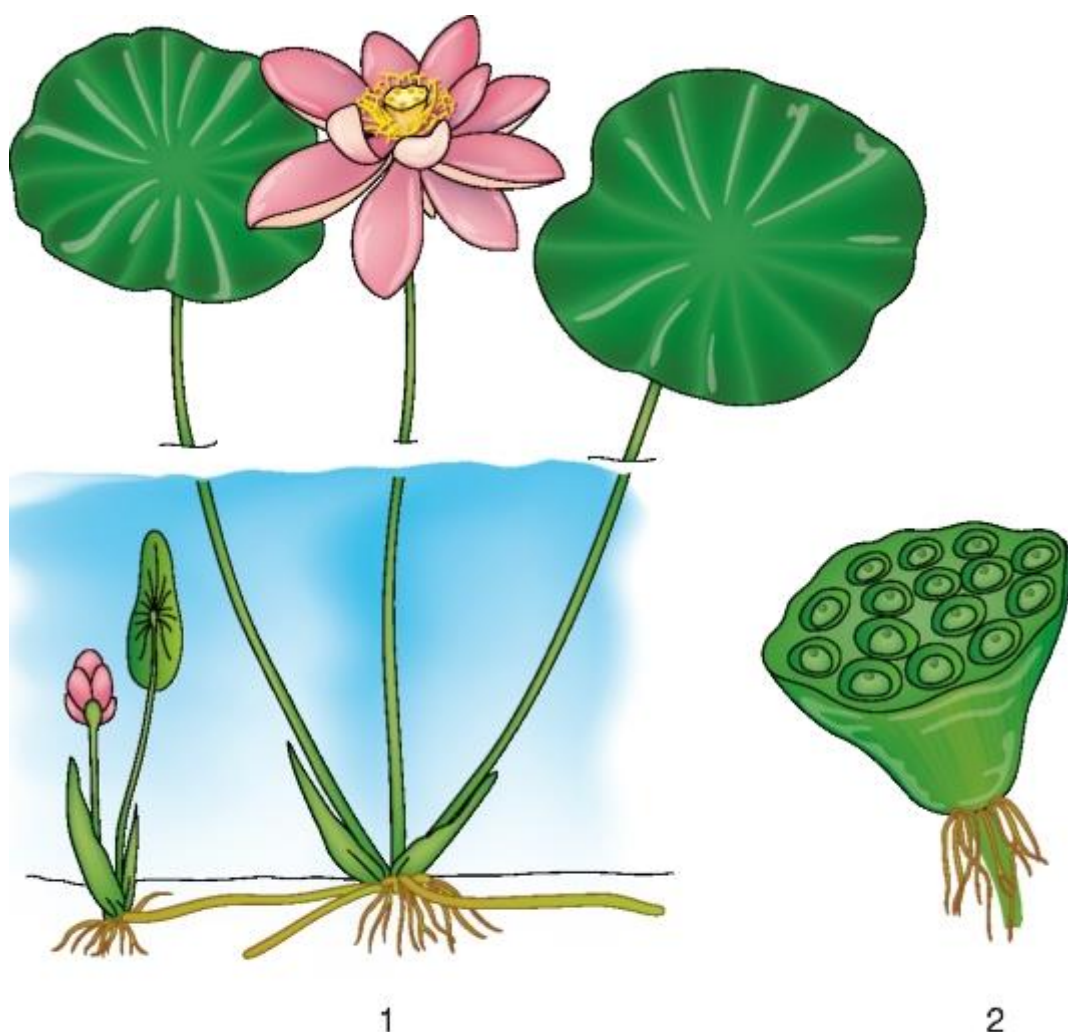


Рис. 8.6. Лотосовые. Лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera*): 1 - цветущее растение; 2 - плод

Лотосы как декоративные и культовые растения известны в разных культурах с древнейших времен. В районах массового произрастания лотос - пищевое растение: его съедобные клубни богаты крахмалом, сахарами и жиром. Например, в Китае, Японии, Индии семена и корневища лотоса используют для изготовления муки, крахмала, сахара и масла. Из корневищ лотоса варят суп, а также используют их как гарнир. Зерна едят засахаренными в виде лакомства; в Восточной Азии их добавляют в пирожные. Китайцы употребляют в пищу тычинки лотоса, его стебель, корневища, считая, что они возвращают старикам молодость.

Подкласс Ранункулиды - Ranunculidae

Подкласс объединяет 4 порядка и 13 семейств. Ниже рассмотрены представители 3 порядков: Лютикоцветные, Маковые, Пионовые.

Порядок Лютикоцветные - Ranunculales

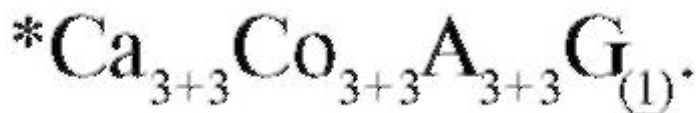
К порядку Лютикоцветные относят 8 из 13 семейств подкласса. Наибольшее хозяйственное значение имеют семейства Барбарисовые и Лютиковые.

Семейство Барбарисовые - Berberidaceae

В семейство входит 14 родов и около 650 видов, распространенных в областях умеренного и субтропического климата северного полушария. Например, барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris* L.) растет в светлых лесах юга России, а также

культивируется в качестве декоративного кустарника. Среди барбарисовых немало и многолетних трав. Листья у барбарисовых простые или сложные, часть их видоизменена в острые колючки. Цветки мелкие, актиноморфные, с двойным циклическим околоцветником, собраны большей частью в кисти. Чашечка и венчик 3-, реже 2-членные. Лепестки при основании часто имеют нектарники. Тычинки расположены в два круга, а гинецей монокарпный, с двумя или многими семязачатками. Завязь верхняя, рыльце расширенное, почти сидячее.

Формула цветка на примере барбариса обыкновенного (рис. 8.7):



Плод - монокарпий в виде красной продолговатой съедобной специализированной ягоды.

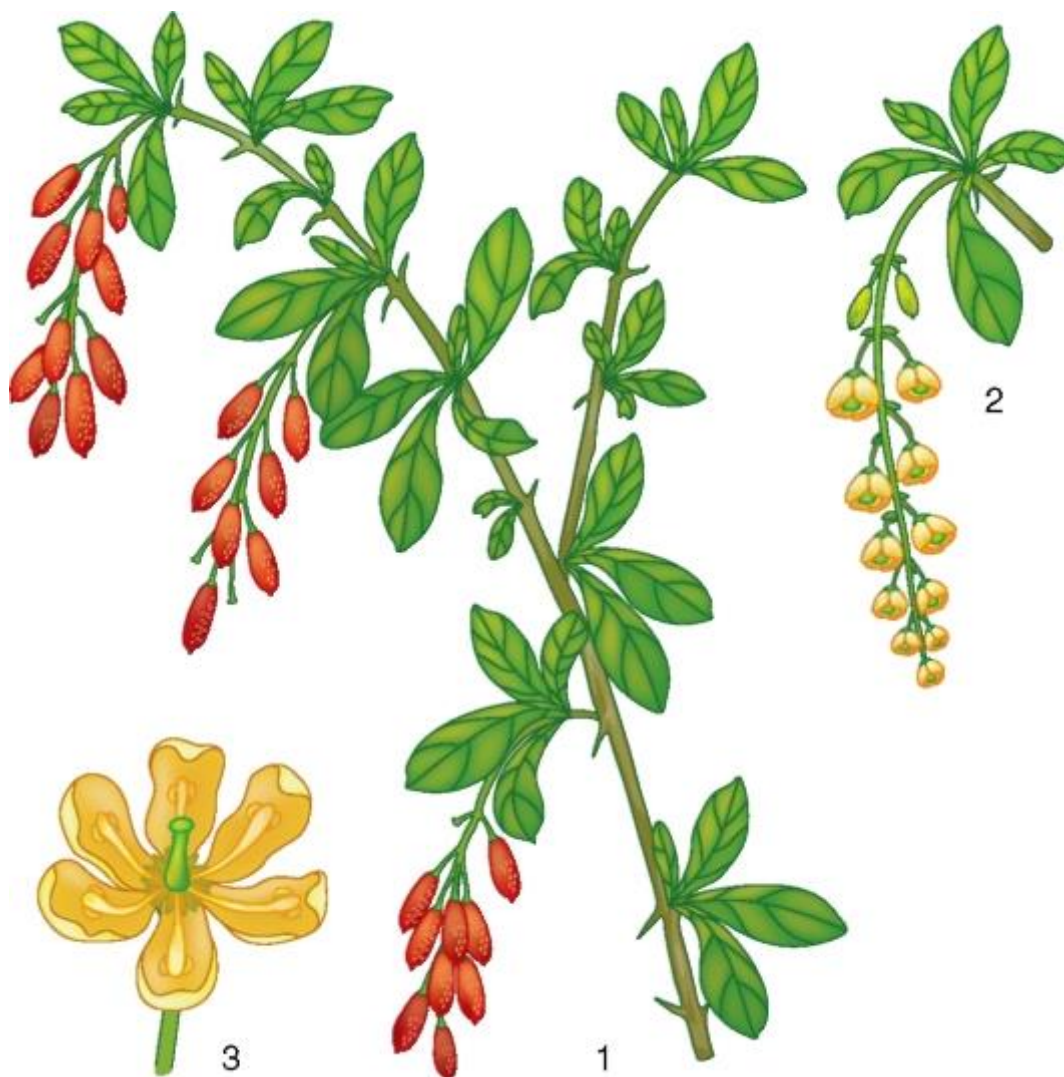


Рис. 8.7. Барбарисовые. Барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris* L.): 1 - побег с плодами; 2 - побег с цветками; 3 - цветок

Некоторые виды специально культивируют для получения плодов, широко используемых в пищевой промышленности. У представителей семейства найден алкалоид - желтый берберин, используемый в медицинской практике. Препараты из корней и корневищ подофила щитовидного (*Podophyllum peltatum*) обладают противоопухолевым действием.

Семейство Лютиковые - Ranunculaceae

Семейство включает около 66 родов и почти 2000 видов, произрастающих в основном в холодных, умеренных и субтропических районах северного полушария, часто в горах; очень немногие виды, главным образом из рода Ломонос (*Clematis*), растут в тропиках (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЛЮТИКОВЫЕ
Количество родов — около 66, видов — почти 2000
Формулы цветков: $*C_3C_5A_cG_{\infty}$ — лютик ползучий (<i>Ranunculus repens</i>); $*C_3C_{5-12}A_{cl}G_{\infty}$ — чистяк весенний (<i>Ficaria verna Huds</i>); $\uparrow C_3C_0A_{cl}G_1$ — живокость полевая (<i>Delphinium consolida</i>); $*P_5A_cG_{\infty}$ — калужница болотная (<i>Caltha palustris</i>); $\uparrow C_3C_2A_cG_2$ — борец высокий (<i>Aconitum septentrionale</i>)
Распространение — луговые и лесные растения умеренных и холодных зон в основном северного полушария
Жизненные формы — многолетние травы, реже кустарники, полукустарники, лианы, редко одно- и двулетние травы
Листья — простые, различной степени расчлененные, без прилистников
Соцветия — извилина, кисть, одиночные цветки
Плоды — однолистовка, многоорешек, многолистовка
Важнейшие роды — Горичвет (<i>Adonis</i>), Акони́т (<i>Aconitum</i>), Ветреница (<i>Anemone</i>)

Жизненные формы - многолетние травы (есть среди них розеточные формы), редко полукустарники, невысокие кустарники или лианы. Листорасположение очередное. Листья простые цельные или рассеченные, без прилистников, но нередко встречаются и цельные листья, например, у чистяка (*Ficaria verna Huds*). Цветки обоеполые, ациклические или циклические, актиноморфные, реже зигоморфные. Околоцветник разнообразный, простой или двойной, характерны стаминодии - нектарники и органы, промежуточные между стаминодиями и лепестками. Тычинок много или несколько. Для лютиковых очень характерны нектарники, в своем происхождении связанные с тычинками. Гинецей апокарпный (число плодолистиков - от трех до бесконечности) или реже монокарпный. Завязь одногнездная, верхняя. Семязачатки в различном количестве (вплоть до одного), вдоль брюшного шва. Плоды - монокарпии и апокарпии из листовок или орешков. Семена с эндоспермом и мелким зародышем. Соцветия разнообразные - цимозные, ботрические, реже одиночные. Лютиковые - энтомофильные растения.

У лютиковых наблюдается обширное разнообразие в строении цветков. Наиболее примитивными считают актиноморфные цветки с простым околоцветником из неопределенного количества членов, большим числом тычинок и пестиков на сильно выпуклой оси. Примером может служить купальница европейская (*Trollius europaeus*) с пальчато-раздельными листьями и крупными ярко-желтыми цветами. Все части цветка купальницы расположены по спирали. Между листочками околоцветника и андроцеом расположены несколько похожих на тычинки стаминодий. Лепестки некоторых лютиковых могли возникнуть в процессе эволюции из таких стаминодиев. У *T. europaeus* стаминодии одновременно и нектарники. В настоящее время купальница европейская встречается все реже и реже в средней полосе из-за истребления ее в целях продажи (на букеты).

Один из самых крупных и широко известных - род Лютик (*Ranunculus*), 400 видов которого распространены от арктических тундр до субтропиков (рис. 8.8). Лепестки имеют нектарные ямки, прикрытые специальной чешуйкой и расположенные по кругу, остальные части цветка расположены по спирали. Лютики опыляются насекомыми из отрядов двукрылых и жуков, но некоторые группы лютиков перешли к апомиксису. Роды Акони́т, или Борец (*Aconitum*), и Живокость (*Delphinium*) опыляются исключительно перепончатокрылыми и имеют весьма специализированные цветки. У однолетних

живокостей зигоморфные цветки со шпорцами, единственный пестик сочетается со спиральным расположением околоцветника и андроея.

К ветроопылению перешел род Васелистник (*Thalictrum*), большинство видов которого - высокие травы с дважды и трижды перисто-рассеченными листьями и метельчатыми соцветиями из очень большого количества цветков. Околоцветник у васелистников простой, мелкий и невзрачный. Тычинки, напротив, на длинных нитях, с ярко-желтыми или фиолетовыми пыльниками. Нектарники у многих представителей отсутствуют. Пестики, как и тычинки, имеются в неопределенном количестве, но их, как

$$(*P_4 A_\infty \underline{G_{5-8}})$$

правило, меньше

У лютиковых обычно различают два подсемейства.

1. Подсемейство Зимовниковые (*Helleboroideae*). Плоды из листовок, в цветках есть нектарники. К ним относятся купальница (*Trollius*), аконит (*Aconitum*), живокость (*Delphinium*) и др. Формирование двойного околоцветника происходило, по-видимому, за счет образования лепестков из стаминодиев, т.е. лепестки тычиночного происхождения.

2. Подсемейство собственно Лютиковые (*Ranunculoideae*). Плоды многоорешковые. К ним относят лютик (*Ranunculus*), васелистник (*Thalictrum*), ветреницу (*Anemone*) (рис. 8.9) и др. Формирование двойного околоцветника происходило, вероятно, за счет образования чашелистиков из верхних вегетативных листьев. Таким образом, и лепестки, и чашелистики имеют листовую природу.

Среди лютиковых есть ряд важнейших лекарственных растений. Здесь на первом месте стоит адонис весенний (*Adonis vernalis L.*) - важнейшее средство при сердечно-сосудистой недостаточности. Лютиковые богаты веществами вторичного метаболизма: алкалоидами, сердечными гликозидами, цианогликозидами, флавоноидами и т.д. Подавляющее большинство лютиковых - ядовитые растения, особенно ядовиты некоторые среднеазиатские виды борцов (аконитов). Из них получали, например, яд для стрел. Классическое гомеопатическое средство «Аконит» основано на алкалоидах видов *Aconitum*. В медицине до самого последнего времени использовали также клопогон даурский (*Cimicifuga dahurica*) и васелистник вонючий (*Thalictrum foetidum*). Многие виды семейства декоративны (акониты, живокости, чернушка). В садах часто можно встретить водосборы (аквилегии), ветреницы. Особенно эффектны крупноцветные виды рода Ломонос (*Clematis*), в том числе вьющиеся.

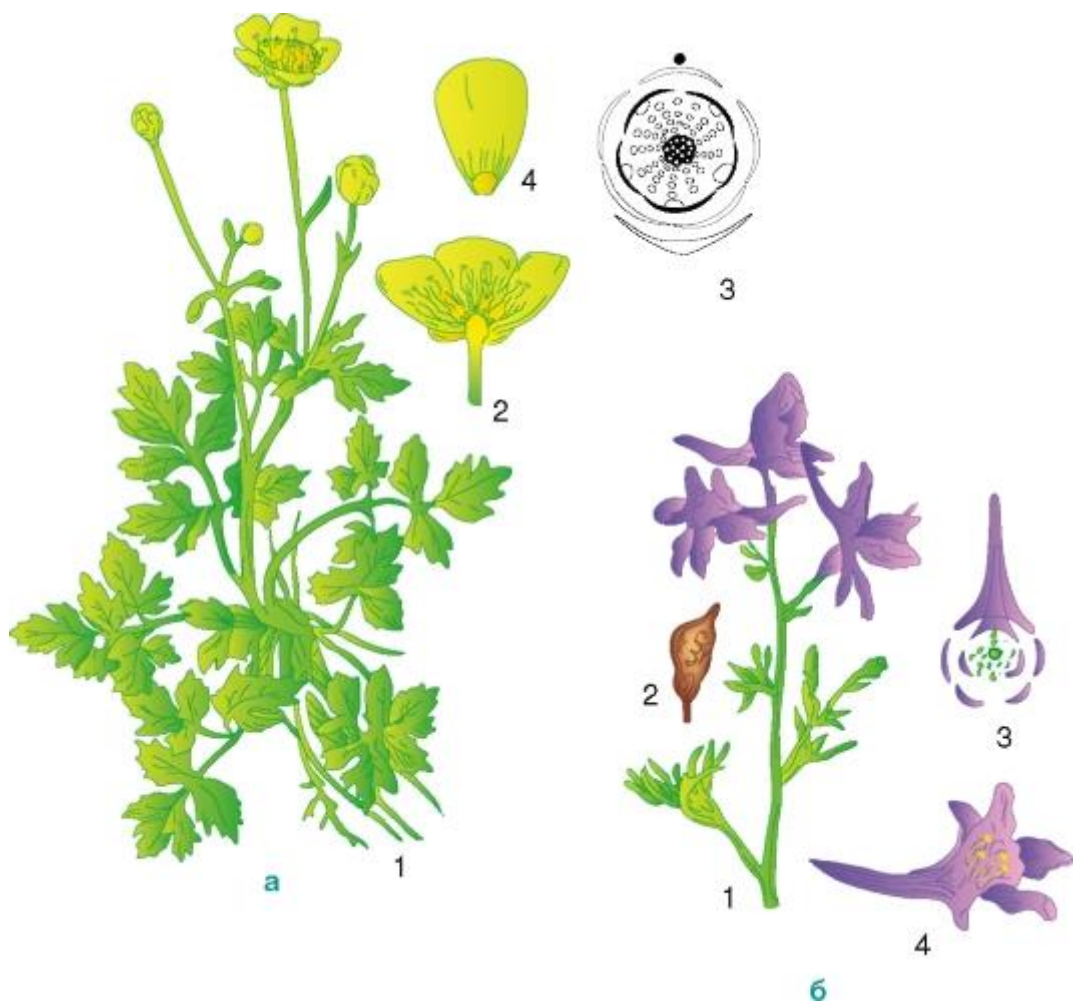


Рис. 8.8 Лютиковые: а - лютик ползучий (*Ranunculus repens*): 1 - цветущее растение; 2 - цветок в продольном разрезе; 3 - лепесток с нектарником; 4 - диаграмма цветка; б - живокость полевая (*Delphinium consolida*): 1 - общий вид растения; 2 - цветок в разрезе; 3 - плод - листовка; 4 - диаграмма цветка

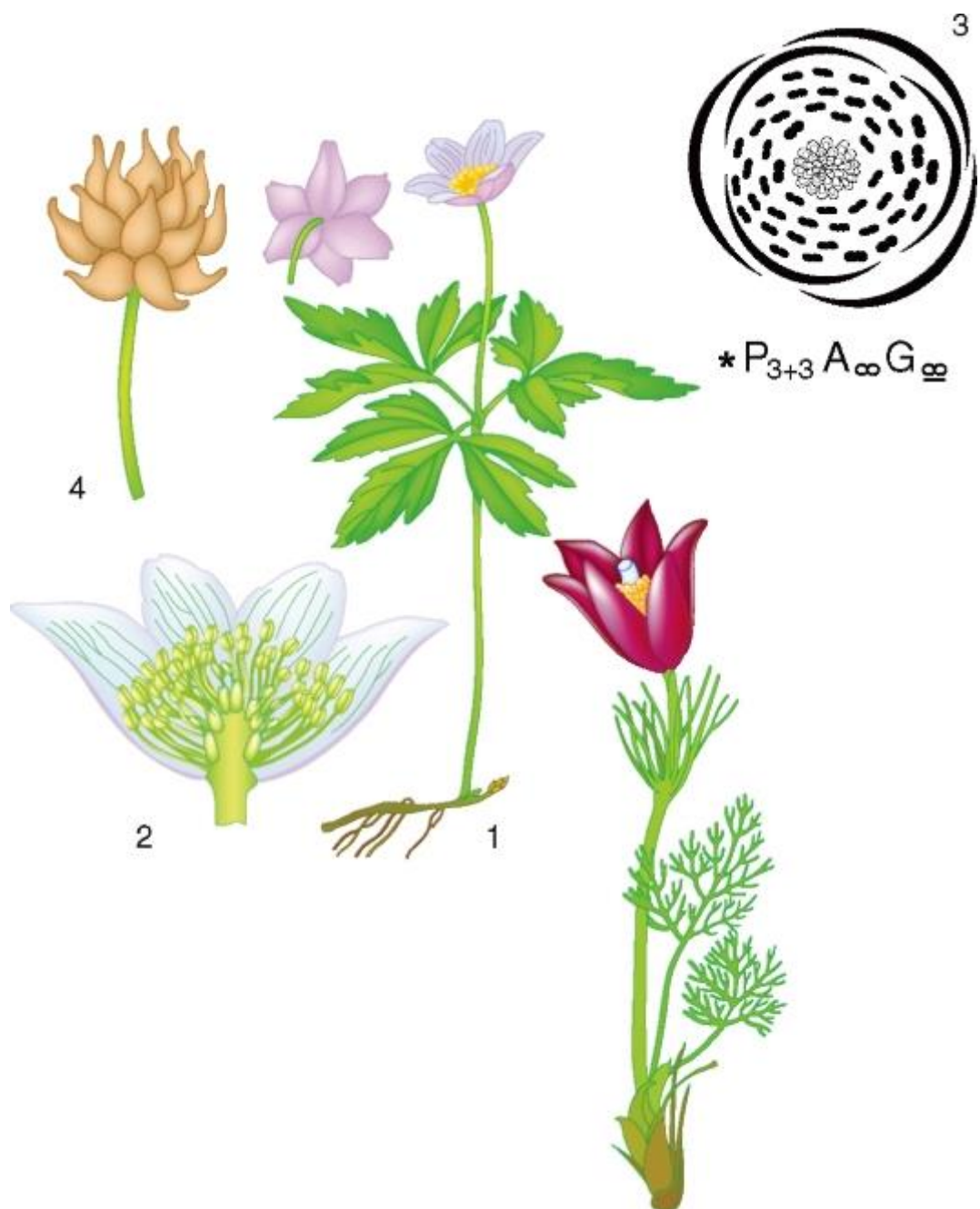


Рис. 8.9. Лютиковые. Ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*):: 1 - цветущее растение; 2 - цветок в разрезе; 3 - диаграмма и формула цветка; 4 - плод

Порядок Макоцветные - Papaverales

В порядок входят 3 близких семейства: Маковые (*Papaveraceae*), Дымянковые (*Fumariaceae*) и Гипекойные (*Hypnaceae*), нередко объединяемые в одно семейство (Маковые). У дымянковых и гипекойных число тычинок равно 4 или 6, в отличие от маковых, у которых их множество.

Гипекойные, и прежде всего род Гипекоум (*Hypocistis*), богаты алкалоидами, что делает их перспективными в отношении медицинского применения. Роды дымянковых Хохлатка (*Corydalis*) и Дицентра (*Dicentra*), например «разбитое сердце» (*D. spectabilis*), весьма декоративны.

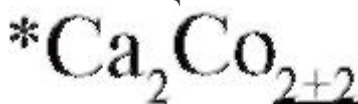
Семейство Маковые - Papaveraceae

Семейство объединяет 26 родов и около 250 видов, распространенных главным образом в умеренных и субтропических районах северного полушария (см. ниже паспорт семейства).

Жизненные формы - травы, реже полукустарники или кустарники, очень редко - небольшие деревья. Листорасположение очередное. Листья простые, сильно рассеченные, реже цельные, без прилистников.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА МАКОВЫЕ	
Количество родов	— 26, видов — около 250
Формулы цветков:	*Ca ₂ Co ₂₊₂ A ₀ G _(∞) — мак самосейка; *Ca ₂ Co ₂₊₂ A ₀ G ₍₂₎ — чистотел весенний
Распространение	— Евразия и Северная Америка, но редко встречаются или отсутствуют в Африке, Австралии и Южной Америке
Жизненные формы	— многолетние травы, реже кустарники, полукустарники, лианы, редко одно- и двулетние травы
Листья	— простые, очередные, без прилистников, часто более или менее рассеченные
Соцветия	— извилина, кисть, одиночные цветки
Плоды	— коробочка различной формы (вскрывающаяся порами в верхней ее части), стручковидная коробочка (вскрывающаяся створками)
Важнейшие роды	— Чистотел (<i>Chelidonium</i>), Мак (<i>Papaver</i>)

Цветки актиноморфные, обоопольные, часто крупные, одиночные на верхушках побегов или собраны в соцветия разного типа. Цветки более или менее циклические, 2-3-



членные, соответствуют формуле $*Ca_2Co_{2+2}$. Околоцветник двойной. Чашечка из 2 чашелистиков, опадающих при раскрытии цветка. Лепестков 4 или 5, расположенных в 2 круга. Тычинки свободные, многочисленные, располагаются в нескольких кругах. Гинецей ценокарпный, состоит из двух либо нескольких сросшихся плодолистиков; завязь верхняя, семязачатки многочисленные. Рыльца сидячие, крупные, лопастные; количество лопастей соответствует числу плодолистиков.

Плод ценокарпный - коробочка различной формы, вскрывающаяся створками или порами в верхней части, либо стручковидная, как у чистотела весеннего (*Chelidonium majus*) - распространенного растения с желтыми цветками и оранжевым млечным соком (рис. 8.10). Семена с эндоспермом и мелким зародышем.

подавляющее большинство маковых - насекомопопьяляемые растения. Анемофильны виды родов Боккония (*Bocconia*) и Маклея (*Macleaya*).

Мак, Чистотел и другие роды с правильными цветками относят к подсемейству собственно Маковые (*Papaveroideae*). К маковым принадлежит одно из известнейших растений - мак опийный (*Papaver somniferum*), в настоящее время распространенный только в культуре. У представителей семейства имеется млечный сок (латекс) - желтый, белый или цветной. Латекс содержится в хорошо развитой системе секреторных канальцев или млечников. Млечный сок, добываемый в основном из незрелых коробочек мака, содержит ряд алкалоидов, очень ценных в медицине: морфин, наркотин, кодеин и др. В малых количествах опиум (в основном его составная часть - морфин) вызывает приятное возбуждение, в больших - галлюцинации, нередко приводящие к параличу нервной системы. Зрелые семена мака, применяемые в кондитерской промышленности, совершенно не содержат морфина.



Рис. 8.10. Маковые. Чистотел большой (*Chelidonium majus*): 1 — цветущее растение; 2 — плод

Порядок Пионовые - Paeoniales

Порядок включает единственное семейство - Пионовые, представленное единственным родом - Пион (*Paeonia*).

Семейство Пионовые - Paeoniaceae

Род Пион насчитывает более 40 видов, встречаемых в субтропической и умеренной зоне Евразии и Северной Америки. Такие виды, как, например, марьин корень (*P. anomala*), пион тонколистный (*P. tenuifolia*) (рис. 8.11) и пион белоцветковый (*P. lactiflora*), произрастают и в России. Среди хорошо известных травянистых форм встречаются и кустарниковые, так называемые древовидные пионы - декоративные растения садов и парков.

Цветки у пионов очень крупные, чаще одиночные, верхушечные, обоеполые и актиноморфные. Околоцветник состоит из 5 зеленых жестких чашелистиков и 5 (10-12) крупных, яркоокрашенных лепестков венчика. Тычинок много; гинецей апокарпный, состоит из 2-5 плодолистиков. Плод - многолистовка.

Многие пионы представляют собой ценные лекарственные растения. Так, в качестве успокаивающего средства используют настойку корней марьяна корня. Корни некоторых видов пиона раньше употребляли как приправы к мясным блюдам, а плоды - как заменитель чая.

Семенное и вегетативное возобновление пионов протекает очень медленно, и поэтому в настоящее время на основе дикорастущих видов создано большое количество разнообразнейших сортов. В культуре такие растения могут жить без пересадки и обильно ежегодно цвести более 100 лет.

Подкласс Кариофиллиды - Caryophyllidae

В подкласс входят 3 порядка. Ниже рассмотрены порядки Гвоздичные и Гречишноцветные. Среди них преобладают травы и полукустарники. Гинецей, как правило, ценокарпный. У более примитивных форм плодолистики еще остаются свободными, что сближает их с представителями подкласса ранункулид и даже магнолиид.

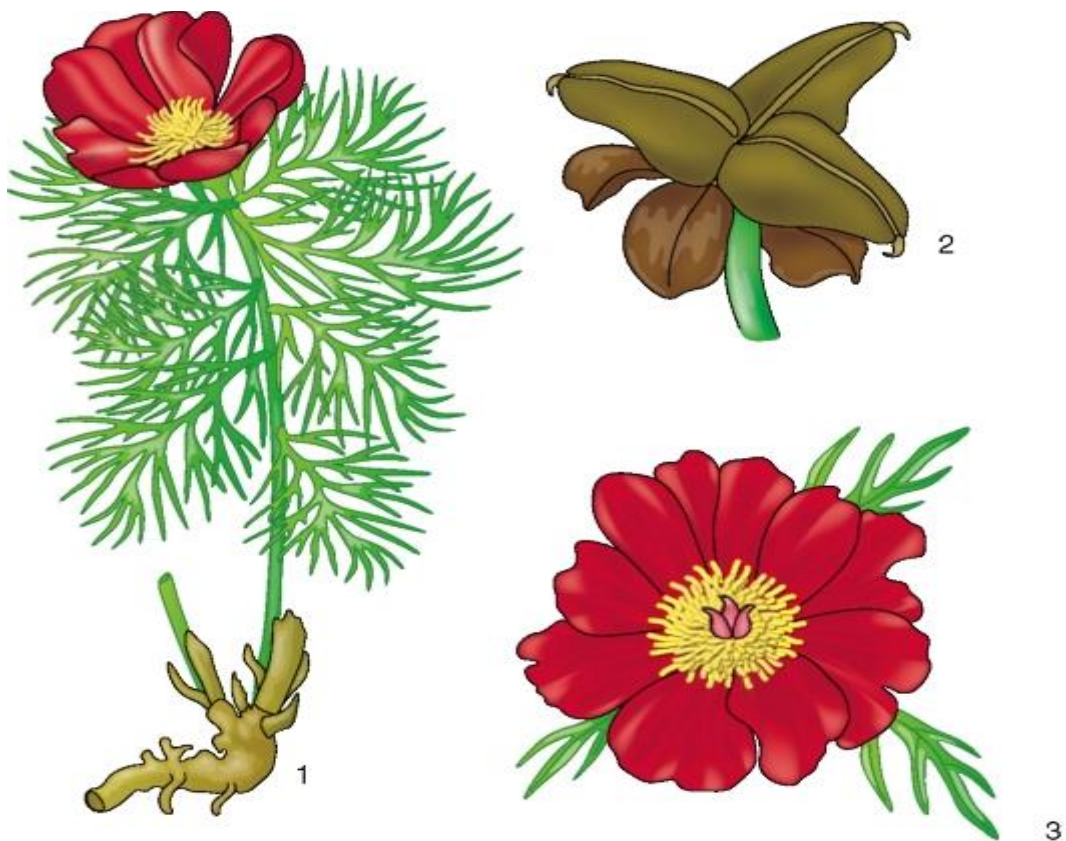


Рис. 8.11. Пионовые. Пион тонколистый (*Paeonia tenuifolia*): 1 - цветущее растение; 2 - плод; 3 - цветок

Порядок Гвоздичные - Caryophyllales

В порядок входят весьма разнообразные семейства: Кактусовые, Маревые, Амарантовые, Гвоздичные и др., распространенные в умеренных и тропических зонах, в условиях высокогорья и даже пустынь и полупустынь.

Жизненная форма представлена главным образом травянистыми растениями, реже кустарниками или некрупными деревьями с цельными листьями, как правило, без прилистников. Цветки актиноморфные, обоеполые (редко раздельнополые), 5-членные, с двойным околоцветником. Андроцей расположен в 2 круга, с многочисленными тычинками или с определенным их количеством. Гинецей ценокарпный, реже апокарпный. Для большинства представителей характерно наличие пигментов красного или желтого цвета называемых беталаинами.

Семейство Кактусовые - Cactaceae

К семейству относят около 105 родов и 2200 видов, встречаемых в основном в засушливых областях тропической Америки. Для большинства видов рода Опуния (*Opuntia*) характерны рано опадающие листья. Зеленый мясистый стебель своеобразной формы несет пучки колючек (видоизменения почечных чешуй). Таким образом, при отсутствии листьев роль водозапасающего и фотосинтезирующего органа принимает на себя стебель. Колючки сосредоточены в так называемых ареолах - пазушных почках, защищенных пухом или волосками. В ареолах расположены также пучки острых зазубренных, мельчайших щетинок - глохидий, от которых гибнут, проглотив их, травоядные животные.

Форма и размеры кактусов очень разнообразны. Среди них есть толстые, слабоветвящиеся деревья высотой до 12

м (*Camegia*), колонновидные (*Cereus*), бочонковидные и сферические формы в диаметре от 1 см (*Frailea*) до 1,5 м (*Echinocactus*). К семейству Кактусовые относится род Опунция (*Opuntia*), представители которого - злостные сорняки сухих территорий в тропиках и субтропиках, как, например, в Северной Африке и России, в районе Астрахани. Стебель у многих пустынных форм имеет конусообразные выросты, несущие на своей верхушке сформированные колючки и защитные волоски. У таких форм завязь без цветоножки и погружена в сочные ткани стебля, что обеспечивает дополнительную защиту развивающемуся плоду.

У представителей рода *Melocactus* стебель расчленен на зеленую вегетативную часть и верхушечный генеративный побег, полностью покрытый пухом и колючками. На нем ежегодно образуются цветки. Цветки кактусовых актиноморфные, реже зигоморфные, они крупные и яркоокрашенные, с большим количеством лепесточков околоцветника, не дифференцированных на чашечку и венчик. Завязь чаще нижняя; гинецей состоит из многих сросшихся плодолистиков. Очень красивые цветки некоторых кактусов (*Echinopsis*) раскрываются лишь ночью, поэтому их опыляют только ночные бабочки. Плод - ягода; у некоторых представителей плоды крупные и съедобные (например, у опунции фикус-индики) (рис. 8.12).

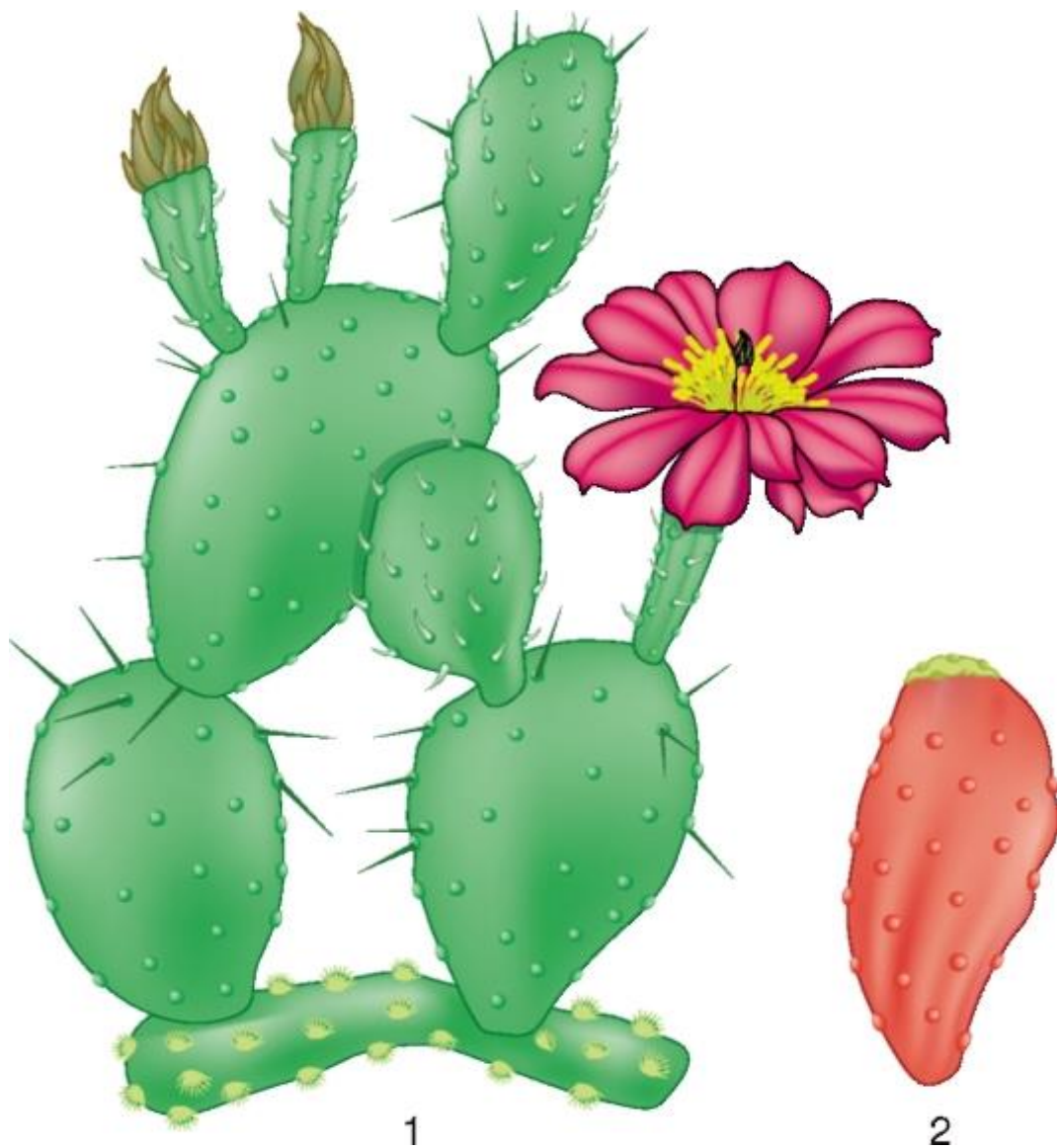


Рис. 8.12. Кактусовые. Опунция фикус-индики (*Opuntia ficus-indica*): 1 - побег с цветками; 2 - плод

В стеблях накапливаются разнообразные алкалоиды, беталаины, органические кислоты, а также значительное количество слизи. Некоторые виды турбиникарпуса (*Turbinicarpus*) содержат галлюциногенные алкалоиды, применяемые в медицине. Сок из ряда видов кактусов идет на приготовление местных алкогольных напитков.

Семейство Маревые - Chenopodiaceae

Семейство насчитывает более 105 родов и около 1600 видов, которые распространены довольно широко, встречаются на всех континентах в засушливых местностях и приспособлены, как правило, к повышенному содержанию солей в почве (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА МАРЕВЫЕ
Количество родов — более 105, видов — около 1600
Формулы цветков: $*Ca_2Co_2A_2G_{2\bar{2}}$; $*Ca_4Co_4A_4G_{4\bar{4}}$; $\sigma P_4A_4G_{6\sigma}$; $\rho P_0A_0G_{1\bar{1}}$ — шпинат огородный (<i>Spinacea oleracea</i>)
Распространение — все континенты, засушливые местообитания
Жизненные формы — травы, редко кустарники
Листья — простые, очередные, без прилистников, часто покрыты волосками или солевыми желёзками. Могут видоизменяться в колючки или редуцироваться
Соцветия — извилина, кисть, одиночные цветки
Плоды — орех или семянка
Важнейшие роды — Солянка (<i>Salsola</i>), Саксаул (<i>Haloxylon</i>), Свекла (<i>Beta vulgaris</i>)

Среди маревых довольно много злостных и трудноискоренимых сорняков-космополитов [виды родов Марь (*Chenopodium*) и Лебеда (*Atriplex*)].

Жизненные формы - травы, но встречаются и кустарники [виды солянок (*Salsola*)] или небольшие, своеобразного вида деревья среднеазиатских пустынь [саксаул (*Haloxylon*)]. Листья простые, без прилистников, нередко покрыты беловатым налетом, образованным звездчатыми волосками или особого типа солевыми желёзками. Листья могут быть мясистыми, превращаться в колючки или редуцироваться, в этом случае фотосинтез осуществляют стебли. Листорасположение очередное.

Цветки актиноморфные, относительно мелкие, невзрачные, обоеполые или раздельнополые. Околоцветник двойной, при этом лепестки и чашелистики внешне мало отличаются друг от друга, в силу чего он нередко кажется простым. Число листочков околоцветника варьирует от 2 до 5 или они полностью редуцированы. Количество тычинок обычно равно числу долей околоцветника, при этом они несросшиеся. Гинецей состоит из 2-4 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, редко полунижняя [свекла (*Beta vulgaris*)], одногнездная, несущая 2-4 более или менее сросшихся столбика. Семязачаток один, прикрепленный к основанию гнезда завязи. Плод псевдомонокарпный - небольшой орех со склерифицированным перикарпием или семянка с кожистым перикарпием. Семена морфологически часто подобны семенам гвоздичных. Плоды маревых имеют крыловидные придатки различной формы и чаще всего распространяются с помощью ветра. Соцветия различного типа: цимойдные (извилина), ботрические (кисть); цветки могут быть и одиночными.

Для маревых характерна анемофилия, но изредка встречаются и насекомоопыляемые виды. В исследованных видах маревых найдены алкалоиды, флавоноиды и летучие эфирные масла.

Большое пищевое значение имеет свекла (*Beta vulgaris*), широко культивируемая в России, США, Иране и некоторых других странах ради корнеплодов, содержащих в некоторых сортах до 25% сахарозы (рис. 8.13). Высоковитаминный овощ - шпинат огородный, съедобны листья некоторых видов лебеды и мари. Из анабазиса

безлистного (*Anabasis aphylla*) выделяют алкалоид анабазин, входящий в инсектицидные препараты, применяемые в сельском хозяйстве. Лекарственным растением в некоторых странах считают марь амброзиевидную (*Ch. ambrosioides*), из травы которой получают хеноподиевое масло, обладающее противоглистным действием.

Семейство Амарантовые - *Amarantaceae*

Семейство объединяет около 65 родов и более 850 видов, распространенных во всех климатических зонах, но преимущественно в тропиках Африки и Америки (см. ниже паспорт семейства). Светолюбивые растения, требующие богатых азотом почв, амарантовые часто становятся злостными сорняками пропашных культур. Амарантовые - исключительно заносные растения. Центр разнообразия рода Амарант (*Amarant*) расположен на юго-западе США и в Мексике, откуда все новые виды рода заносят в Европу. Представители рода Амарант (*A. albus*, *A. blitoides*) встречаются в Средней и Восточной Европе и в Сибири.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА АМАРАНТОВЫЕ	
Количество родов — около 65, видов — более 850	
Формула цветка: $*C_3C_0A_5\overline{G}_{(2-3)}$	
Распространение — тропики Африки и Америки	
Жизненные формы — однолетние или многолетние травы, иногда кустарники	
Листья — простые цельные, очередные или супротивные	
Соцветия — кисть, метелка	
Плоды — орех, реже односемянная коробочка, очень редко ягода	
Важнейший род — Амарант (<i>Amarant</i>)	

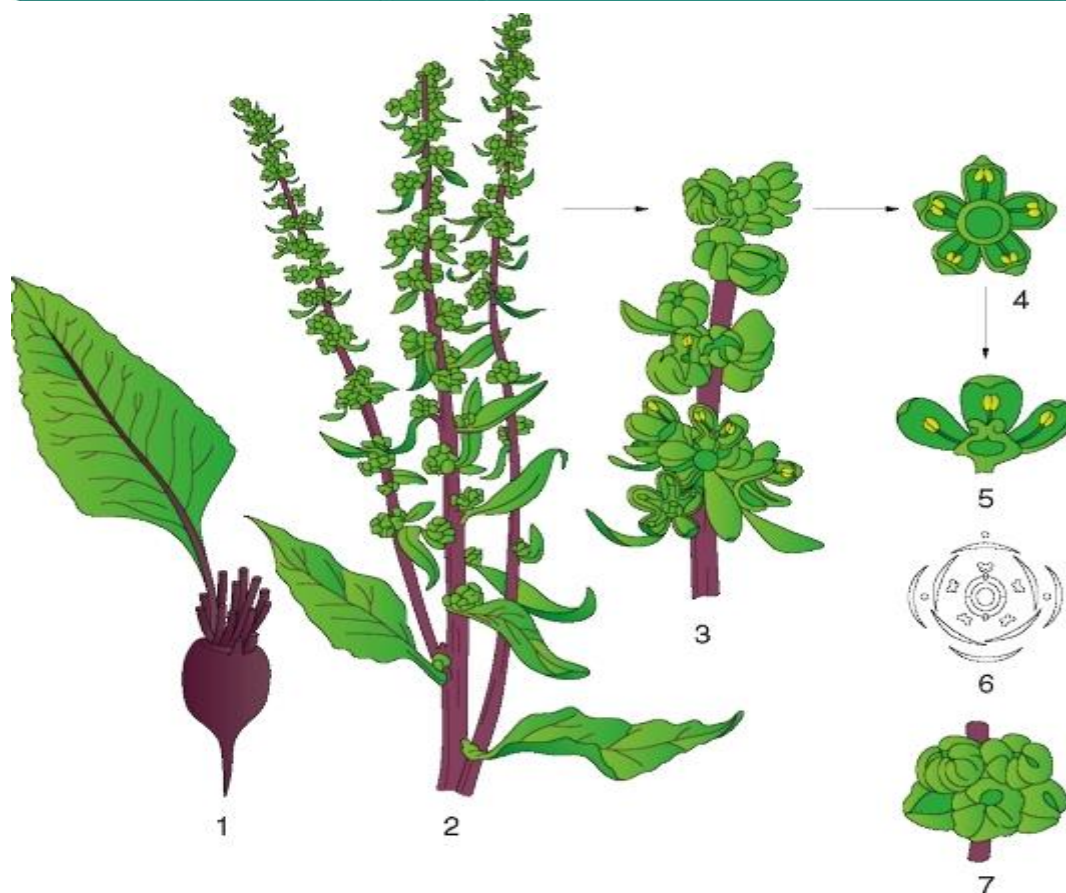


Рис. 8.13. Маревые. Свекла обыкновенная (*Beta vulgaris*): 1 - головка корнеплода; 2 - цветоносный побег; 3 - часть соцветия; 4, 5 - цветок; 6 - диаграмма цветка; 7 - соплодие - клубочек

Жизненные формы - многолетние или однолетние травы, реже кустарники и даже небольшие вечнозеленые деревья. Листорасположение очередное или супротивное. Листья простые цельные, без прилистников. Цветки мелкие, актиноморфные, обычно обоеполые. Лепестков у амарантовых нет, а чашечка, как правило, состоит из 3-5 сухих пленчатых чашелистиков, которые могут полностью редуцироваться. Тычинок 5, очень редко большее количество, реже 1-4; их количество равно числу чашелистиков; в основании они обычно сросшиеся в короткую трубочку. Гинецей ценокарпный, состоит из 2-3 сросшихся плодолистиков, реже из 5. Завязь верхняя, одногнездная, с одним столбиком и одним базальным семязачатком, очень редко с многочисленными семязачатками. Короткий столбик оканчивается лопастным рыльцем.

Для многих видов характерна, несмотря на мелкие и просто устроенные цветки, энтомофилия, и наблюдается постепенный переход к анемофилии. Плод - орех, часто с кожистым околоплодником, очень редко ягода или кожистая односемянная коробочка, вскрывающаяся крышечкой. Семена без эндосперма, но с обильным крахмалистым или белковым периспермом.

Распространение плодов часто осуществляется с помощью сложных прицепков, в которые превращаются боковые цветки или группы цветков дихазальных соцветий.

Сложные соцветия открытого типа могут быть верхушечными или пазушными разнообразного облика: кистевидными или метельчатыми тирсами или цимоидами, нередко с яркоокрашенными прицветниками или прицветничками. Окрашенные прицветники сохраняются после цветения, и цветки внешне выглядят неувядающими. Это получило отражение в названии типового рода семейства (*Amarant*), которое переводится с древнегреческого как «неувядающий цветок» (рис. 8.14).

Среди амарантовых есть декоративные растения: амарант хвостатый (*A. caudatus*), гомфрена шаровидная (*Gomphrena globosa*). Листья и молодые побеги некоторых амарантов (*A. lividus*, *A. retroflexus*) употребляют в пищу как овощи, а в Южной Америке отдельные виды этого рода (*A. caudatus*, *A. cruentus*) разводят как зерновые культуры из-за очень богатого аминокислотного состава (в частности, лизина) семян. Среди амарантовых обычны виды, продуцирующие беталаины. Пол-пала (*Aerva lanata*) издавна использовалась в народной медицине Шри-Ланки при мочекаменной болезни, а в настоящее время введена в российскую медицину.

Семейство Гвоздичные - Caryophyllaceae

Гвоздичные - большое семейство, которое насчитывает примерно 80 родов и 2000 видов. Представителей гвоздичных можно встретить в самых различных местообитаниях на всех континентах земного шара (см. ниже паспорт семейства). Наибольшее многообразие видов наблюдается в Средиземноморье. Некоторые виды, звездчатка (*Stellaria*) и ясколка (*Cerastium*), стали почти космополитными сорняками.

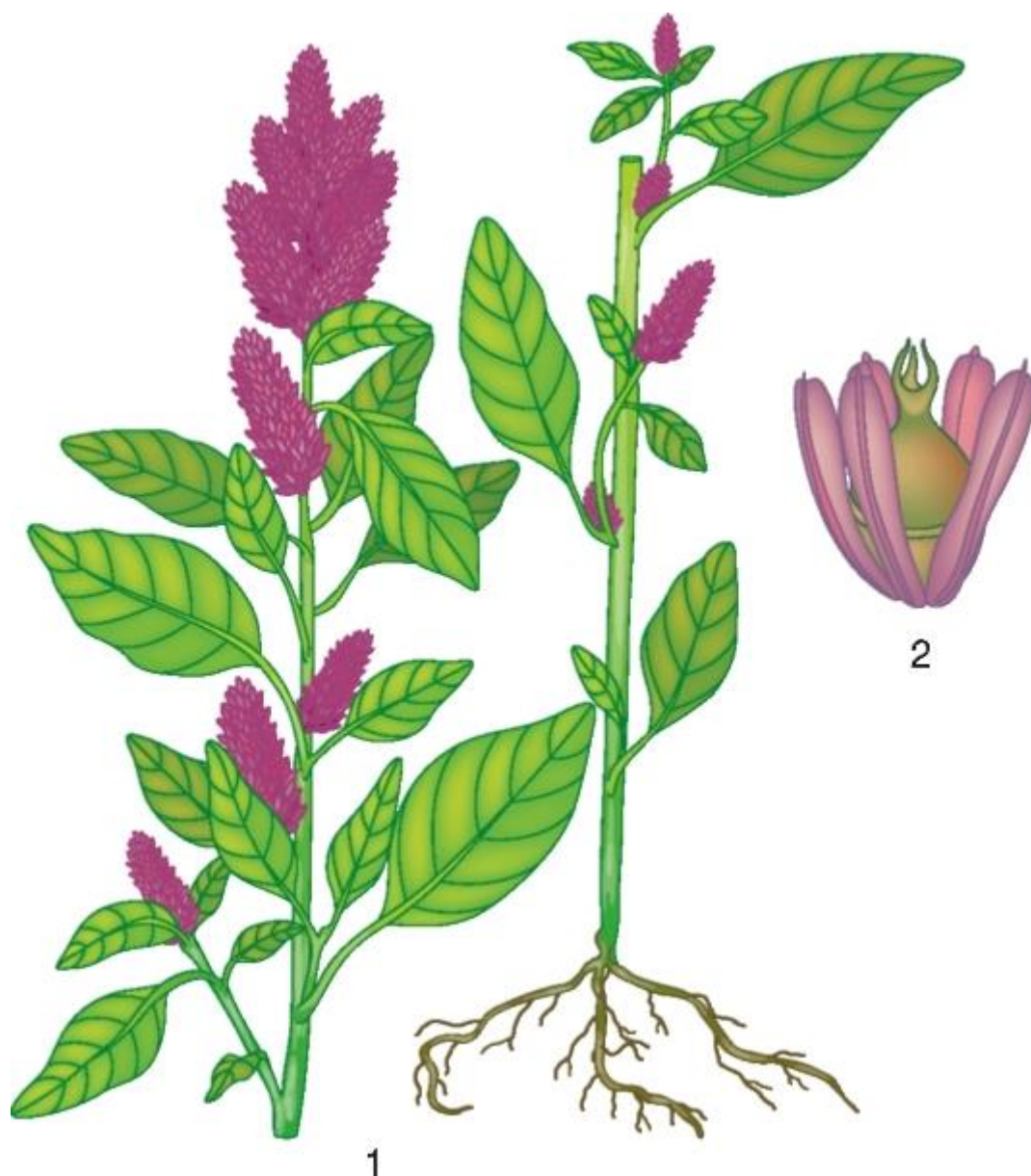


Рис. 8.14. Амарантовые. Амарант запрокинутый (*Amaranthus retroflexus*): 1 - общий вид растения; 2 - плод

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ГВОЗДИЧНЫЕ	
Количество родов —	примерно 80, видов — 2000
Формулы цветков:	*Ca ₍₄₋₅₎ Co ₄₋₅ A _{4+4 или 5+5} G _{(2) или (5)} ; *Ca ₍₅₎ Co ₅ A ₅₊₅ G ₍₂₎ — гвоздика пышная (<i>Dianthus superbus</i>)
Распространение —	все континенты земного шара, самые различные местообитания
Жизненная форма —	многолетние или однолетние травы
Листья —	супротивные, редко очередные, простые цельные и большей частью цельнокрайние, иногда снабженные чешуевидными прилистниками, но чаще без них
Соцветия —	различного типа, в основе которых лежит дихазий
Плоды —	коробочки
Важнейшие роды —	Туркестанский мыльный корень (виды родов <i>Acanthophyllum</i> и <i>Allochrysa</i>) и Мыльнянка (<i>Saponaria</i>)

Жизненная форма - многолетние или однолетние травы с супротивным, редко очередным листорасположением. Листья простые цельные и большей частью цельнокрайние, иногда снабженные чешуевидными прилистниками, но чаще без них.

Цветки актиноморфные, обоеполые, редко раздельнополые, собранные в соцветия различного типа, в основе которых всегда лежит дихазий. Околоцветник двойной. Чашечка состоит из 4-5 сросшихся, редко свободных чашелистиков. Иногда ее основание охватывают плотно прилегающие прицветники - род Гвоздика (*Dianthus*). Лепестки (4-5) свободные, редко отсутствуют полностью. Часто они дифференцированы на отгиб (верхняя расширенная часть) и ноготок (нижняя суженная часть) и иногда, начиная от верхушки, более или менее глубоко надрезаны. На границе отгиба и ноготка часто заметны лепестковидные выросты, образующие привенчик. Тычинки обычно свободные или реже приросшие к чашелистикам, расположены в 2 круга по 4 или 5 в одном круге. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2-5 плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с многочисленными семязачатками. Количество столбиков соответствует числу плодолистиков. Плод ценокарпный - коробочка, вскрывающаяся на верхушке зубчиками; семена многочисленные, мелкие, обычно без эндосперма.

Цветки гвоздичных опыляются перекрестно, преимущественно летающими насекомыми. Часто опылителями бывают дневные или ночные бабочки. Известны случаи самоопыления. Плоды и семена разносятся ветром (анемохория) или рассеиваются при переносе целых растений типа перекасти-поле. Иногда семена, снабженные мясистым присемянником, растаскиваются муравьями (мирмекохория).

Гвоздичные богаты сапонинами (веществами, при встряхивании с водой образующими стойкую пену), используемыми в медицине и для технических нужд. Из сапонинсодержащих растений наиболее важны туркестанский мыльный корень (виды родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*) и широко культивируемая мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis*), дающая красный мыльный корень (рис. 8.15).

Среди гвоздичных довольно много известных декоративных растений, например, гвоздика китайская (*D. chinensis*). Многочисленные махровые сорта, выращиваемые на срезку, были получены от многолетней гвоздики садовой, или голландской (*D. caryophyllus*).

Порядок Гречишноцветные - Polygonales

К порядку Гречишноцветные (Гречишные) относят единственное семейство - Гречишные.

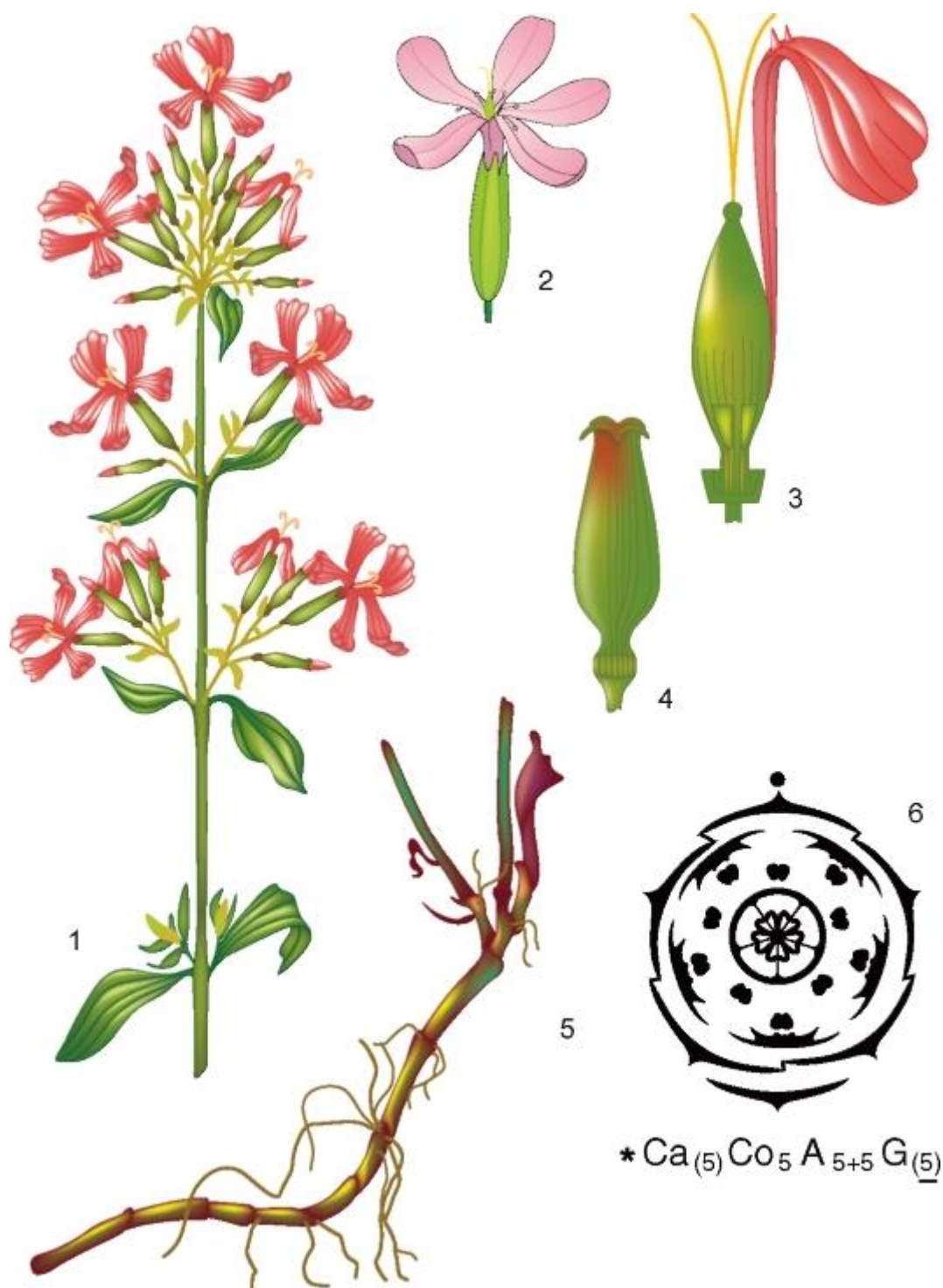


Рис. 8.15. Гвоздичные. Мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis*): 1 - общий вид; 2 - цветок; 3 - венчик и гинецей; 4 - чашечка; 5 - подземная часть; 6 - диаграмма и формула цветка

Семейство Гречишные - Polygonaceae

Известно около 35 родов и до 1000 видов гречишных, распространенных по всему земному шару, но более всего - в умеренных областях северного полушария (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ГРЕЧИШНЫЕ	
Количество родов — около 30, видов — около 1000	
Формулы цветков: *P ₅ A ₃₊₃ G ₍₂₋₃₎ — горцы; *P ₅ A ₅₊₃ G ₍₃₎ — гречиха	
Распространение — повсеместно, но в основном умеренные области в северном полушарии	
Жизненные формы — многолетние или однолетние травы, небольшие деревья	
Листья — большинство очередные, лишь иногда супротивные, с прилистниками	
Соцветия — метелки, колосья или головки, в основе которых лежит дихазий	
Плод — орех	
Важнейшие роды — Горец (<i>Polygonum</i>), Щавель (<i>Rumex</i>), Гречиха (<i>Fagopyrum</i>)	

Жизненные формы - однолетние и многолетние травы и даже небольшие деревья, часто с членистыми (из-за ярко выраженных узлов) стеблями. Листорасположение чаще очередное, лишь иногда супротивное. Листья простые цельные, с прилистниками, образующими раструб, охватывающий полностью стебель. Строение раструба разнообразно: у молодого листа он охватывает верхушку побега, а у зрелого - защищает пазушную почку. Интересны кустарники с ремневидными побегами - кладодиями, несущими быстро опадающие листья, которые характерны для рода Мюленбекия (*Muehlenbeckia*).

Цветки обоеполые или раздельнополые (в этом случае растения одноили двудомные), актиноморфные, с простым околоцветником, состоящим из 3-6 свободных или сросшихся листочков, часто отчетливо циклические с двумя или трехчленными кругами. Андроцей состоит из 1-3 кругов тычинок, с 3 в каждом круге. Тычинки внешнего круга андроцея часто удвоены (тогда достигается максимальное для дициклического андроцея число тычинок - 9), а внутреннего круга - нередко редуцированы. Лишь иногда в цветке бывает до 20 тычинок. Гинецей состоит из 3, реже из 2 или 4 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с одним семязачатком на массивной ножке. Мелкие цветки собраны в пазушные и верхушечные цимозные соцветия, объединенные, в свою очередь, в более сложные соцветия, подобные метелкам, колосьям или головкам. Плод псевдомонокарпный - орех. Листочки околоцветника остаются при плодах и участвуют в их распространении. Семя с обильным эндоспермом, без перисперма.

Для рода Горец (*Polygonum*), включающего до 200 видов, характерен пятичленный околоцветник. Среди горцев много сорных растений (*P. persicaria*, *P. lapathifolium*). На вытаптываемых местах обычен горец птичий, или спорыш (*P. aviculare*). Для горца земноводного (*P. amphibium*) характерна способность образовывать наземные формы с короткочерешковыми листьями, а также водные формы с плавающими, длинночерешковыми листьями. В соцветиях горца живородящего (*P. viviparum*) часть цветков превращена в луковички, служащие для вегетативного размножения. Трава некоторых видов горцев применяется в отечественной медицине как кровоостанавливающее средство, а *P. tinctorum* - и как красильное растение.

К горцу близок центральноазиатский род Гречиха (*Fagopyrum*), к которому принадлежит культивируемая крупяная медоносная культура гречиха съедобная (*F. esculentum*). Гречиха имеет большое хозяйственное значение (рис. 8.16). Гречневая крупа (очищенные от околоплодника семена) содержит железо, кальций, фосфор, витамины В₁, В₂, легкоусвояемые белки и, таким образом, является ценным диетическим продуктом. В то же время она, наряду с другими растениями, служит источником получения флавоноида рутина, обладающего Р-витаминной активностью. Свойство корней гречихи сахалинской (*Polygonum sachalinense*) интенсивно извлекать из почв тяжелые металлы используют для очистки загрязненных земель.

Для рода Щавель (*Rumex*) характерны двухкруговой шестилистный, остающийся при плодах околоцветник и двухкруговой андроцей из 6 тычинок. Внутренние листочки

околоцветника более крупные, окружают пестик, а затем и плод, способствуют его перенесению ветром, водой или на шерсти животных. Листья щавеля издавна широко применяют в пищу.

Цветок представителей центральноазиатского рода Ревень (*Rheum*) отличается удвоенным количеством тычинок в наружном круге и опадающим околоцветником. Мясистые черешки овощного растения ревеня волнистого (*Rh. undulatum*), содержащие органические кислоты и большое количество витаминов, используют в пищу. Ревень тангутский (*Rh. tanguticum*) служит ценнейшим слабительным средством.

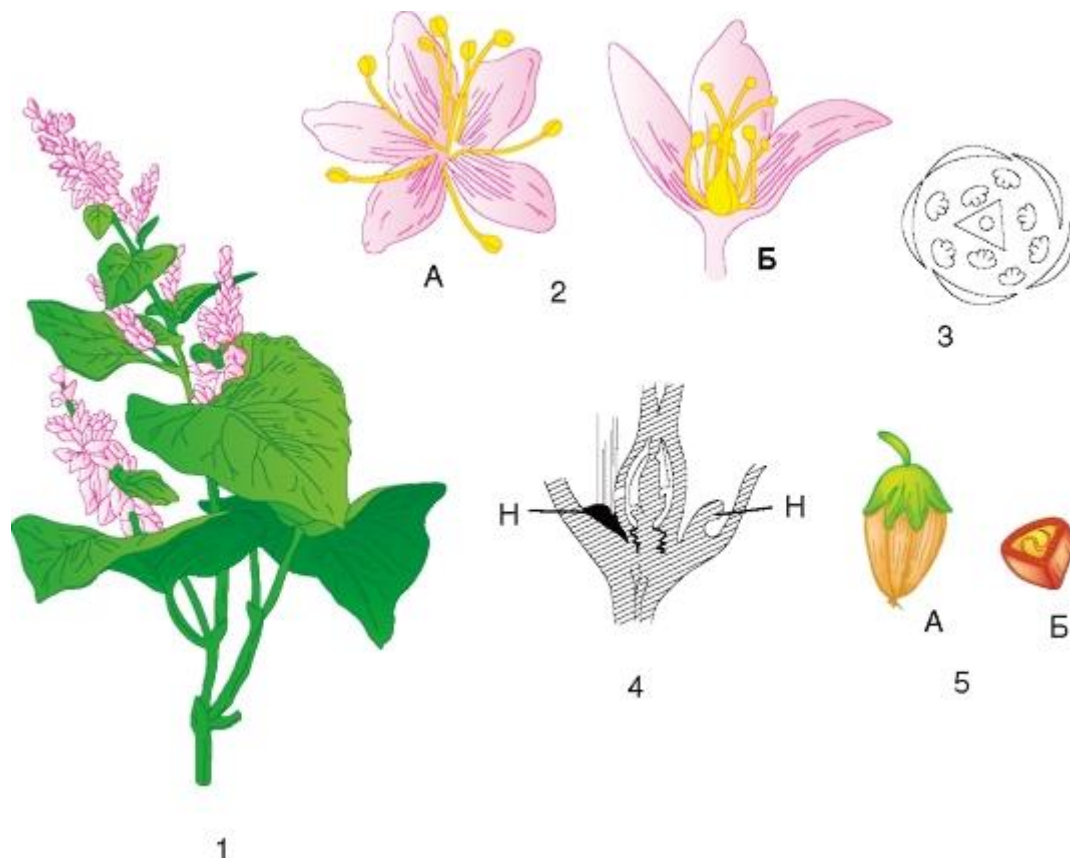


Рис. 8.16. Гречишные. Гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum*): 1 - цветоносный побег; 2 - гетеростилия цветков (А - короткостолбчатый, Б - длинностолбчатый); 3 - диаграмма цветка; 4 - схема поперечного разреза пестика (видны нектарники - Н); 5 - плод (А - общий вид; Б - поперечный разрез, виден изогнутый зародыш)

Подкласс Гамамелиды - Hamamelididae

Гамамелиды - достаточно большой подкласс, включающий 16 порядков. В нем можно еще встретить представителей с апокарпным гинецеем, что указывает на их связь с древнейшими магнолиевыми.

Порядок Букоцветные - Fagales

Порядок включает 2 семейства: Буковые и Березовые.

Семейство Буковые - Fagaceae

Семейство насчитывает 8 родов и около 950 видов (см. ниже паспорт семейства). Буковые распространены главным образом в умеренной зоне северного полушария, также произрастают в тропиках и субтропиках.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА БУКОВЫЕ	
Количество родов — 8, видов — около 950	
Формулы цветков: *♂P ₍₄₋₆₎ A ₈₋₁₂ G ₀ ; ♀P ₆ A ₀ G ₍₃₎ — бук лесной (<i>Fagus sylvatica</i>)	
Распространение — умеренная зона северного полушария	
Жизненные формы — листопадные или вечнозеленые деревья, реже кустарники	
Листья — простые цельные или лопастные, очередные, с рано опадающими прилистниками	
Соцветия — сережковидные или колосовидные, в основе которых лежит дихазий	
Плоды — односемянной орех, желудь	
Важнейшие роды — Каштан (<i>Castanea</i>), Бук (<i>Fagus</i>), Дуб (<i>Quercus</i>)	

Жизненные формы - однодомные деревья, реже кустарники. Листья простые цельные или лопастные, с рано опадающими прилистниками. Цветки мелкие, невзрачные. Мужские и женские цветки с простым околоцветником, состоящим из 4-7 листочков. Околоцветник в женских цветках часто отсутствует. В мужских цветках тычинки свободные, их количество вдвое больше числа листочков околоцветника. В женских цветках гинецей состоит из 6, чаще из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, 3-6-гнездная, с 3-6 столбиками. В каждом гнезде 2 висячих семязачатка. Соцветия - сережковидные или головчатые тирсы, где парциальным соцветием являются дихазии, редуцированные иногда до одного цветка. Отдельные дихазии окружены обычно чешуйчатой или чашевидной оберткой, или плюской, образованной видоизмененными стерильными ветвями соцветия. Детали строения цветков и соцветий разных родов существенно различаются. Плод псевдомонокарпный - орех (или его вариант - желудь). Плоды по одному или несколько заключены в плюску. Семена без эндосперма, с крупным зародышем. Растения ветро-, реже насекомоопыляемые.

Род Каштан (Castanea) распространен в субтропиках Евразии и на востоке Северной Америки. Плюска покрыта колючими иглами, полностью заключает три плода и вскрывается четырьмя створками. Пестики с шестью столбиками и шестигнездной завязью. Каштан благородный (*C. sativa*) образует леса во многих районах Средиземноморья, в нижнем поясе гор на Западном Кавказе. У каштана благородного листья простые, цветки мелкие, раздельнополые; колючая плюска заключает три плода. Он очень декоративен во время цветения за счет беловатых прямостоячих обоеполых соцветий. Известное блюдо - жареные и печеные плоды каштана.

Род Бук (Fagus) распространен в умеренно теплых и субтропических районах Евразии и на востоке Северной Америки. Плюска покрыта жесткими щетинками, обычно более мелкая, чем у каштана, полностью заключает два плода и вскрывается четырьмя створками. Пестики с тремя столбиками и трехгнездной завязью. Бук восточный (*F. orientalis*) - одно из самых крупных деревьев России, высотой до 40 м и нескольких метров в обхвате.

Род Дуб (Quercus) распространен главным образом в субтропических и тропических районах северного полушария. Плюска покрыта щетинками, охватывает нижнюю часть единственного плода и не вскрывается. Таким образом, в отличие от каштана и бука, в случае дуба трудно говорить о дихазиях. Пестик с тремя столбиками и трехгнездной завязью. Наиболее известный в Европе дуб черешчатый, или обыкновенный (*Q. robur*) (рис. 8.17), - один из самых морозостойких дубов, спокойно переносящий морозы до -30 °С и ниже. Характерная лесообразующая порода произрастает в зоне широколиственных лесов и лесостепи. Дуб довольно светолюбив и не очень требователен к механическому составу и химизму почвы при условиях достаточного дренажа. В благоприятных местообитаниях растет довольно быстро. Высота может достигать 20 м и более, толщина ствола - в несколько обхватов. Доживает до нескольких сот лет.

В отличие от лопатных листьев дуба обыкновенного и дуба красного (*Q. rubra*) родом из Северной Америки, листья у дуба каменного (*Q. ilex*), характерного для Средиземноморья, совершенно цельные и даже цельнокрайние.

Дуб - важный источник дубильных веществ; особенно высоко их содержание в коре, плюске и галлах, образуемых двукрылыми насекомыми - галлицами; галлы можно найти и у дуба обыкновенного. Специально для получения пробки возделывается на Южном берегу Крыма и на Кавказе дуб пробковый (*Q. suber*), дающий необыкновенно мощную пробковую корку. Обычно используют деревья 8-9-летнего возраста, с которых снимают по 100-150 кг пробки.

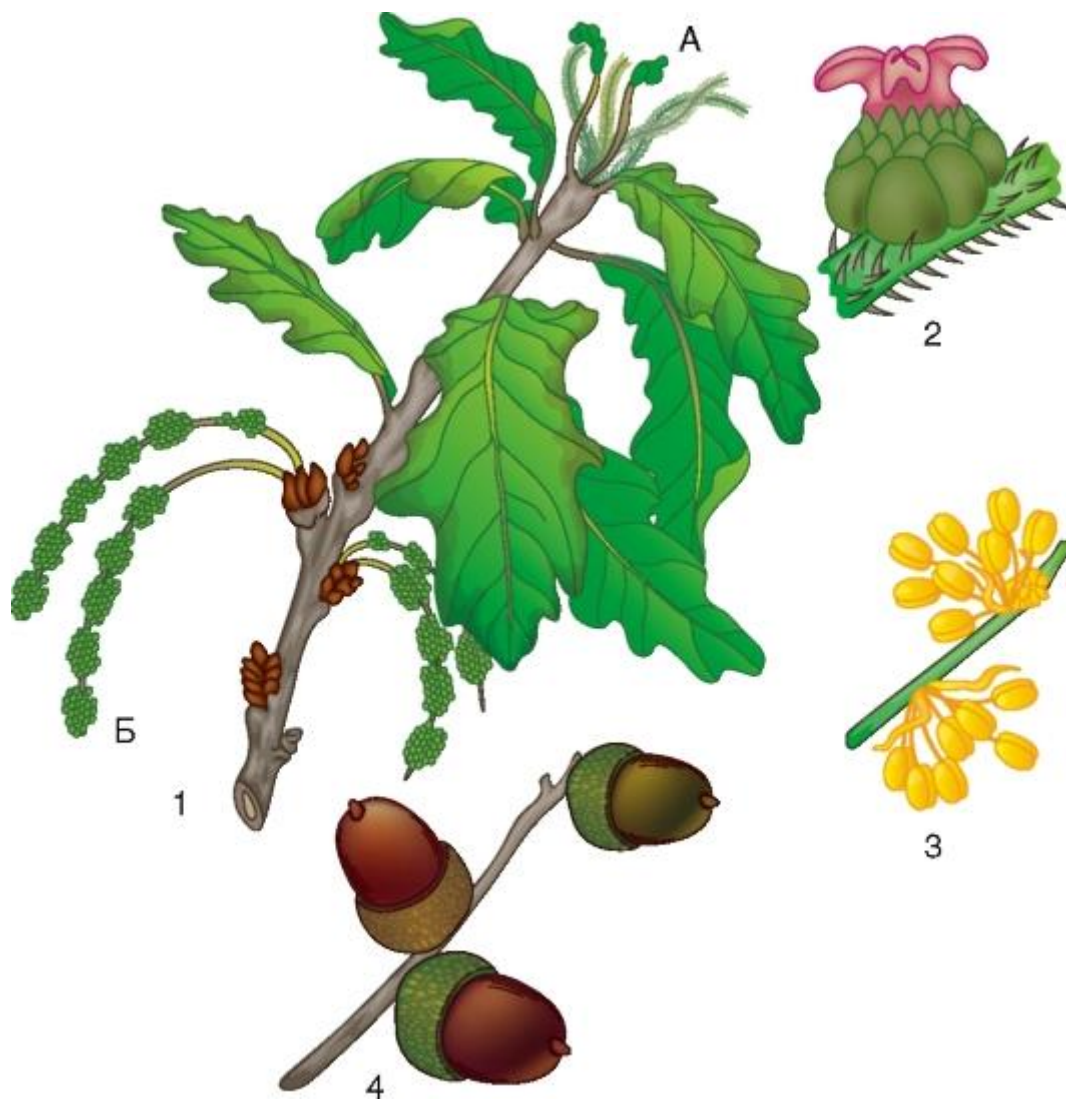


Рис. 8.17. Буковые. Дуб черешчатый (*Quercus robur*): 1 - побег с соцветиями пестичных (А) и тычиночных (Б) цветков; 2 - пестичный цветок; 3 - тычиночные цветки; 4 - плоды - желуди

Восточноазиатские дубы, например дуб монгольский (*Q. mongolica*), - кормовые растения для китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi*), из коконов которого получают особые сорта шелка.

Многие виды буковых, помимо их традиционного использования на древесину, находят и другое применение. Так, желуди и буковые орехи нередко служат основным кормом для свиней и кабанов.

Буковые богаты таннидами, флавоноидами, тритерпенами. Галлы, образующиеся на листьях дуба красильного (*Q. infectoria*), а также кора дуба черешчатого используются для приготовления вяжущего средства.

Семейство Березовые - Betulaceae

В семействе Березовые известны 6 родов и около 200 видов (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА БЕРЕЗОВЫЕ	
Количество родов — 6, видов — около 200	
Формулы цветков: $\sigma^*P_2A_2G_0$, $\rho^*P_0A_0G_{(2)}$ — береза повислая (<i>Betula pendula</i>)	
Распространение — внетропические, умеренные зоны северного полушария	
Жизненные формы — деревья и кустарники	
Листья — простые цельные, с прилистниками	
Соцветия — сережки, в основе которых лежат тирсы — сильно редуцированные дихазии из трех, реже двух цветков	
Плоды — орех, нередко с крыловидными выростами	
Важнейшие роды — Береза (<i>Betula</i>), Лещина (<i>Corylus</i>), Ольха (<i>Alnus</i>)	

Жизненные формы - деревья и кустарники, образующие в умеренной зоне мелколиственные леса. Листья простые цельные, с прилистниками. Растения однодомные, мужские цветки собраны в сережки, а женские - в шишковидные тирсы. В основе всех соцветий лежат сильно редуцированные дихазии из 3, реже из 1-2 цветков. Цветки правильные, околоцветник невзрачный, простой, иногда отсутствует, число его долей - 2-4. В мужских цветках чаще всего 2-4 тычинки, противостоящие листочкам околоцветника; женские цветки без околоцветника и полностью лишены тычинок. Гинецей состоит из двух сросшихся плодолистиков. Завязь нижняя, в ней развивается только по одному семязачатку. Рыльца длинные, выступающие, нередко яркоокрашенные. Плод псевдомонокарпный - орех, нередко с крыловидными выростами. Семена без эндосперма.

К семейству березовых относятся такие растения, как лещина, ольха, береза, имеющие большое практическое значение и медицинское применение.

На территории России произрастает лещина обыкновенная (*Corylus avellana*), известная как лесной орех. У орешника в цветке прицветные чешуи сростаются вокруг пестика и образуют зеленую лопатную обертку - плюску. В образовании плюски участвуют кроющий лист и два прицветника. Плоды рода Лещина - крупные, тяжелые, толстостенные орехи, окруженные плюской. При созревании они выпадают из плюски. Вследствие особенностей плода лещину иногда выделяют в отдельное семейство - Лещиновые (*Corylaceae*).

Фундук - культурное растение, естественный гибрид трех видов лещины (*C. avellana*, *C. maxima*, *C. pontica*), имеет крупные орехи. Основными поставщиками фундука служат южные районы России, Крыма, Кавказа, где есть плантации фундука. Орехи используют в кондитерском производстве как лакомство и как сырье для производства ценнейшего орехового масла.

Наиболее распространенные в Европе и встречаемые на территории России виды - береза повислая, или береза бородавчатая (*Betula pendula*) (рис. 8.18), и береза пушистая, или береза белая (*B. pubescens*). Первый вид распространен на сухих почвах, второй - по переходным болотам. При повреждении береза легко отрастает порослью от основания ствола. Этим объясняется массовое развитие березняков на месте вырубленных сосновых лесов (что широко распространено в России).

Белый цвет стволов березы связан с наличием в клетках пробки бетулина. Береза ценится за древесину, которую в молодом возрасте используют для производства досок и

строительного бруса. Березовые дрова считают одними из самых лучших. Весной заготавливают березовый сок. Из бересты мастерят разнообразные поделки. В медицине используют почки березы. Березовые веники представляют обычный атрибут бани.

Кроме березы, в состав семейства входит род Ольха (*Alnus*). Наиболее широким ареалом обладают два вида - ольха черная (*A. glutinosa*) и ольха серая (*A. incana*). Ольха черная преобладает на низинных болотах, богатых торфом; ольха серая распространена в таежной зоне и относится к числу вторичных мелколистных пород, которые замещают ель после вырубания. Важной особенностью ольхи служит симбиоз с азотфиксирующими микроорганизмами (в первую очередь, с актиномицетами). Клубеньки на корнях ольхи достигают 5 см в диаметре. Значимость видов рода Ольха как источника древесины меньше, чем березы. Ольховые топи очень важны для сохранения гидрологических характеристик ландшафтов.

Подкласс Дилленииды - Dilleniidae

Подкласс включает 31 порядок, 97 семейств, 1910 родов и около 36 видов. Объединяет примитивных представителей, еще сохраняющих общие черты с магнелиидами, и продвинутое более специализированные семейства, у которых цветки обычно с двойным околоцветником,

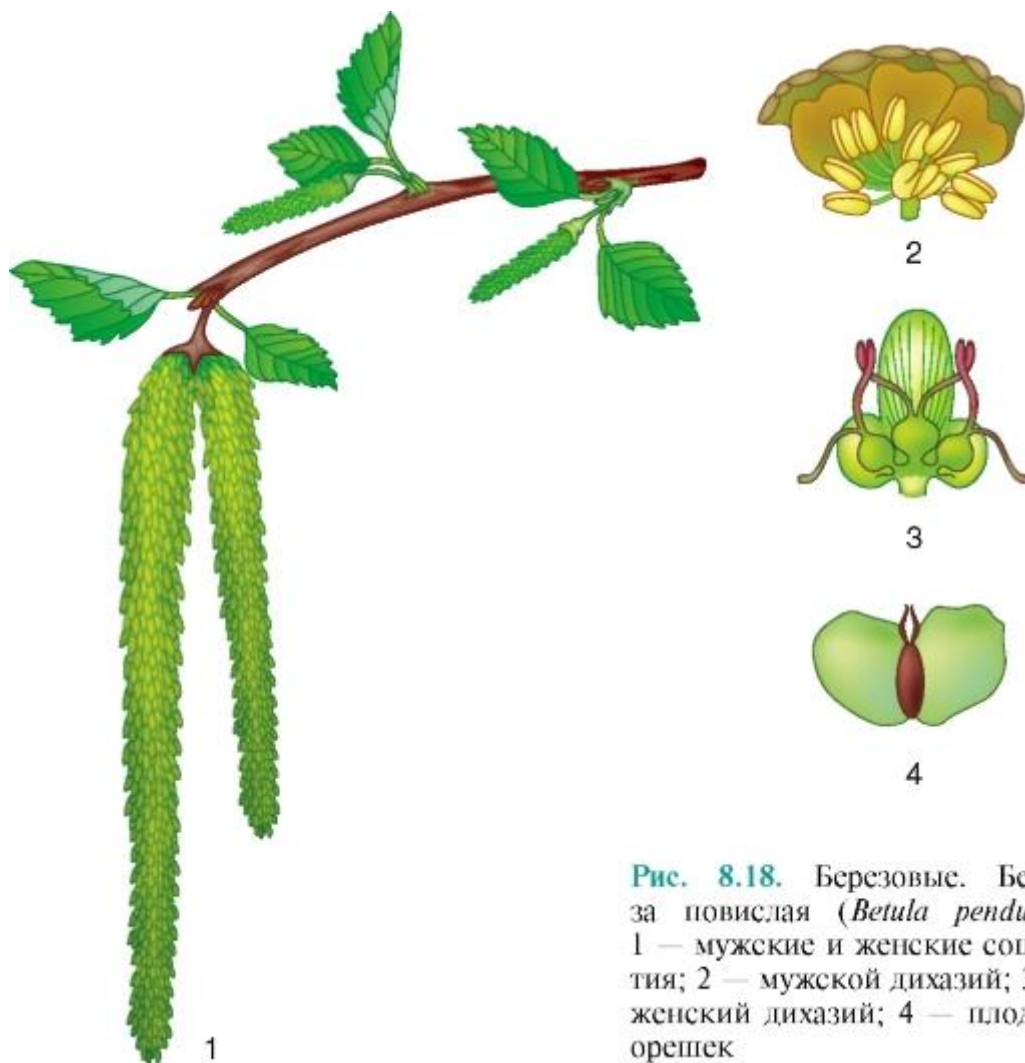


Рис. 8.18. Березовые. Береза повислая (*Betula pendula*): 1 — мужские и женские соцветия; 2 — мужской дихазий; 3 — женский дихазий; 4 — плод — орешек

спиральные, гемициклические и циклические, с ценокарпным гинецеем со сросшимися столбиками.

Порядок Чайные - Theales

Порядок включает 13 преимущественно тропических семейств. Наиболее важными в практическом отношении считают семейства Чайные и Зверобойные.

Семейство Чайные - Theaceae

Семейство объединяет 29 родов и около 1100 видов (см. ниже паспорт семейства). Для представителей этого семейства очень характерно распространение в горах (1500-2000 м и более над уровнем моря) тропической Азии, Индонезии, Америки, где они часто образуют целые заросли вместе с различными мареновыми, лавровыми и представителями других семейств.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЧАЙНЫЕ
Количество родов — 29, видов — около 1100
Формула цветка: $*C_3C_0A_{\infty}G_{(3)}$ — чайное дерево, или мелалеука (<i>Melaleuca</i>)
Распространение — тропики, отчасти субтропики, особенно горные леса
Жизненные формы — кустарники или невысокие деревья
Листья — очередные, часто двухрядные, цельнокрайние или пильчатые, кожистые вечнозеленые без прилистников
Соцветия — одиночные цветки на концах побегов или негустые кисти
Плоды — коробочка с колонкой в центре, костянка или ягода
Важнейший род — Камелия (<i>Camellia</i>)

Жизненные формы - кустарники или невысокие деревья с очередным листорасположением. Листья простые цельные, цельнокрайние, без прилистников, или кожистые. Цветки одиночные или собраны в очень малоцветковые кисти, правильные, обоеполые, с двойным околоцветником. Чашечка состоит из 5-7 чашелистиков, венчик - из 5-9 лепестков, свободных или при основании сросшихся, но большей частью 5-членные. Примитивные черты *Theaceae* проявляются в спиральном расположении чашелистиков. Тычинок много, иногда сросшихся при основании в несколько пучков, реже тычинок 15 или 10. Завязь верхняя, 2-, 3-, 5-гнездная, обычно с большим количеством семязачатков в гнезде. Хорошо выражен столбик. Плод - коробочка с колонкой в центре, костянка или ягода. Семена без эндосперма, с крупным зародышем, часто крылатые. В листьях и коре много склерид.

К чайным относят два всемирно известных растения из одного и того же рода Камелия (*Camellia*). Камелия японская (*C. japonica*) - декоративный, исключительно обильно цветущий кустарник родом из Юго-Западного Китая. Существует множество сортов камелий с белыми, розовыми, красными и кремовыми цветками, все они махровые, подобно пионам и розам. Однако цветки камелий лишены запаха, у дикой формы его тоже не было.

В районах с очень мягкой зимой и высокой влажностью воздуха камелии выращивают в открытом грунте, в иных местах - в прохладных оранжереях.

Чайный куст (*C. sinensis*, или *Thea sinensis*) происходит из горных областей Юго-Восточной Азии (рис. 8.19). Это вечнозеленое дерево или кустарник с очередными овальными листьями, в которых имеются постепенно чернеющие желёзки. Цветки пазушные, крупные, белые, с лепестками, сросшимися между собой у основания и с тычинками, образующими наружный круг. Плод - деревянистая коробочка, открывающаяся створками. В каждом гнезде расположено одно крупное семя с большим эндоспермом.

Главные экспортеры чая - Китай, Япония, Индия и Шри-Ланка, но чай разводят и гораздо севернее. Большие плантации чая есть на Черноморском побережье Кавказа, в Западной Грузии, причем грузинский чай очень ценится на мировом рынке благодаря высокому содержанию дубильных веществ, придающих чаю цвет и вкус.



Рис. 8.19. Чайные. Чайное дерево, или мелалеука (*Melaleuca*): 1 - побег с цветками; 2 - побег с плодами

В Европе пьют обычно черный чай, в Средней Азии, Японии и Китае - зеленый.

Тонизирующее действие чая вызывают алкалоиды: кофеин, теofilлин, теобромин. Чай содержит кофеина больше, чем кофе, но другие вещества, антагонисты кофеина, ослабляют его действие.

Семейство Зверобойные - *Hypericaceae*

Семейство включает 9 родов и 400 видов, обитающих в тропиках и субтропиках (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЗВЕРОБОЙНЫЕ	
Количество родов — 9, видов — 400	
Формула цветка: $*C_{(5)}C_{(5)}A_{\infty}G_{(2)}$ — зверобой продырявленный (<i>Hypericum perforatum</i>)	
Распространение — тропики, отчасти субтропики и области с умеренным климатом, исключая пустыни и полупустыни	
Жизненные формы — деревья или кустарники, редко (отчасти зверобой рода <i>Hypericum</i>) полукустарники и травы	
Листья — супротивные или мутовчатые, обычно вечнозеленые, простые, без прилистников	
Соцветия — зонтиковидные или щитковидные, цимозные, обычно в пазухах листьев	
Плоды — коробочка, ягода или костянка	
Важнейший род — Зверобой (<i>Hypericum</i>)	

Жизненные формы - деревья или кустарники, а травянистые формы прежде всего встречаются среди видов рода Зверобой (*Hypericum*). У представителей рода Зверобой листья супротивные, простые цельные, без прилистников. У некоторых представителей [зверобой продырявленный (*H. perforatum*)] на листьях имеются просвечивающиеся точки - схизогенные вместилища с секретом.

Цветки обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником, в зонтиковидных или щитковидных тирсах, обычно в пазухах листьев. Околоцветник двойной, 5-членный, доли венчика или чашечки свободные, но могут и срастаться при основании. В андроcee наружный круг тычинок отсутствует, а тычинки внутреннего круга срастаются при основании в 3-5 пучков. Завязь верхняя, состоит из 3-5 плодолистиков, 1-, 3-, 5-гнездная, обычно с большим количеством семязачатков в гнезде. Столбики свободные, как правило, их количество соответствует количеству плодолистиков. Плод ценокарпный - коробочка или ягода. Семена без эндосперма, с крупным зародышем. В межклетниках - эфирные масла, бальзамы или смолы.

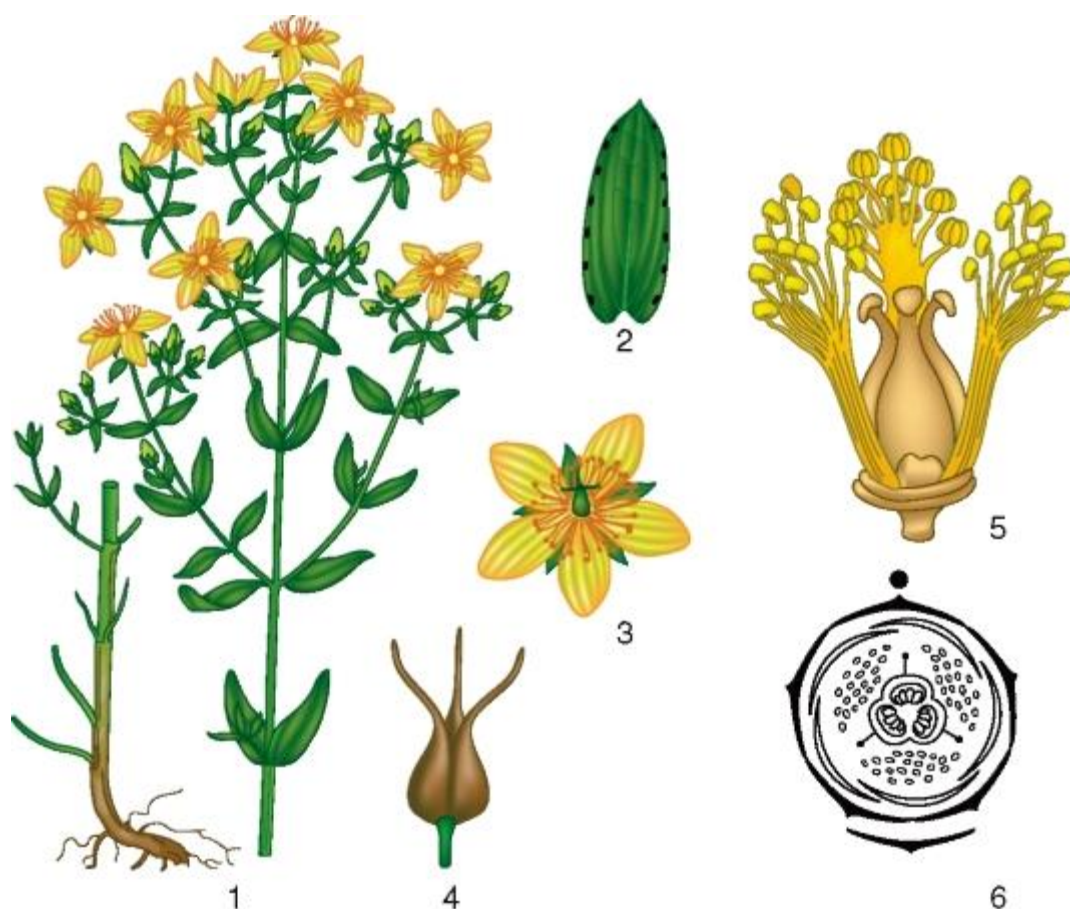


Рис. 8.20. Зверобойные. Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*): 1 - внешний вид; 2 - лист; 3 - цветок; 4 - плод; 5 - цветок с удаленным околоцветником (ув.); 6 - диаграмма цветка

Зверобой продырявленный (рис. 8.20) и некоторые близкие виды [зверобой пятнистый (*H. maculatum*)] давно и интенсивно используют в научной и народной медицине в качестве желчегонного, противовоспалительного и антибактериальных средств.

Порядок Фиалковые - Violales

Порядок объединяет 15 семейств, из которых во флоре России наибольшее значение имеют семейства Страстоцветные и Фиалковые.

Семейство Страстоцветные - Passifloraceae

Семейство включает 16 родов и до 600 видов, встречаемых большей частью в тропических зонах Америки и Африки. В России оно в основном известно по страстоцвету голубому (*Passiflora caerulea*) - комнатному или оранжерейному декоративному лазящему растению (рис. 8.21), и пассифлоре инкарнатной (*P. incarnata*). В декоративных целях выращивают и некоторые другие виды этого рода. Листья простые, с расчлененной листовой пластинкой. Цветки у страстоцветов одиночные, крупные, с двойным околоцветником, очень красивые, имеют своеобразное строение. Плод ценокарпный - ягода, у некоторых видов плоды съедобны.



Рис. 8.21. Страстоцветные. Страстоцвет голубой (*Passiflora caerulea*): 1 - общий вид; 2 - плод в продольном разрезе

Несколько странное название страстоцветов - «цветки страстей Господних» было дано ранними миссионерами, в религиозном сознании которых отдельные органы необычного цветка были образно отождествлены с орудиями пыток Иисуса Христа. На самом деле крупный, яркоокрашенный и очень нарядный цветок страстоцветов отнюдь не производит зловещего впечатления, а напоминает, скорее, пышный державный орден. Недаром его также называли «кавалерская звезда».

Семейство Фиалковые - Violaceae

Семейство включает 29 родов и 900 видов, произрастающих во всех зонах земного шара (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ФИАЛКОВЫЕ	
Количество родов — 29, видов — 900	
Формула цветка: $*C_3C_3A_5G_{(3)}$ — фиалка трехцветная (<i>Viola tricolor</i>)	
Распространение — повсеместное	
Жизненные формы — травы, кустарники, редко деревья	
Листья — простые, с прилистниками, очередные	
Соцветия — кисть, одиночные цветки	
Плод — коробочка	
Важнейший род — Фиалка (<i>Viola</i>)	

Жизненные формы - травы и кустарники, редко деревья. Листорасположение очередное; листья простые, с прилистниками. Цветки обоеполые, зигоморфные или правильные, в соцветиях различного типа (у фиалки Ривиниуса - кисть) или одиночные. Плод - коробочка.

Семейство Фиалковые хорошо известно, особенно по роду Фиалка (*Viola*), к которому относятся 450 видов, распространенных главным образом в северной умеренной зоне (в тропиках - в горах). Фиалки среднерусских лесов - невысокие травы с лиловыми, довольно крупными зигоморфными цветками разнообразных оттенков. Околоцветник двойной, 5-членный; чашелистики и лепестки свободные или несколько сросшиеся. Лепестки все одинаковые или же передний лепесток снабжен при основании мешковидным выростом, или шпорцем. Тычинок 5, свободных или несколько сросшихся тычиночными нитями, некоторые с нектароносными чешуйками. Гинецей ценокарпный, состоит из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с большим количеством семязачатков (редко с одним). Плод ценокарпный - коробочка, вскрывающаяся по гнездам. Семена с эндоспермом, иногда крылатые.

Фиалки опыляются различными насекомыми. Нектар, выделяемый чешуйками тычиночных нитей, скапливается в шпорце венчика, выполняющего функцию нектарника. Для многих фиалок характерны нераспускающиеся клейстогамные цветки, т.е. имеет место самоопыление внутри нескрывшихся бутонов. У обычной в среднерусских лесах фиалки удивительной (*V. mirabilis*) семена дают только они, а яркие, красивые цветки остаются в большинстве случаев стерильными.

Один из представителей рода Фиалка разводится специально для украшения садов, балконов, клумб - это разнообразно окрашенные анютины глазки (*V. x wittrockiana*). Растение представляет собой садовую гибридную форму, возникшую в результате искусственного скрещивания нескольких видов.

У фиалковых найдены эфирные масла, флавоноиды (в том числе антоцианы) и каротиноиды. Фиалка полевая (*V. arvensis*) и фиалка трехцветная (*V. tricolor*) находят применение в медицине (рис. 8.22).

Порядок Тыквенные - Cucurbitales

Порядок включает единственное семейство - Тыквенные.

Семейство Тыквенные - Cucurbitaceae

Семейство насчитывает около 100 родов и около 850 видов, произрастающих в тропиках и субтропиках обоих полушарий, немногие - в умеренных зонах (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ТЫКВЕННЫЕ

Количество родов — около 100, видов — около 850
Формулы цветков: *♂Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₍₂₎₊₍₂₎₊₁ G ₀ , *♀Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₀ G ₍₃₋₃₎ — тыква обыкновенная (<i>Cucurbita pepo</i>)
Распространение — сухие и влажные тропики Азии, Африки и Америки
Жизненные формы — травы, реже кустарники или небольшие деревья
Листья — простые очередные
Соцветия — цимозные или одиночные цветки
Плоды — тыква, реже коробочки
Важнейшие роды — Тыква (<i>Cucurbita</i>), Огурец (<i>Cucumis</i>), Арбуз (<i>Citrullus</i>)

Жизненные формы - стелющиеся, лазающие или вьющиеся травы, реже кустарники или небольшие деревья с очередным листорасположением. Листья лопастные или рассеченные, без прилистников. Цветки раздельнополые, правильные, белые или желтые, средних размеров или крупные, в цимозных соцветиях. Околоцветник двойной, 5-членный. Чашечка состоит из 5 сросшихся чашелистиков, венчик - из 5 сросшихся лепестков (за исключением одного рода), колесовидный или колокольчатый. Гипантий различной формы. Тычинок 5, сросшихся по 2 (или все вместе), реже свободных, прикрепленных к гипантию. Пятая тычинка, не нашедшая пары, остается свободной. Завязь нижняя, состоит из 3-5 плодолистиков (но обычно из 3), 1- или 3-гнездная, с большим количеством семязачатков. Столбик с 2-3 раздельными рыльцами. Пыльцевая трубка часто длинная. Плод, как правило, - тыква.

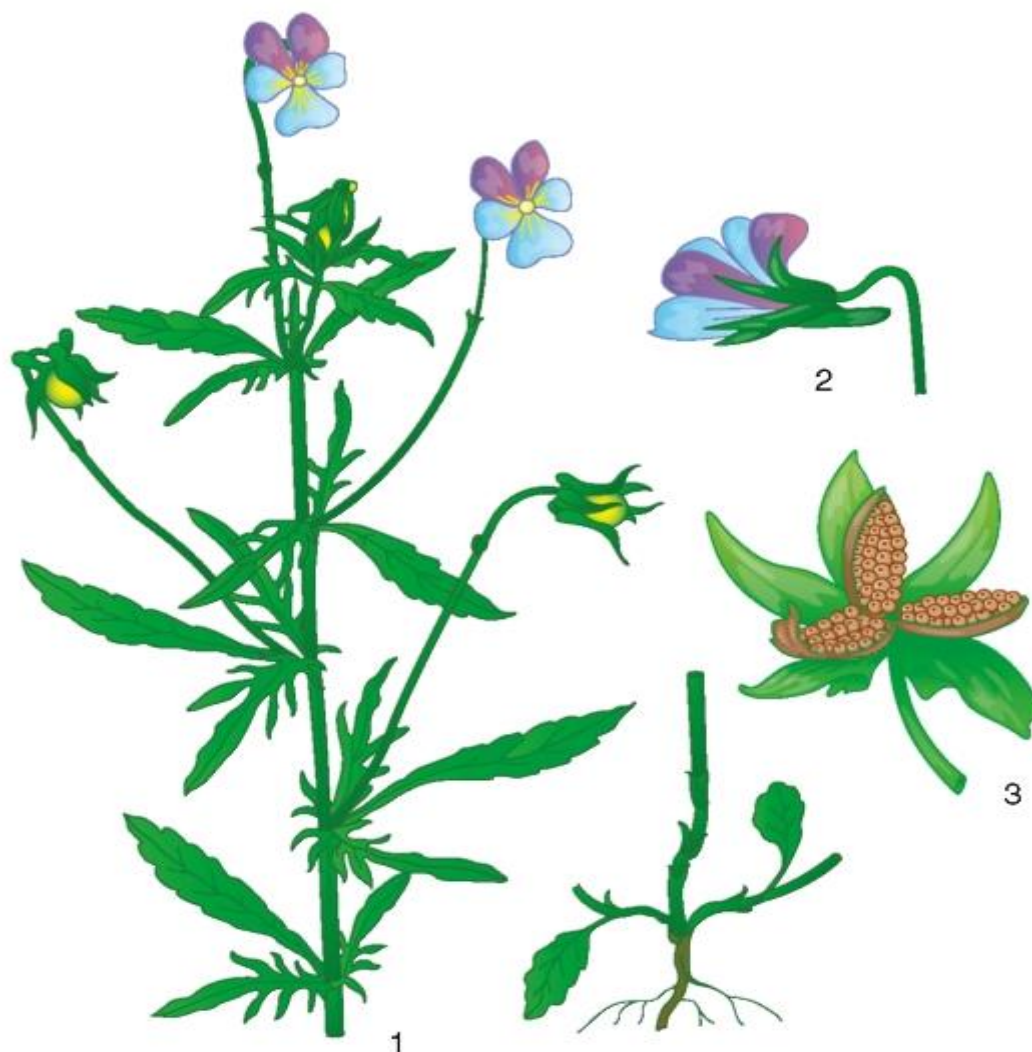


Рис. 8.22. Фиалковые. Фиалка трехцветная (*Viola tricolor*): 1 - общий вид растения; 2 - цветок (вид сбоку); 3 - плод

Плоды большинства тыквенных сочные, невскрывающиеся: тыква с мощным кожистым экзокарпием, сочными мезокарпием и эндокарпием (огурец, дыня, арбуз); у других плоды более мелкие, ягодообразные. Семена без эндосперма. Несмотря на раздельнополость, опыляются перепончатокрыльями.

У бешеного огурца (*Ecballium elaterium*), встречаемого на юге России в полупустынных районах, при попытке сорвать плод семена выстреливают на большое расстояние (так называемый баллистический плод). Тыквенным также принадлежит абсолютный рекорд по массе плодов, поскольку тыквы могут весить 50 кг и более (рекорд - 302 кг в США, 1986).

Тыквенные очень своеобразны и легко отличаются по своим признакам от других растений. Побеги их стелются по земле, либо обвиваются вокруг каких-нибудь опор, или взбираются на высоту до 10 м и более с помощью усиков. Тыквенные не образуют антоциана, поэтому их цветки никогда не бывают розовыми, голубыми или лиловыми, а всегда только желтыми и белыми. Характерны биколлатеральные пучки. Тыквенные по количеству родов не уступают такому крупному семейству, как Розоцветные.

Род Тыква (*Cucurbita*) происходит из тропической Америки. Несколько видов этого рода широко культивируют во многих районах земного шара. Существует много сортов тыквы: пищевых, кормовых, декоративных (с пестрыми плодами). Хорошо известные кабачки и патиссоны - тоже сорта тыквы. Бутылочная тыква с крайне причудливыми плодами, из которых делают посуду, относится к роду *Lagenaria*. Одна из самых популярных овощных культур - огурец обыкновенный, или посевной (*Cucumissativus*) (рис. 8.23), его родина - Индия. Близкая родственница огурцов - дыня обыкновенная, или столовая (*Cucumis melo*), вероятно, происходит из тропиков Африки.

К числу самых популярных у нас тыквенных принадлежит арбуз столовый (*Citrullus vulgaris*), возделываемый в России в основном в южных районах (Нижней Волге, Краснодарского края), в условиях жаркого и сухого лета. Арбузы часто достигают 10 кг и более и отличаются исключительно высокой сахаристостью (до 11%). На силос разводят арбуз кормовой (*C. colocynthoides*) с сахаристостью до 3%. Родина арбузов - Африка.



Рис. 8.23. Тыквенные. Огурец посевной (*Cucumis sativus*): 1 - фрагмент побега с цветками и плодами; 2 - семя; 3 - продольный разрез женского цветка; 4 - продольный разрез мужского цветка

На Кавказе культивируют также виды рода Люффа (*Luffa*). В их крупных продолговатых плодах имеется мощная сеть прочных сосудистых пучков. После вымачивания плодов в воде она полностью освобождается от мякоти, и ее можно использовать в качестве мочалки.

Семена тыквы применяют в медицине, в том числе как глистогонное средство.

Порядок Каперцовые - Capparales

Порядок объединяет 4 семейства, из которых в умеренном климате северного полушария наиболее известно семейство Крестоцветные, или Капустные.

Семейство Крестоцветные, или Капустные, - Cruciferae, или Brassicaceae

Семейство объединяет 380 родов и 3000 видов, распространенных во внетропических областях северного полушария, и прежде всего в Средиземноморье, Юго-Западной и Центральной Азии (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КРЕСТОЦВЕТНЫЕ	
Количество родов — 380, видов — 3000	
Формула цветка: $*C_{2+2}C_4A_{2+4}G_{(2)}$ — для всех представителей	
Распространение — повсеместно, но главным образом умеренные и холодные зоны	
Жизненные формы — одно- и многолетние травы, реже кустарники и полукустарники	
Листья — простые очередные, цельные или расчлененные (лировидные)	
Соцветия — кистевидные, щитковидные	
Плоды — стручки и стручочки	
Важнейшие роды — Горчица (<i>Brassica</i>), Редька (<i>Raphanus</i>), Желтушник (<i>Erysimum</i>)	

Жизненные формы - многолетние или однолетние травы, очень редко - полукустарники и кустарники. Листорасположение очередное; листья простые, без прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные, 4-членные. Чашелистиков 4, расположены в два круга, причем во внутреннем круге имеют при основании мешковидные выросты. Лепестков 4, расположенных крестообразно (отсюда и название семейства). Андроцей четырехсильный: 2 короткие тычинки находятся в наружном круге, а 4 длинные - во внутреннем. У основания тычиночных нитей находятся нектарники - выросты оси цветка. Завязь верхняя, состоит из двух сросшихся плодолистиков, 2-гнездная, с различным количеством семязачатков. Столбик с головчатым или двухлопастным рыльцем. Плоды - стручки или стручочки, вскрываются двумя створками с остающейся перегородкой, иногда не вскрывающиеся (разламывающиеся на членики) или односемянные, орешковидные. Семена без эндосперма. Большинство крестоцветных цветут белыми или желтыми цветами. Соцветия представляют простые или двойные щитковидные кисти, без конечного цветка. В начале распускания соцветия выглядят как щитки, но вследствие интеркалярного роста нижние части соцветий приобретают кистевидную форму.

Характерны вместилища мирозина в вегетативных органах, семенах и соцветиях, содержащие фермент, гидролизующий серосодержащие соединения у многих представителей крестоцветных.

Почти все сорные и мусорные крестоцветные представлены однолетними растениями: пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), ярутка полевая (*Thlaspi arvense*), виды рода Гулявник (*Sisymbrium*) и др. Крестоцветные имеют большой процент однолетников, но большинство из них все же многолетние травы, как, например, свербига восточная (*Bunias orientalis*) и сурепка (*Barbarea*). Почти все высокогорные и арктические виды представлены многолетниками.

К крестоцветным относится ряд важных в хозяйственном отношении растений. Первое место среди них занимает капуста огородная (*Brassica oleracea*). В северных широтах семена капусты высевают заблаговременно в парники для получения рассады. Известно очень много форм и сортов капусты (рис. 8.24). Например, в России очень популярна цветная капуста с ветвистыми соцветиями и недоразвитыми цветками. Из этого же вида произошла кольраби - растение с реповидным стеблем, содержащим особенно много витамина С. Редька и редис относятся к одному и тому же виду *Raphanus sativus*. В качестве приправы очень популярен хрен (*Armoracia rusticana*), встречающийся у нас и в диком виде. Это растение с крупными продолговатыми листьями и мощными соцветиями белых цветов. Достаточно распространен и род Горчица: белая (*Sinapis alba*), сарептская (*Brassica juncea*) (рис. 8.25) и черная (*B. nigra*). Особенно культивируют горчицу сарептскую и горчицу черную, поскольку их семена содержат большое количество жирных масел. Из них получают горчичное масло, используемое в пищевой

промышленности, а также горчичный порошок, содержащий глюкозид синигрин. Горчичный порошок оказывает прогревающее действие на кожу, поэтому в виде горчичников его широко применяют в медицинской практике. Также горчицу используют для мытья посуды, поскольку хорошо удаляет жир и другие загрязнения. В качестве масличных культур возделывают рапс (*Brassica napus* var. *oleifera*) и рыжик (*Camelina*). Как красильное растение используют вайду красильную (*Isatis tinctoria*). Виды Гесперис, или Вечерница (*Hesperis*), Левкой (*Matthiola*) и Лактофиоль (*Cheiranthus*) - декоративные, их разводят как садовые и комнатные растения.

Желтушник серый (*Erysimum canescens*) и некоторые виды сердечника (*Cardamine*) содержат сердечные гликозиды, используемые для приготовления препаратов кардиотонического действия.



Рис. 8.24. Крестоцветные. Капуста (*Brassica oleracea*): а - белокочанная; б - кольраби; в - брюссельская; г - листовая; 1 - соцветие (кисть); 2 - цветок без околоцветника; 3 - плод (стручок)

Порядок Ивоцветные - Salicales

Порядок включает единственное семейство - Ивовые.

Семейство Ивовые - Salicaceae

Семейство включает 3 рода и около 420 видов двудомных деревьев, кустарников, иногда кустарничков, произрастающих в умеренных и холодных областях северного полушария (см. ниже паспорт семейства).

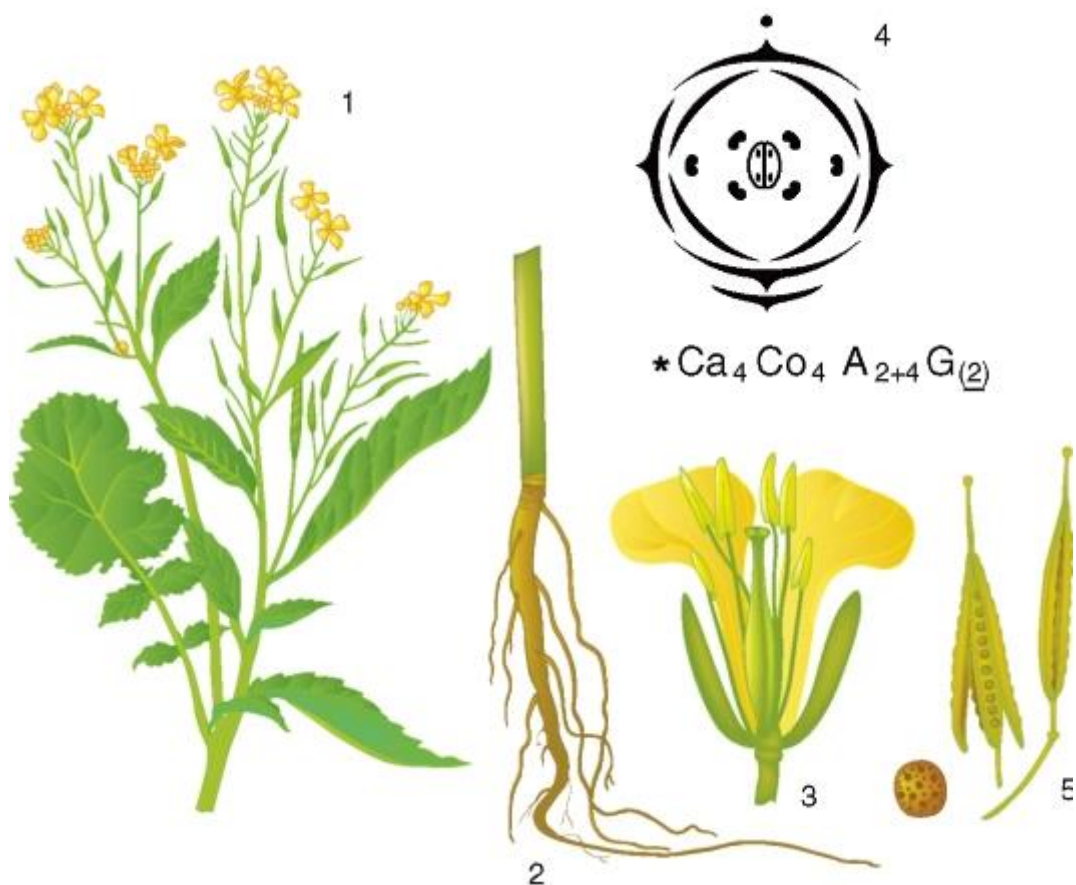


Рис. 8.25. Крестоцветные. Горчица сарептская [*Brassica juncea* (L.) Czegn.], 1 - часть побега; 2 - корневая система; 3 - цветок в разрезе; 4 - диаграмма и формула цветка; 5 - плоды; 6 - семя

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ИВОВЫЕ	
Количество родов — 3, видов — около 420	
Формулы цветков: $*\overset{\ominus}{P}_0 A_0 G_{(2)}$, $*\overset{\ominus}{P}_0 A_{2-\infty} G_0$	
Распространение — области с умеренным и холодным климатом северного полушария	
Жизненные формы — деревья, кустарники и кустарнички	
Листья — очередные, простые цельные, реже лопастные, с прилистниками	
Соцветия — колосовидные, сережковидные	
Плод — коробочка, вскрывающаяся двумя створками	
Важнейшие роды — Ива (<i>Salix</i>), Тополь (<i>Populus</i>)	

Жизненные формы - деревья, кустарники и кустарнички. Листья простые цельные, реже лопастные, с прилистниками; листорасположение очередное. Околоцветник отсутствует. Мужские цветки ивы состоят из различного числа тычинок (обычно 2-5), расположенных в пазухах кроющей чешуи (прицветника). В них имеются также 1-2 небольших нектарника или более (ивы). Завязь состоит из двух сросшихся плодолистиков, одногнездная, с многочисленными семязачатками. Столбик один, с несколькими рыльцами. Плод - коробочка, вскрывающаяся двумя створками.

Семена многочисленные, с пучком волосков, далеко разлетающиеся, но быстро теряющие всхожесть. Эндосперм отсутствует. Соцветия ботрические: кистевидные и колосовидные, называемые обычно сережками. Наиболее известны род Ива (*Salix*) и род Тополь (*Populus*).

Род *Ива* включает не менее 300 видов с разнообразным местообитанием. Ивы и тополя легко образуют придаточные корни, хорошо растут в заболоченных местах и речных поймах. Например, ветла (*S. alba*) встречается в основном в поймах рек; ива розмаринолистная (*S. rosmarinifolia*) и ива лопарская (*S. lapponum*) - обитатели болот; ива козья (*S. caprea*) (рис. 8.26) - растение лесов. Есть и очень мелкие ивы - кустарнички, например, ива травянистая (*S. herbacea*), растущая в тундре. Большинство ив цветет весной, до распускания листьев, привлекая своими душистыми соцветиями пчел и шмелей. Ивы иногда разводят в декоративных целях, в частности, так называемую вербу (*S. acutifolia*) и другие виды с красивой красной «корой» молодых побегов.

Род *Тополь* (*Populus*) насчитывает около 40 видов. У тополей нет отдельных нектарников в цветках, они ветроопыляемые, а тычинок больше, чем у ив (до 30). В еще большей степени, чем ивы, тополя растут в речных долинах, за исключением осины (*P. tremula*) и близкородственных ей лесных видов. Некоторые виды тополя достигают крупных размеров: до 40 м в высоту и нескольких метров в обхвате, например, тополь гибридный (*P. hybrida*), тополь белый, или серебристый (*P. alba*). К наиболее часто культивируемым видам тополей относят серебристый, бальзамический (*P. balsamifera*) родом из Северной Америки с приятно пахнущими листьями и пирамидальный (*P. nigra* var. *italica*), широко распространенный на Украине, в Крыму и на Северном Кавказе (см. рис. 8.26). Благодаря рекордной скорости роста тополь - самый перспективный из древесных пород для кумуляции солнечной энергии, хотя в городском озеленении его женские экземпляры неудобны из-за «пуха» семян.

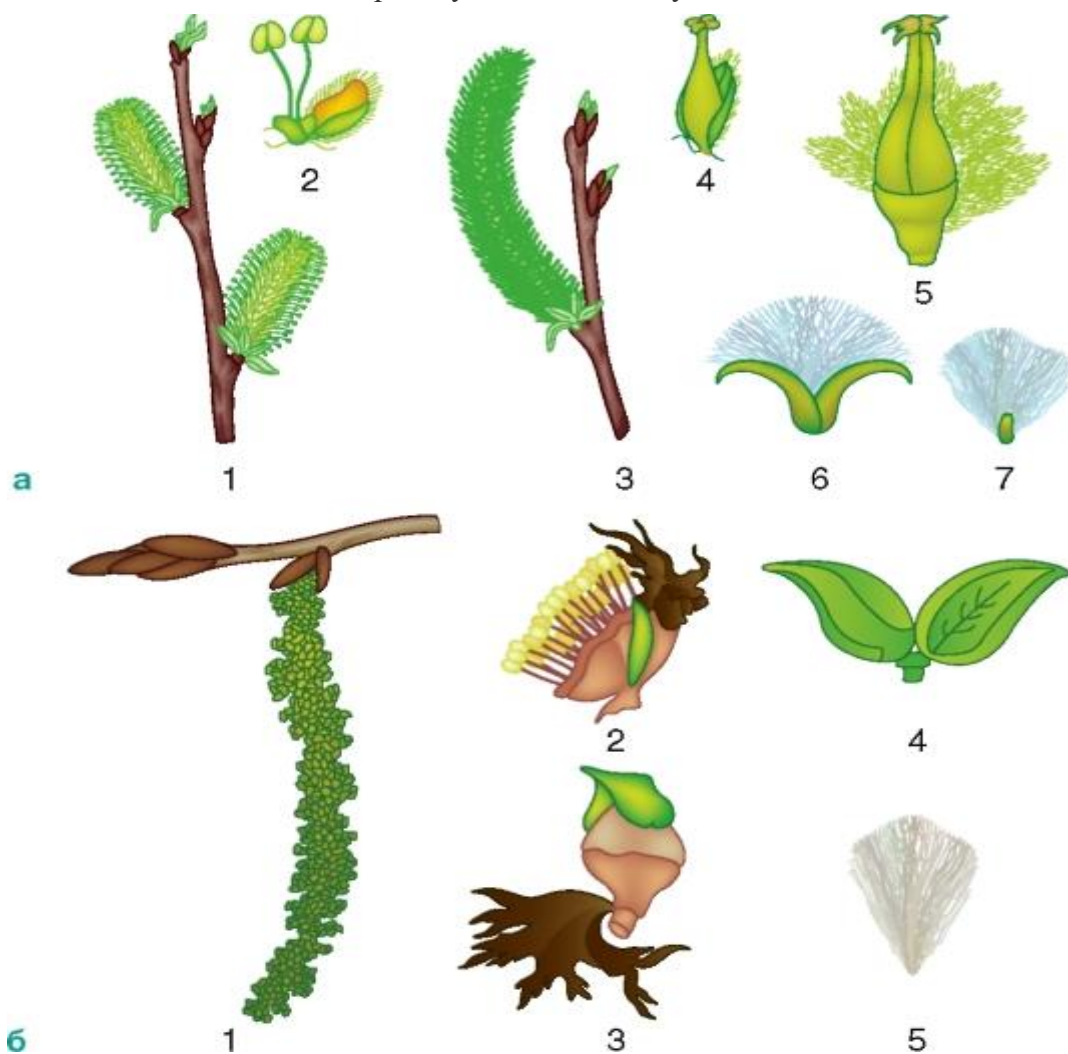


Рис. 8.26. Ивовые: а - ива козья (*Salix caprea*): 1 - мужское соцветие; 2 - мужской цветок; 3 - женское соцветие; 4 - женский цветок; 5 - завязь; 6 - плод; 7 - семя; б - тополь

пирамидальный (*Populus nigra*): 1 - мужское соцветие; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок; 4 - раскрывшийся плод; 5 - семя

У некоторых ивовых найдены флавоноиды, в коре - дубильные вещества. Древесину ивовых используют на топливо, а прутья - для плетения корзин. Ивовые служат кормом для лосей, зайцев и оленей. Ивовый веточный корм неплохо едят и домашние животные.

Почки тополя черного (*P. nigra*) применяют в медицине как антиревматическое средство.

Порядок Вересковые - Ericales

Порядок объединяет несколько семейств, практическое значение из которых имеют собственно Вересковые.

Семейство Вересковые - Ericaceae

Семейство насчитывает 140 родов и 3500 видов, распространенных во всех зонах, кроме степей и пустынь (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ВЕРЕСКОВЫЕ
Количество родов — 140, видов — 3500
Формулы цветков: $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{5+5}G_{(5)}$ — черника обыкновенная (<i>Vaccinium myrtillus</i>); $*Ca_{(4)}Co_{(4)}A_{4+4}G_{(7)}$ — клюква (<i>Oxycoccus</i>), брусника (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)
Распространение — повсеместное, кроме пустынь и степей
Жизненные формы — полукустарники, кустарнички или кустарники, редко деревья
Листья — очередные, реже супротивные, цельные, вечнозеленые, без прилистников
Соцветия — кисти, зонтики, щитки, редко одиночные цветки
Плоды — ягода, костянка или коробочка
Важнейшие роды — Брусника (<i>Vaccinium</i>), Рододендрон (<i>Rhododendron</i>), Багульник (<i>Ledum</i>), Клюква (<i>Oxycoccus</i>)

Жизненные формы - полукустарники, кустарнички или кустарники, редко деревья. Вересковые - обитатели кислых почв, склонны к образованию чистых зарослей. На корнях имеют особый тип микоризы. Грибные гифы образуют мощное скопление вокруг корней и способствуют расселению вересковых на кислых почвах. Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья простые, цельные, вечнозеленые, без прилистников. Листья могут быть плоскими, широкими, кожистыми (как у брусники) и мелкими, линейными, с завернутыми внутрь краями и с бороздкой на нижней стороне, в которой расположены так называемые эрикоидные устьица, приспособленные к засушливым местообитаниям. Цветки обоеполые, правильные. Околоцветник двойной, двулици пятичленный. Чашечка сростнолистная (иногда раздельная), часто остающаяся при плодах. Венчик спайно-, реже раздельнолепестной. Тычинок чаще всего 10, расположены в 2 круга, причем наружные тычинки противостоят чашелистикам. Число тычинок в 2 раза больше количества лепестков, и они часто имеют два рожковидных выроста и открывающиеся клапанами пыльники. Завязь верхняя или нижняя, состоит из 5 (4-10) сросшихся плодолистиков, чаще 5-гнездная, с различным количеством семязачатков. Столбик с головчатым рыльцем. Соцветия кистевидные, зонтиковидные и щитковидные.

Плод - ягода (подсемейство Брусничные), костянка или коробочка (подсемейства Вересковые и Рододендровые). Семена мелкие, с эндоспермом.

Среди вересковых отсутствуют травы, большинство видов северного полушария - кустарнички (хамефиты). Есть довольно высокие кустарники и даже небольшие деревца, например, земляничное дерево (*Arbutus andrachne*), произрастающее на Южном берегу Крыма и Западном Кавказе. К роду Рододендрон (*Rhododendron*) относят половину видов всего семейства; не менее 15 видов встречается в Карпатах, на Кавказе и в Сибири. К

красивоцветущим кустарникам относят рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum*), называемый багульником. У него многочисленные лиловые цветки распускаются еще до появления листьев. Садовые декоративные азалии (*Azalia*) обильно цветут розовыми, лиловыми, красными и белыми цветами в прохладных оранжереях, что обуславливает практическое значение этого рода. В странах с мягкой влажной зимой их выращивают и в открытом грунте.

К растениям верховых сфагновых болот относят багульник (*Ledum palustre*) (рис. 8.27, а), названный так из-за сильного запаха, обусловленного высокой концентрацией своеобразных эфирных масел (запах может вызвать даже головную боль); мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata*); голубику (*Vaccinium uliginosum*); клюкву (*Oxycoccus quadripetalus* и *O. microcarpus*).



Рис. 8.27. Вересковые: а - клюква болотная (*Oxycoccus palustris*): 1 - плод; 2 - цветок; 3 - часть побега с плодами; 4 - общий вид растения; б - багульник болотный (*Ledum palustre*): 5 - фрагмент побега с плодами; 6 - фрагмент побега с цветками; 7 - цветок

Такие растения из подсемейства Брусничные, как клюква, брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) и черника (*Vaccinium myrtillus*), относят к немногим дикорастущим плодово-ягодным растениям (рис. 8.27, б), которые имеют лечебное и хозяйственное значение и практически не поддаются культивированию. Все эти виды, в отличие от большинства вересковых, обладают нижней завязью, поэтому их иногда относят к особому семейству.

В медицине используют листья и побеги толокнянки (*A. uva-ursi*) в качестве мочегонного и дезинфицирующего средства, а также траву багульника, известную своим противокашлевым действием.

Порядок Примуловые, или Первоцветные, - Primulales

Порядок включает 4 семейства, из которых наиболее известно одноименное семейство Примуловые (Первоцветные).

Семейство Примуловые (Первоцветные) - Primulaceae

Семейство объединяет 30 родов и около 1000 видов, произрастающих в горных и умеренных районах северного полушария (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ПРИМУЛОВЫЕ
Количество родов — 30, видов — около 1000
Формула цветка: $*C_{a(5)}C_{o(5)}A_5G_{(5)}$ — первоцвет весенний (<i>Primula veris</i>)
Распространение — умеренные и субтропические районы, часто горы, редко тропики
Жизненная форма — многолетние, и однолетние травы
Листья — очередные, простые, супротивные или мутовчатые, без прилистников
Соцветия — зонтик, кистевидное или метельчатое
Плод — коробочка
Важнейшие роды — Примула (<i>Primula</i>), Вербейник (<i>Lysimachia</i>), Цикламен (<i>Cyclamen</i>)

Жизненная форма - многолетние и однолетние травы, нередко розеточные или подушковидные. Листорасположение очередное, супротивное или мутовчатое. Листья простые, без прилистников. Цветки обоеполые, правильные; околоцветник двойной, чаще пятичленный. Чашечка сростнолистная, чаще остающаяся. Венчик спайнолепестный, с более или менее длинной трубкой и отгибом; лепестки изредка почти свободные. Андроцей состоит из 5 тычинок, противостоящих лепесткам, свободных или прирастающих к трубке венчика, редко могут быть 5 стаминодий в виде чешуй. Завязь верхняя, одногнездная, со многими или несколькими семязачатками. Столбик один, с небольшим головчатым рыльцем. Соцветия ботрические: зонтики, кистевидные или метельчатые. Плод - коробочка, вскрывающаяся зубчиками или створками. Семян много или несколько, с эндоспермом.

Род *Примула*, или *Первоцвет* (*Primula*), очень многочисленный, известно не менее 500 видов, особенно много их в горах. Это розеточные травы, по большей части с зонтиковидными соцветиями. Цветки примул окрашены в розовый, красный, оранжевый и желтый цвета. Желтую окраску цветков имеют первоцвет весенний или баранчики (*P. veris*) - единственный вид, встречаемый в средней полосе европейской части России. У цветков примул хорошо выражена длинная трубка венчика, а у рода Вербейник (*Lysimachia*) она часто практически отсутствует. Многие виды примул высокодекоративны, поэтому их охотно разводят в садах. Часто встречаются в средней полосе России и некоторые виды вербейников, например вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris*) и луговой чай или вербейник монетчатый (*L. nummularia*).

Известные декоративные виды - представители рода Цикламен, или Альпийская фиалка (*Cyclamen*). Цикламен персидский (*C. persicum*) - одно из важнейших горшечных зимнецветущих растений европейских городов. Для первоцветных характерны секреторные клетки, содержащие фенолы и сапонины.

Порядок Мальвоцветные - Malvales

Порядок объединяет 11 семейств, 2 из которых - Липовые и Мальвовые - произрастают в странах СНГ. Остальные семейства исключительно тропические и субтропические.

Семейство Липовые - Tiliaceae

Семейство насчитывает 46 родов и более 450 видов, широко распространенных в тропиках и умеренных широтах северного полушария (см. ниже паспорт семейства).

Жизненные формы - деревья или кустарники, реже травы. Листорасположение очередное; листья с простой, цельной или лопастной листовой пластинкой, с опадающими прилистниками. Цветки обоеполые, правильные, обычно белые или желтые, средних размеров. Околоцветник 4-, 5-членный. Чашечка, как правило, раздельнолистная. Венчик раздельнолепестный. Тычинок, как правило, в большом количестве, они свободные или при основании соединены в 5-10 пучков, иногда стаминодии. Гинецей ценокарпный,

состоит из различного количества плодолистиков (2, 5 или ∞). Завязь верхняя, двухили многогнездная, обычно с несколькими семязачатками в гнезде. Рыльце простое, головчатое или лопастное. Соцветия часто цимойдные, многоцветковые.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЛИПОВЫЕ	
Количество родов — 46, видов — более 450	
Формула цветка: $*Ca_5Co_5A_{5+5+5+5}G_{(5)}$ — липа (<i>Tilia</i>)	
Распространение — тропики, умеренные широты Северного полушария	
Жизненные формы — деревья или кустарники, реже травы	
Листья — очередные, простые, цельные или лопастные, с опадающими прилистниками	
Соцветия — цимойдные, многоцветковые	
Плоды — коробочка, односемянной орех	
Важнейший род — Липа (<i>Tilia</i>)	

Плод - коробочка или односемянной орех (у липы). Семена с эндоспермом.

В северной умеренной зоне семейство представлено только родом Липа (*Tilia*) (рис. 8.28). Это крупные деревья, в зоне широколиственных лесов часто играющие роль лесобразующих пород. У всех видов широкие листья с сердцевидным основанием. Цветут липы обычно позднее большинства древесных пород, а их цветки очень богаты нектаром и представляют собой прекрасный медонос. Липовый мед считается одним из лучших. Он, как и цветки липы, из которых готовят отвар, обладает лекарственными свойствами, действуя как потогонное и жаропонижающее средство. Липовое лыко издавна используют для плетения рогож, изготовления мочалок.

Интересно, что липу обыкновенную (*T. cordata*) и более газоустойчивые виды липы - широколистную (*T. platyphyllos*) и бегониелистную (*T. begoniifolia*) - используют для озеленения улиц и парков. К этому семейству относят также виды рода Джут (*Corchorus*), представленные травами и полукустарниками, некоторые виды - важнейшие волокнистые растения. Из волокон джута изготавливают мешки, веревки, сети. Основные районы выращивания джута находятся в Восточной Индии.

Семейство Мальвовые - Malvaceae

Семейство насчитывает около 85 родов и более 1500 видов, произрастающих в основном в тропиках и субтропиках, сравнительно немногие - в умеренных областях (см. ниже паспорт семейства).

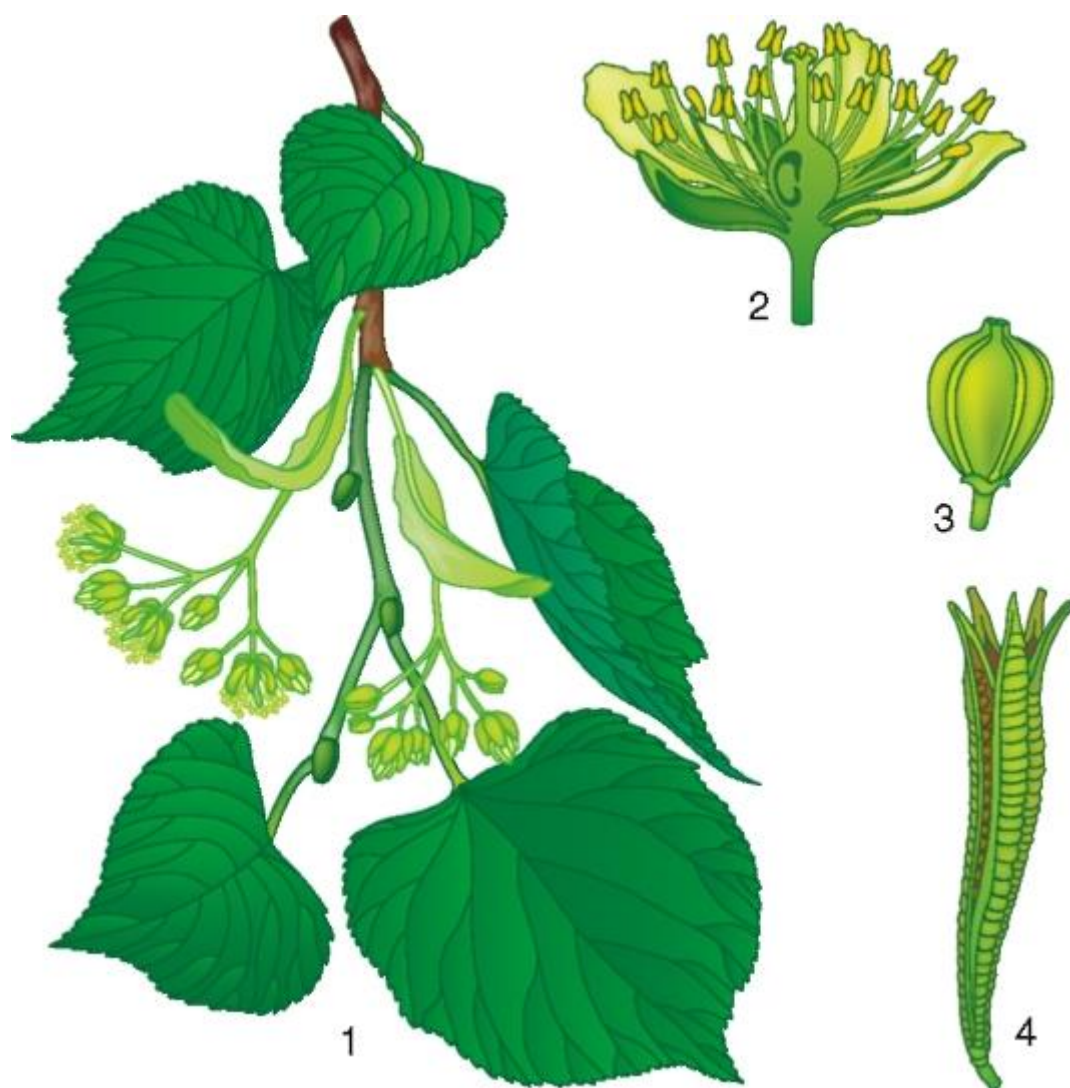


Рис. 8.28. Липовые. Липа обыкновенная: 1 - цветущая ветвь липы обыкновенной (*Tilia cordata*); 2 - цветок в продольном разрезе; 3 - плод; 4 - вскрывающаяся коробочка

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА МАЛЬВОВЫЕ	
Количество родов — около 85, видов — более 1500	
Формулы цветков: $*Ca_{3+(5)}Co_5A_{(\infty)}G_{(\infty)}$ — мальва лесная (<i>Malva sylvestris</i>); $*Ca_{6+(5)}Co_5A_{0+5+5}G_{(\infty)}$ — алтей лекарственный (<i>Althaea officinalis</i>)	
Распространение — широкое, особенно в тропиках и саваннах	
Жизненные формы — травы, кустарники или деревья	
Листья — простые лопастные, пальчатораздельные, реже цельные, с прилистниками	
Соцветия — пимозные	
Плод — коробочка	
Важнейшие роды — Алтей (<i>Althaea</i>), Хлопчатник (<i>Gossypium</i>)	

Жизненные формы - травы, кустарники или деревья. Листорасположение очередное; листья простые лопастные, пальчатораздельные, реже цельные, с прилистниками. Цветки обоеполые, правильные, крупные или средних размеров, часто яркоокрашенные, одиночные или в тирсоидных соцветиях. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка раздельноили сrostнолистная, часто с подчашием, состоит из 3-5, реже 2 чашелистиков. Подчашие мальвовых похоже на подчашие розоцветных, но природа их различна. Венчик состоит из 5 свободных лепестков или сросшихся при основании. Тычинки многочисленные, срастаются в трубку, прирастающую при

основании к лепесткам. Пыльники двухгнездные, часто некоторые из них превращены в стаминодии. Гинецей ценокарпный состоит из 5 или большего числа плодолистиков. Завязь верхняя, 5- или многогнездная, с одним или несколькими семязачатками. Плод - коробочка (хлопчатник, гибискус). У многих мальвовых (например, мальвы, алтея) (рис. 8.29) плод при созревании распадается на отдельные плодики-мерикарпии с различными приспособлениями к зоохории. Это можно обнаружить после прогулки по лесу, вынося на себе множество цепких плодиков мальвовых. Семена с эндоспермом. Пыльцевые зерна крупные, покрытые шипиками, иногда имеются звездчатые и многоярусные волоски. В коре и сердцевине присутствуют слизевые клетки.

Цветки мальвовых, как правило, крупные и яркие. Такими цветками обладает мальва [научное название - «алтей розовый» (*Althaea rosea*)], которую часто разводят в наших садах и палисадниках, особенно в сельской местности. Корень алтея лекарственного (*A. officinalis*) используют в качестве отхаркивающего, смягчительного и противовоспалительного средства.

Излюбленные цветы в тропических странах - гибискусы - представители крупного рода *Hibiscus*. Выведено много культурных сортов, цветки некоторых из них достигают 20 см в диаметре.

К мальвовым относят одно из важнейших растений мирового хозяйства - хлопчатник (*Gossypium*). Хлопчатник - сырье для текстильной промышленности, в качестве пряжи используют волоски семян, заполняющих коробочку. Волоски состоят из чистой целлюлозы, покрытой сверху кутином. При удалении последнего получают настоящую гигроскопическую вату. Из семян добывают ценное хлопковое масло. Дикорастущие тропические виды хлопчатника - кустарники. Культурные сорта [хлопчатник обыкновенный (*G. hirsutum*)] используют как однолетники. Хлопчатник имеет глубокопальчато-лопастные листья, желтые цветы и плоды-коробочки с большим количеством семян. В мировом производстве волокна доля хлопка составляет более 50%. Наибольшие площади заняты хлопком в Индии, Египте, США, Узбекистане.

Как волокнистое растение издавна культивируют и кенаф (*Hibiscus cannabinus*). Из его стеблей получают волокно высокого качества. Центр культуры этого растения - Индия. Его разводят в некоторых районах Средней Азии и Казахстана.



Рис. 8.29. Мальвовые. Алтей лекарственный (*Althaea officinalis*): 1 - надземная часть; 2 - цветок в разрезе; 3 - плод; 4 - диаграмма и формула цветка; 5 - корневище

Порядок Крапивоцветные - Urticales

Порядок объединяет 5 семейств, из которых ниже рассмотрено собственно Крапивные.

Семейство Крапивные - Urticaceae

В семействе около 45 родов и свыше 850 видов, широко распространенных по всему земному шару, но главным образом в тропиках и горных влажных субтропических лесах, немногие виды - в странах умеренного климата (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КРАПИВНЫЕ	
Количество родов — около 45, видов — свыше 850	
Формулы цветков: ♂*P ₍₃₎ A ₄ G ₀ , ♀*P ₍₃₎ A ₀ G ₍₂₎ — крапива двудомная (<i>Urtica dioica</i>)	
Распространение — повсеместное, но главным образом в тропиках и субтропиках	
Жизненные формы — травы, реже кустарники или небольшие деревья	
Листья — супротивные или очередные; часто, но не всегда с прилистниками	
Соцветия — сережковидные, метельчатые, головчатые, в основе которых лежат тирсы	
Плоды псевдомонокарпные — орех, часто очень мелкий, или семянка	
Важнейший род — Крапива (<i>Urtica</i>)	

Жизненные формы - травы, реже кустарники или небольшие деревья. Листья простые, с накрест супротивным или очередным листорасположением; часто, но не всегда с прилистниками. Характерны цистолиты и длинные лубяные волокна. Цветки обычно раздельнополые, мелкие, с простым невзрачным околоцветником из 4-5 свободных или сросшихся листочков. Тычинок столько же, сколько листочков околоцветника, противостоящих им. Гинецей состоит из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с одним семязачатком. Столбик тоже один, заканчивающийся различным количеством рылец. Цветки в цимозных соцветиях: сережковидные, метельчатые, головчатые, в основе которых лежат тирсы. Плоды псевдомонокарпные - орех, часто очень мелкий, или семянка. Семена с эндоспермом. У многих плоды распространяются животными (зоохория), но и вегетативное размножение имеет не меньшее значение.

Из рода *Крапива (Urtica)*, все 30-35 видов которого обладают жгучими эмергенцами, наиболее известны однодомная крапива жгучая (*U. urens*) и крапива двудомная (*U. dioica*) (рис. 8.30). Двудомная крапива - высокое многолетнее растение, быстро распространяющееся с помощью корневищ, живущая как сорное растение вблизи жилища человека. Крапива двудомная - типичный нитрофил, поскольку обитает на почвах с повышенным содержанием азота. Жгучий эмергенец имеет колбовидное основание и крючок на верхушке, под которым клеточные стенки окремневают и становятся чрезвычайно ломкими. При соприкосновении верхушка эмергенца отламывается, острые осколки проникают в кожу, и клеточный сок вводится в ранку. В клеточном соке обнаружены гистамин орекохолин, различные органические кислоты (в том числе муравьиная кислота) и их соли.

Не менее жгучи и другие виды крапивы, в том числе крапива коноплелистная (*U. eannabina*) с листьями, напоминающими коноплю. Ожоги некоторых тропических видов рода Лапортея (*Laportea*) оставляют болевые ощущения в течение нескольких месяцев. Однако некоторые крапивные не обладают жгучими волосками, например род Пилея (*Pilea*). Виды этого рода часто культивируют как комнатные декоративные растения.

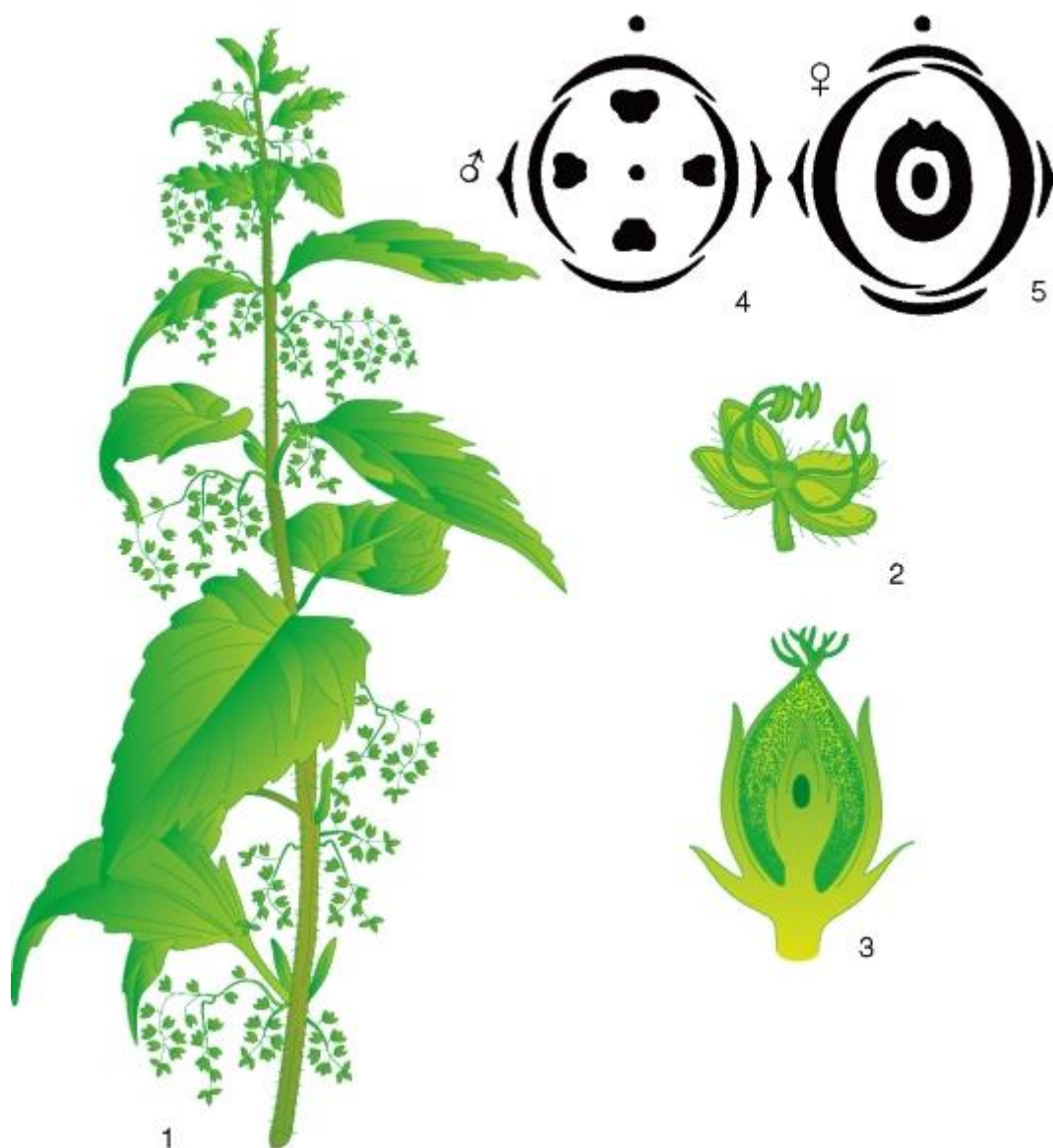


Рис. 8.30. Крапивные. Крапива двудомная (*Urtica dioica*): 1 - часть мужского растения; 2 - мужской цветок; 3 - продольный разрез женского цветка; 4 - диаграмма мужского цветка; 5 - диаграмма женского цветка

Важнейшее полезное растение семейства - рами, или крапива китайская (*Boehmeria nivea*), волокнистое растение родом из Китая. Рами - высокая трава с мощной корневой системой. Из длинных волокон делают ткани исключительно высокого качества и высшие сорта бумаги (например, для денежных знаков).

Крапива двудомная - известное лекарственное растение, богатое витаминами (в основном витаминами А, С) и флавоноидами. Ее молодые листья используют для приготовления салатов и супов, а в сушеном виде применяют в медицине как кровоостанавливающее средство.

Порядок Молочайные - Euphorbiales

К порядку относятся 4 семейства, важнейшее из которых - семейство собственно Молочайные.

Семейство Молочайные - Euphorbiaceae

Молочайные - огромное семейство, включающее не менее 300 родов и 7500 видов (см. ниже паспорт семейства). К молочайным относят несколько очень больших родов,

представители которых произрастают в тропиках, например, филлантус (*Phyllanthus*) и кротон (*Croton*); оба рода насчитывают по 750 видов каждый. В странах умеренного климата северного полушария количество молочайных заметно уменьшается. Род Молочай (*Euphorbia*) (рис. 8.31), представленный примерно 2000 видами, распространен по всему миру.

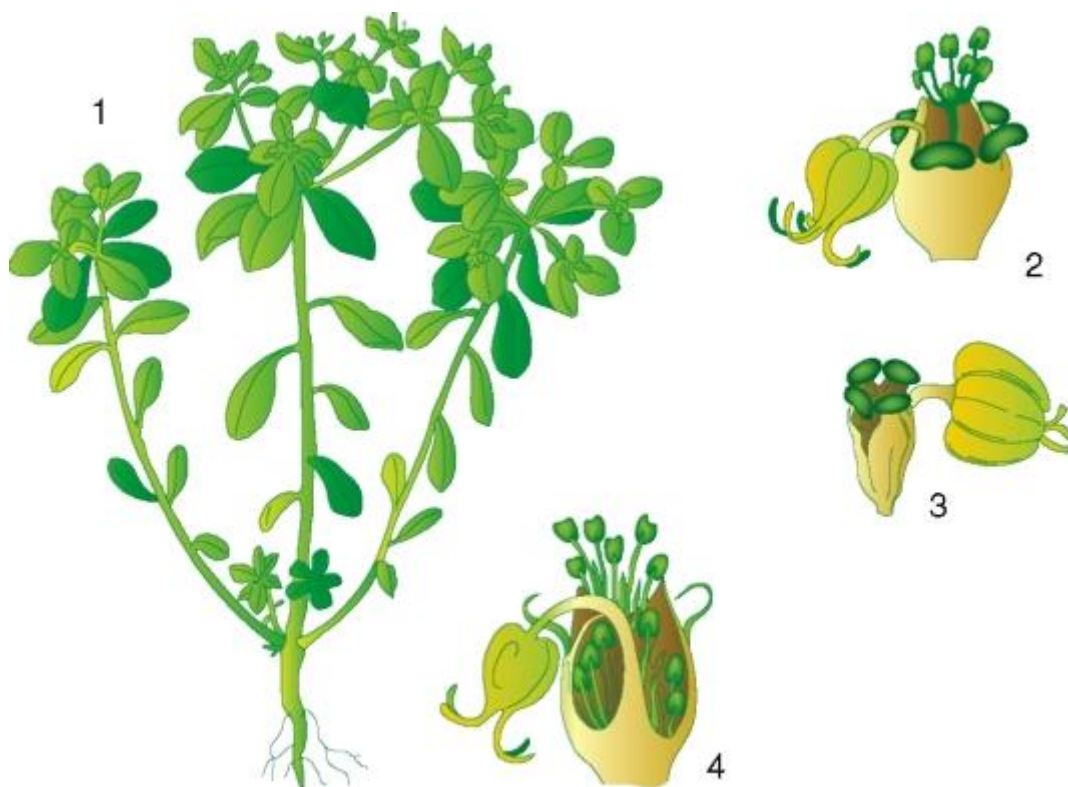


Рис. 8.31. Молочайные. Молочай-солнцегляд (*Euphorbia helioscopia*): 1 - общий вид; 2 - циатий; 3 - плод; 4 - циатий в разрезе

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА МОЛОЧАЙНЫЕ
Количество родов — 300, видов — 7500
Формулы цветков: $*\sigma^{\circ}P_{\sigma}A_1G_0$, $*\rho^{\circ}P_{\rho}A_0G_{\underline{2}}$ — молочай-солнцегляд (<i>Euphorbia helioscopia</i>)
Распространение — повсеместно, кроме приполярных тундр
Жизненные формы — деревья, кустарники, травы, суккуленты кактусовидные, водные формы
Листья — простые или пальчатосложные, с прилистниками, очередные, реже супротивные или мутовчатые
Соцветия — тирсы, плейохазии
Плод — дробная коробочка, или регма
Важнейший род — Молочай (<i>Euphorbia</i>)

Жизненные формы молочайных чрезвычайно разнообразны: высокие деревья, кустарники, лианы, похожие на кактусы стеблевые суккуленты, водные растения и травы. Латекс (млечный сок) встречается примерно у трети представителей семейства и нередко ядовит. Он накапливается в нечленистых или членистых млечниках, отдельных клетках или мешках, локализирующихся во всех частях растений.

Листья молочайных простые или пальчатосложные, с прилистниками. Листорасположение очередное или супротивное. Цветки всегда раздельнополые, актиноморфные, лишены околоцветника, но у ряда других представителей семейства околоцветник имеется и иногда даже двойной, 5-членный. Число тычинок в мужском цветке варьирует от одной до неопределенного количества. Нити тычинок свободные или

сросшиеся различным образом. Гинецей женского цветка ценокарпный, состоит из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь 3-гнездная, в каждом из гнезд содержится по 1 семязачатку. Столбиков 3, свободных или в той или иной степени сросшихся, у каждого столбика может быть несколько рылец. Цветки обычно собраны в тирсы, но очень специализированные. Парциальные соцветия получили название циатиев (от греч. *kyathos* - чаша). Циатий представляет собой собрание нескольких мужских цветков вокруг одного женского в центре. Мужской цветок при этом состоит из одной тычинки, а женский - из пестика.

Плод ценокарпный - трехорешек, так называемая регма, по своим морфологическим особенностям близкий к дробной коробочке. При созревании такой плод распадается на три части, отрывающиеся от центральной колонки и вскрывающиеся двумя створками. В одних случаях плод, подсыхая, может разбрасывать семена, в других он становится сочным, напоминая ягоду, например, съедобный ягодообразный плод у филлантуса кислого (*Phyllanthus acidus*). Семена обычно довольно крупные, с обильным эндоспермом.

Молочайные растения богаты различными продуктами вторичного метаболизма, которые накапливаются в латексе: тритерпеноидами, антрахинонами, сапонинами, алкалоидами разных типов. Семена нередко содержат значительное количество жирного масла.

Практическое значение для человека имеют несколько видов этого семейства. Важнейшее растение - гевея бразильская, или каучуковое дерево (*Hevea brasiliensis*). Из латекса гевеи получают каучук. Родина гевеи - Южная Америка. Корнеклубни маниока, или кассавы (*Manihot esculenta*), содержат крахмал, их используют в тропиках аналогично картофелю. Семена видов тунга (*Aleurites*) дают высококачественное масло, применяемое в технике и лакокрасочной промышленности. Из семян клещевины (*Ricinus communis*) получают касторовое масло, обладающее сильным слабительным эффектом. Кроме масел, семена этого семейства содержат очень ядовитые белковые соединения - лектины; даже одно съеденное семя может вызвать тяжелые последствия. В условиях средней полосы России клещевину выращивают как однолетник, а в тропиках она имеет вид дерева высотой несколько метров.

Подкласс Розиды - Rosidae

Подкласс включает 40 порядков, 160 семейств, 2800 родов, 55 000 видов.

Порядок Камнеломковые - Saxifragales

Порядок объединяет 9 семейств, из которых ниже рассмотрены семейства Камнеломковые и Крыжовниковые.

Семейство Камнеломковые - Saxifragaceae

Семейство насчитывает 30 родов и около 600 видов, распространенных в холодных и умеренных областях северного и южного полушарий (см. ниже паспорт семейства). Встречаются также в высокогорьях тропических и субтропических зон.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КАМНЕЛОМКОВЫЕ	
Количество родов — 30, видов — около 600	
Формула цветка: $*C_5 C_5 A_{3-10} \underline{G}_{2-5 \text{ суп}}(2-5)$	
Распространение — холодные и умеренные зоны северного и южного полушарий	
Жизненная форма — травы	
Листья — простые цельные, листорасположение очередное	
Соцветия — цимозные, разного типа	
Плод — коробочка	
Важнейший род — Бадан (<i>Bergenia</i>)	

Жизненная форма - травы, образующие подушковидные куртинки в определенных климатических условиях. Листья простые цельные; листорасположение очередное. Цветки обоеполые или очень редко однополые, одиночные или собраны в различного типа цимойдные соцветия. Цветки чаще актиноморфные, реже зигоморфные. Околоцветник обычно двойной, пятичленный. Андроцей состоит из 5-10 свободных тычинок. Гинецей может быть апокарпным или ценокарпным, состоящим из 2-5 плодolistиков. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Плод - коробочка, раскрывающаяся по перегородкам.

Типичные представители камнеломковых, встречаемые почти на всей территории России, - невысокие влаголюбивые травы: камнеломка болотная (*Saxifraga hirculus*) и селезеночник обыкновенный (*Chrysosplenium alternifolium*). Камнеломковые играют заметную роль в растительном покрове высокогорий. Нередко они поселяются на осыпях, галечниках или в трещинах скал. Подобно толстянковым, камнеломковые активно размножаются вегетативно, за счет выводковых почек, столонов и корневых отпрысков. Многие виды камнеломковых культивируют, они совершенно незаменимы при создании каменистых садов и альпийских горок.

На юге Сибири широко распространен бадан толстолистный (*Bergenia crassifolia*). Его листья и корневища содержат до 27% таннидов, поэтому их широко используют в медицине. Перезимовавшие потемневшие листья могут служить заменителем чая. У ряда представителей камнеломковых найдены сапонины.

Семейство Крыжовниковые - Grossulariaceae

Семейство представлено одним очень полиморфным родом - Смородина (*Ribes*), часть видов которого иногда выделяют в самостоятельный род Крыжовник (*Grossularia*). Семейство насчитывает около 150 видов, встречаемых в умеренных зонах Евразии (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КРЫЖОВНИКОВЫЕ	
Количество родов	— 1, видов — около 150
Формула цветка:	*Ca ₍₅₎ Co ₅ A ₅ G ₍₇₎ — крыжовник обыкновенный (<i>Grossularia reclinata</i>)
Распространение	— в умеренных зонах Евразии
Жизненная форма	— кустарники
Листья	— простые расчлененные, очередные
Соцветие	— пазушная кисть
Плод	— ягода
Важнейший род	— Смородина (<i>Ribes</i>)

Жизненная форма - кустарники. Листья простые расчлененные; листорасположение очередное. Цветки по строению очень сходны с камнеломковыми: чашелистики сростаются основаниями в трубку, а лепестки сильно редуцированы. Андроцей состоит из 5 тычинок, чередующихся с лепестками. Гинецей ценокарпный, состоящий из 2 сросшихся плодolistиков. Завязь нижняя. Плод - сочная ягода. Соцветия - пазушные кисти.

Многие виды семейства широко выращивают как ягодные культуры. Крыжовник обыкновенный (*Grossularia reclinata*) отличается от настоящих смородин колючими побегами и опушенными ягодами; различные сорта ягод служат сырьем для пищевой промышленности.

Хорошо известны сорта черной смородины (*R. nigrum*), смородины красной (*R. rubrum*), с. колосистой (*R. spicatum*) и с. кислой (*R. acidum*). Листья черной смородины используют в качестве специй (например, при засолке грибов и огурцов); плоды содержат

значительное количество аскорбиновой кислоты, поэтому их используют (помимо других целей) в медицине как составную часть различных поливитаминных сборов.

Порядок Розоцветные - Rosales

Порядок насчитывает 3 семейства, из которых ниже рассмотрено одно, большое по численности и важности, - Розоцветные.

Семейство Розоцветные, или Розанные, - Rosaceae

Семейство насчитывает около 100 родов и не менее 3000 видов почти по всему земному шару, но преимущественно в северном полушарии - от субтропиков до Арктики (см. ниже характеристику семейства).

ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВА РОЗОЦВЕТНЫЕ				
Признак	Подсемейства			
	Спирейные (<i>Spiraeoideae</i>)	Розовые (<i>Rosoidae</i>)	Яблоневые (<i>Maloidae</i>)	Сливые (<i>Prunoideae</i>)
Гинецей	Апокарпный	Апокарпный, редко монокарпный	Ценокарпный	Монокарпный
Число плодолистиков в гинецее	5	∞ (редко 1)	(3–5) сросшихся	1
Завязь	Верхняя	Верхняя	Нижняя	Верхняя
Подчашие	Отсутствует	Часто у трав	Отсутствует	Отсутствует
Тип плода	Многолисточка, иногда сочная	Многоорешек, многокостянка, земляничина, цинародий	Яблоко	Однокостянка
Соцветие	Метелка, щиток, зонтик	Кисть, щиток, цимозные	Зонтик, щиток	Зонтик, одиночные цветки
Формулы цветков	$*Ca_5Co_5A_\infty G_{(5)}$	$*Ca_5Co_5A_\infty G_\infty$ $*Ca_{5+5}Co_5A_\infty G_\infty$ $*Ca_{4+4}Co_4A_\infty G_\infty$	$*Ca_5Co_5A_\infty G_{(3-5)}$	$*Ca_5Co_5A_\infty G_1$

Жизненные формы очень разнообразны: вечнозеленые и листопадные деревья, кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Листорасположение очередное или очень редко супротивное.

Листья простые или сложные, снабженные прилистниками, свободными или приросшими к черешку, реже - без прилистников. Цветки одиночные или собранные в соцветия различных типов, обычно энтомофильные, актиноморфные, циклические, обоеполые, часто с хорошо развитым гипантием: плоским, вогнутым или бокаловидным. Околоцветник двойной, венчик редко редуцирован. Чашелистиков и лепестков обычно по 5, реже 4. Чашечка часто с подчашием, образующим как бы наружный круг чашелистиков. Тычинок в 2-4 раза больше, чем лепестков, и они расположены в несколько кругов; реже их количество равно числу лепестков или чашелистиков. Гинецей апокарпный или ценокарпный, количество плодолистиков либо неопределенное, либо строго фиксированное; иногда плодолистик всего один (монокарпный гинецей). Завязь верхняя или нижняя. Плоды очень разнообразны: многолисточка, многоорешек, многокостянка, костянка, яблоко, редко коробочка. Семена без эндосперма или лишь с остаточным эндоспермом.

По строению цветка и плода в семействе четко различают 4 подсемейства: Спирейные, Розовые (рис. 8.32), Яблоневые, Сливые.

Подсемейство Спирейные - *Spiraeoideae*. Кустарники и многолетние травы. Гинецей апокарпный, состоит обычно из 2-5 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, гипантий чашевидный. Семязачатки многочисленные. Плод - многолисточка (иногда сочная), редко коробочка.

Род *Спирея* (*Spiraea*) (рис. 8.33). Кустарники с простыми листьями, без прилистников. Цветки обычно белые или розовые, в метельчатых, щитковидных или зонтиковидных соцветиях. Плод - многолистовка. Многие виды культивируют как декоративные растения.

Подсемейство Розовые - *Rosoidae*. Гинецей апокарпный, состоит из нескольких либо многих свободных плодолистиков; завязь верхняя. Плод - многоорешек либо многокостянка.

Род *Малина* (*Rubus*). Кустарники, кустарнички и многолетники. Плод - многокостянка. Наиболее известный вид - малина обыкновенная, или красная (*R. idaeus*), ценное пищевое и лекарственное растение. Плоды содержат значительное количество салициловой кислоты, что обуславливает их потогонное и жаропонижающее действие при простудных заболеваниях. Ежевика (*R. caesius*) и ряд близких видов отличаются сине-черными или черными плодами, более плотными, чем у малины.

Род *Лапчатка* (*Potentilla*). Очень широко распространена по лугам, пустырям, дорогам лапчатка гусиная (*P. ansehna*) с длинными ползу-

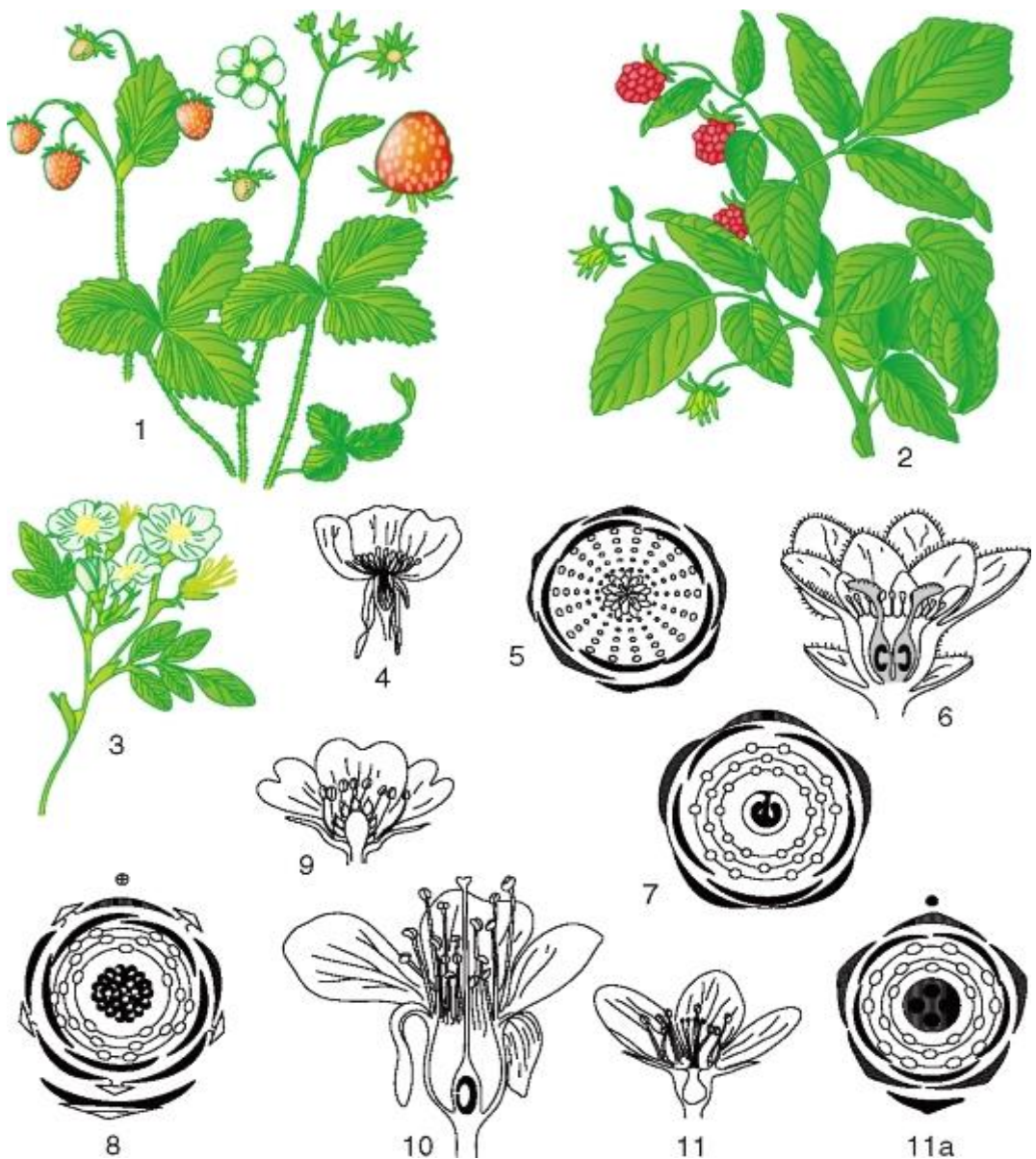


Рис. 8.32. Розоцветные: 1 - земляника (*Fragaria vesca*); 2 - малина (*Rubus idaeus*); 3 - шиповник коричный (*Rosa cinnamome*); 4 - шиповник собачий (*Rosa canina*), разрез цветков и диаграмма (5); 6 - спирея (*Spiraea cantoniensis*); 7 - диаграмма цветка

черешни (*Cerasus avium*); 8 - сабельник (*Comarum*), диаграмма цветка; 9 - лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*), разрез через цветок; 10 - слива (*Prunus*), разрез через цветок; 11 - груша обыкновенная (*Pyrus communis*), разрез через цветок (11а - диаграмма цветка)

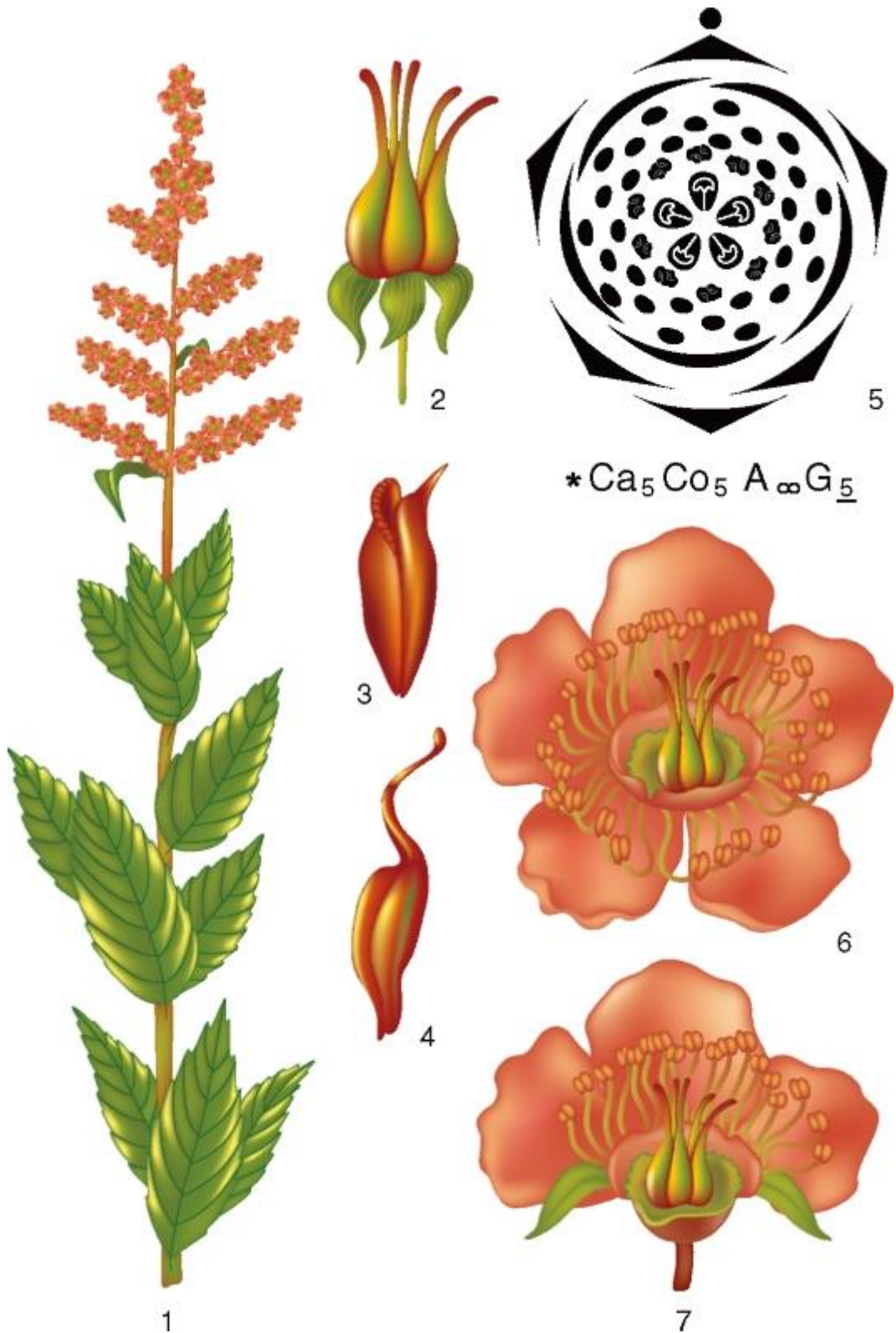


Рис. 8.33. Спирейные. Спирея иволистная (*Spiraea salicifolia* L.): 1 - общий вид растения; 2 - гинецей; 3 - плодник; 4 - плодолистик; 5 - диаграмма и формула цветка; 6 - цветок; 7 - цветок в разрезе

чими побегами, простыми, непарноперистыми листьями и довольно крупными одиночными ярко-желтыми цветками, у которых чашечка с подчашием. Повсеместно на сухих лугах и в светлых лесах растет лапчатка серебристая (*P. argentea*) с пальчатыми листьями, серебристо-опушенными и мелкими светло-желтыми цветками в рыхлых соцветиях. Калган, или лапчатка прямостоячая (*P. erecta*), отличается 4-членным



околоцветником, чашечкой с подчашием тройчатыми сидячими стеблевыми листьями и толстым корневищем, используемым в медицине при простудных и желудочно-кишечных заболеваниях.

Род Земляника (Fragaria). Цветки 5-членные, чашечка с подчашием. Плод - земляничина, или фрага, размножение вегетативное, длинными ползучими побегами - усами. В лесах, на полянах, опушках, лугах произрастает земляника обыкновенная лесная (*F. vesca*) (рис. 8.34), а в степях и на остепненных лугах - земляника зеленая (*F. viridis*). В качестве пищевого растения культивируют землянику ананасную (*F. ananassa*). Плоды земляники содержат яблочную, лимонную, хинную кислоты, витамин С, железо и фосфор, обеспечивающие ее лечебно-диетические свойства.

Земляника стала спасительницей Карла Линнея. Великий ученый тяжело заболел подагрой и от неминуемой смерти был спасен земляникой лесной (*Fragaria vesca*). Линней ел ягоды в течение всего периода ее плодоношения.

Род Гравилат (Geum). Многолетние травы, прикорневые листья лировидно-перистые, цветки 5-членные, чашечка с подчашием. Соцветия цимозные. Плод - многоорешек с приспособлением к эпизоохории.

Род Шиповник, или Роза (Rosa). Известно 250 видов в странах умеренного и теплого климата северного полушария и в горах тропиков. В цветке имеется вогнутое цветоложе, образующее гипантий, внутри которого находятся многочисленные свободные пестики с длинными стилодиями. Плод цинародий - многоорешек, окруженный кожистомясистым и окрашенным гипантием.

Шиповник служит ценным витаминным сырьем, поскольку содержит большое количество витамина С, а также витамины В₂, К, каротин (провитамин А), яблочную и лимонную кислоты. Такие красноцветковые виды, как шиповник морщинистый (*R. rugosa*), шиповник коричный (*R. cinnatomea*), служат источником витамина С. Из дикорастущих видов наиболее широко известен шиповник майский (*R. majalis*), а в культуре - шиповник собачий (*R. canina*). Сгущенный водный экстракт шиповника с сахаром (холосас) используют как желчегонный препарат. Ценнейшее розовое масло, применяемое в косметической, парфюмерной и медицинской промышленности, получают из лепестков розы дамасской (*R. damascena*). Шиповниковое масло, изготавливаемое из плодов (орешков) шиповника, применяют при ожогах кожи.

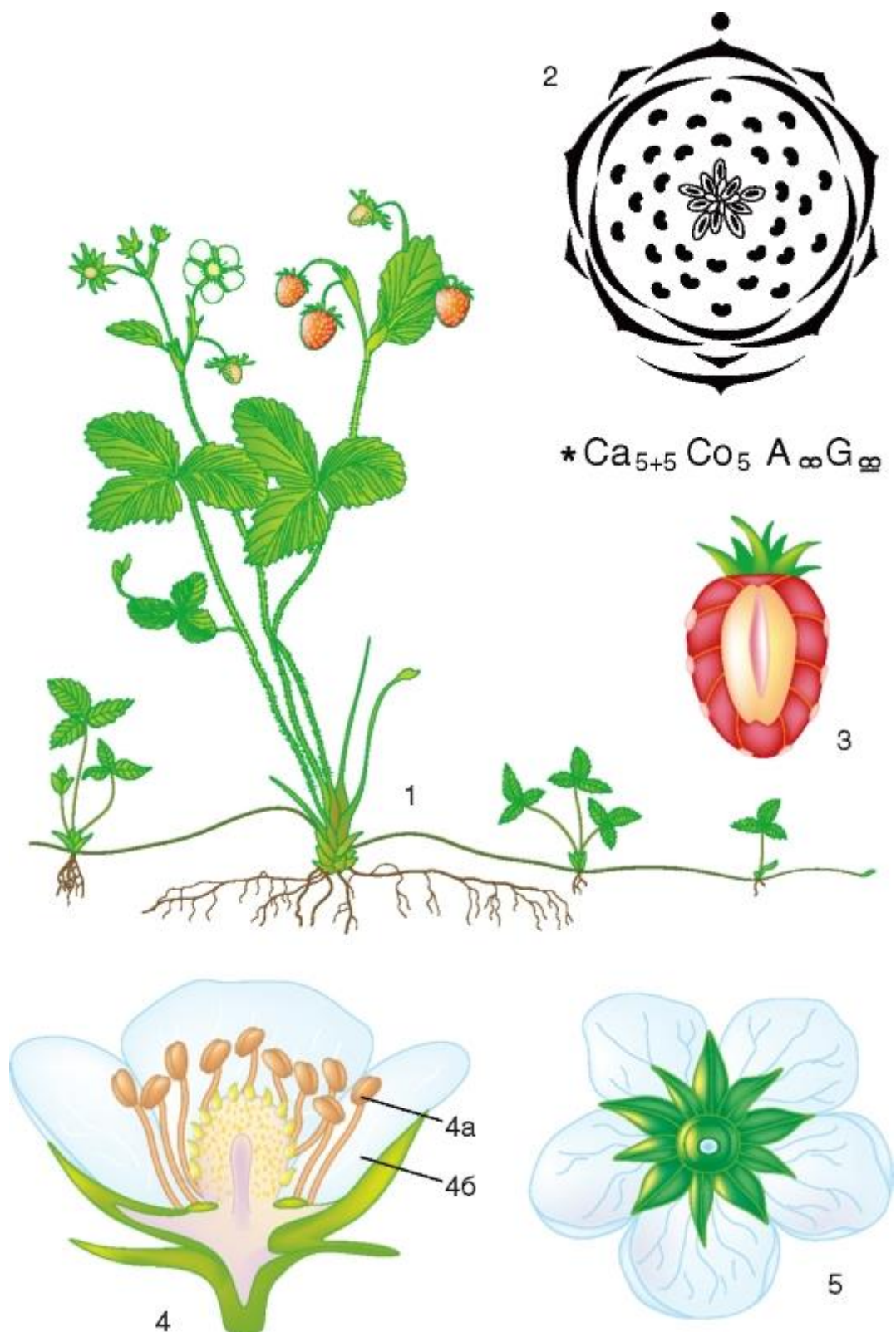


Рис. 8.34. Розоцветные. Земляника обыкновенная (*Fragaria vesca* L.): 1 - общий вид растения; 2 - диаграмма и формула цветка; 3 - плод-фрага; 4 - цветок в разрезе (4а - чашечка; 4б - подчашие); 5 - околоцветник с нижней стороны

В медицине применяют также кровохлебку лекарственную (*Sanguisorba officinalis*). В качестве сырья используют корневища и корни, содержащие в основном дубильные вещества, а также флавоноиды и тритерпеноиды. Применяют отвар как вяжущее средство при заболеваниях желудочно-кишечного тракта и в гинекологии.

Подсемейство Яблоневые - *Maloideae*, или *Pomoideae*. Гинецей синкарпный, состоит из 3-5 сросшихся плодолистиков. Завязь нижняя; завязь и плоды пятигнездные, в каждом гнезде развивается по два семени. Соцветие зонтиковидное. Плод - яблоко.

Род Яблоня (*Malus*). Деревья, реже кустарники. Культурные сорта представлены в основном гибридами, большинство которых объединяют под названием «яблоня домашняя» (*M. domestica*). В диком виде распространена яблоня лесная (*M. sylvestris*).

Род Рябина (*Sorbus*). Деревья или кустарники с простыми или сложными листьями. Соцветия щитковидные. Плодолистиков - от 2 до 5, чаще всего 3. Плоды - несколько мучнистые яблоки белого, желтого, красного или черного цвета. Наиболее распространена рябина обыкновенная (*S. aucuparia*), встречаемая в диком виде и широко культивируемая как ценное плодовое растение: плоды содержат много витаминов, сахаров, кислот, пектиновых веществ. Используют в пищевой промышленности для приготовления пастил, желе и в качестве настоек при авитаминозе.

Род Боярышник (*Crataegus*) (рис. 8.35). Деревья или кустарники, часто с видоизменными пазушными побегами в прочные колючки. Плод - яблоко с 1-5 костянками. Многие виды культивируют как декоративные (особенно для живых изгородей) и плодовые (реже) растения, поскольку содержат в плодах большое количество витаминов и сахаров. В медицинской практике широко применяют при сердечно-сосудистых заболеваниях.

К подсемейству *Maloideae* из плодовых растений относят также черноплодную рябину (*Aronia melanocarpa*), айву продолговатую (*Cydonia oblonga*), иргу (виды рода *Amelanchier*).

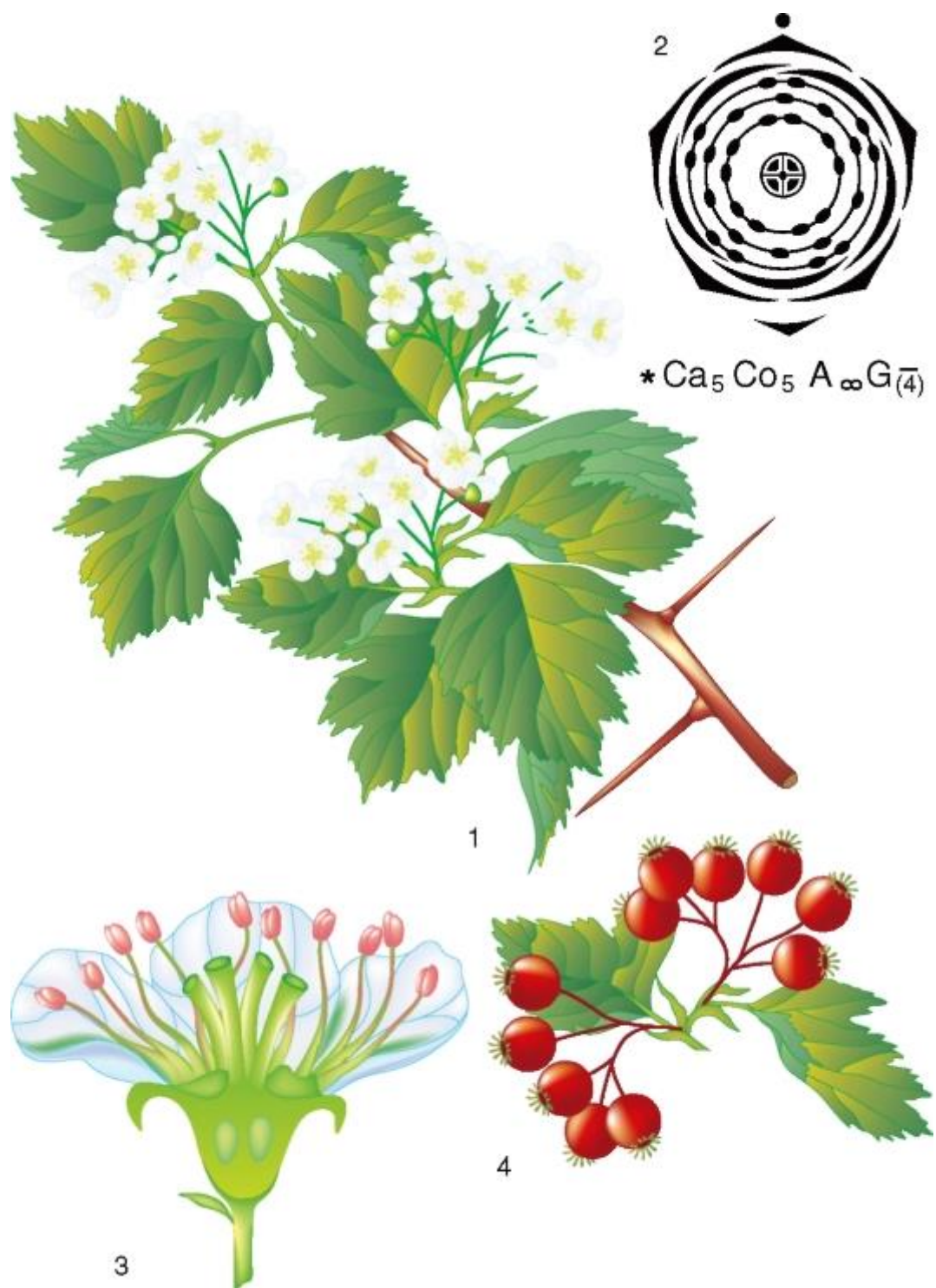


Рис. 8.35. Розоцветные. Боярышник кроваво-красный (*Crataegus sanguinea* Pall.): 1 - цветущий побег; 2 - диаграмма и формула цветка; 3 - цветок в разрезе; 4 - плоды

Подсемейство Сливовые - *Prunoideae*. Гипантий чашевидный или трубчато-колокольчатый. Гинецей монокарпный. Плод - костянка с деревянистыми внутренними, сочными средними и кожистыми наружными слоями околоплодника.

Род *Слива* (*Prunus*). Деревья или кустарники. Цветки одиночные или в немногочетковых пучках. Перикарпий сочный. Косточка сплюснута с боков. Слива домашняя (*P. domestica*) - ценная культивируемая косточковая порода; в диком виде неизвестна. Широко распространен колючий кустарник терн (*P. spinosa*) с шаровидными сине-черными плодами, а на Кавказе и в Средней Азии - алыча (*P. divaricata*) с плодами от желтых до вишнево-красных оттенков.

Род Вишня (Cerasus). Кустарники или деревья. Цветки в зонтиковидных или кистевидных соцветиях. Перикарпий сочный. Косточка шаровидная или яйцевидная. Вишня обыкновенная (*C. vulgaris*) - одна из важнейших косточковых культур в России; в диком виде неизвестна. Черешня (*C. avium*) в диком виде растет на Кавказе и широко культивируется.

Род Черемуха (Padus). Деревья и кустарники с соцветиями - кистями. Перикарпий сочный. Косточка некрупная, шаровидная. Черемуха обыкновенная (*P. racemosa*) - дерево с терпкими, но съедобными плодами, применяемыми в медицине в качестве вяжущего средства при диарее. Используют также в гомеопатии. Основные действующие вещества - конденсированные таниды.

Род Миндаль (Amygdalus). Кустарники или деревья. В диком виде встречаются в Средней Азии, Закавказье. Плод - костянка с кожистым мезокарпием. Миндаль обыкновенный (*A. communis*) - ценная орехоплодная культура. Миндаль культивируют из-за съедобных семян, содержащих много масла и белка. Жирные и эфирные масла используют в пищевой, парфюмерной, медицинской промышленности. Из семян ранее готовили эмульсию, применяемую как лечебно-косметическое средство для смягчения кожи. В степях обычно встречается низкорослый кустарник миндаль низкий, или бобовник (*A. nana*), с несъедобными плодами.

Порядок Бобовые - Fabales

Порядок содержит одно семейство - Бобовые (Мотыльковые).

Семейство Бобовые - Fabaceae, или Мотыльковые - Papilionaceae

Очень многочисленное семейство, насчитывающее около 650 родов и 17 000 видов, распространенных по всему миру (см. ниже паспорт семейства).

Семейство подразделяют на 3 подсемейства: Мотыльковые, Мимозовые, Цезальпиниевые. В некоторых систематиках эти подсемейства рассматриваются как самостоятельные семейства.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА БОБОВЫЕ
Количество родов — около 650, видов — 17 000
Формула цветка: $\uparrow Ca_{(5)} Co_{1,2,(2)} A_{(9), 1\text{ или }10}, \text{ или } 10 G_{\downarrow}$
Распространение — повсеместное
Жизненные формы — деревья, кустарники, травы
Листья — сложные: непарноперистые, тройчатые, пальчатые с прилистниками, очередные
Соцветия — кисти, метелки, головки или одиночные цветки
Плоды — боб, бобик
Важнейшие роды — Астрagal (<i>Astragalus</i>), Фасоль (<i>Phaseolus</i>), Горох (<i>Pisum</i>), Соя (<i>Glucine</i>)

Жизненные формы - травы, кустарники или деревья. Листорасположение очередное; листья сложные: непарноперистые, тройчатые, иногда пальчатые с прилистниками. У многих растений (вики, чины, гороха) на месте последнего листочка развивается усик, так как это лазающие или цепляющиеся растения. Цветки обоеполые, зигоморфные, с двойным околоцветником. Чашечка сростнолистная, 5-, 4-зубчатая, иногда двугубая. Венчик мотыльковый, состоит из флага (или паруса), двух крыльев (или весел) и лодочки, образованной двумя сросшимися лепестками и охватывающей тычинки и пестик. Тычинок чаще всего 10, из которых , срастаются тычиночными нитями, а одна свободная - двубратственный андроцей; иногда срастаются все 10 тычинок - однобратственный, редко все 10 тычинок свободные. Такое своеобразное строение венчика и андроцея стало приспособлением к опылению перепончатокрылыми

насекомыми. Парус служит посадочной площадкой, например, для шмеля. Под его тяжестью весла вместе с лодочкой опускаются, обнажая нижнюю часть тычиночной трубки, заключающей пестик, тем самым облегчая доступ к нектару, который выделяется у основания пестика. У многих мотыльковых существует и самоопыление. Гинецей монокарпный, состоит из одного плодолистика. Завязь верхняя, одногнездная, с несколькими или многими семязачатками вдоль брюшного шва. Плод - боб. Семена часто с очень твердой семенной кожурой.

У многих мотыльковых растений корневая система представлена мощно развитым стержневым корнем, иногда достигающим колоссальной глубины (до 20 м), например у пустынной верблюжьей колючки (*Alhagi*), что позволяет ей добывать воду с таких глубин. На корнях поселяются бактерии из рода Ризобиум (*Rhizobium sp.*), обладающие способностью использовать азот атмосферы для синтеза белков. В результате внедрения бактерий первичная кора корня разрастается, образуя клубеньки, поэтому эти бактерии называют клубеньковыми. Благодаря клубеньковым бактериям многие мотыльковые растения хорошо развиваются на почвах, бедных азотом, а при их отмирании почва обогащается азотсодержащими соединениями, которые используются в дальнейшем другими зелеными растениями (рис. 8.39).

Подсемейство Бобовые - *Faboideae*. Бобовые встречаются как в умеренных и холодных широтах, так и в тропических странах, особенно травы. Они могут быть выющимися растениями тропиков, древесными лианами, а также кустарниками и деревьями, например, белая акация (*Robinia pseudoacacia*) и желтая акация (*Caragana arborescens*). Самый крупный род цветковых во флоре бывшего СССР - род Астрагал (*Astragalus*), который насчитывает около 2400 видов. Формула цветка указана в паспорте семейства.

Многие мотыльковые имеют большую питательную ценность, поскольку их семена богаты белками. Такие растения возделываются как ценное сырье для пищевой промышленности. Род Горох (*Pisum*) известен как древнейшая земледельческая культура. Некоторые сорта гороха культивируются ради незрелых плодов (лопаток), богатых сахаром. Род Соя (*Glucine*) отличается высоким содержанием белков (до 40%), близких к животным белкам, и жиров (20%). Соевые бобы - разносторонне употребляемый продукт питания. Близкородственная сое фасоль (*Phaseolus*) наряду с кукурузой и рисом составляет основной продукт питания населения в некоторых странах, например на Кубе. Фасоль, как и горох, культивировалась еще в глубокой древности. Семена арахиса (земляного ореха) содержат до 60% масла. Арахисовое масло занимает второе место по ценности после оливкового, поэтому семена арахиса широко используют в пищевой промышленности.

Других мотыльковых разводят как кормовые растения - различные виды родов Клевер (*Trifolium*), Люцерна (*Medicago*). В то же время роды Клевер, Донник (*Melilotus*) и др. - прекрасные медоносы.

В качестве азотонакопителя разводят люпины, семена которых содержат алкалоиды. Ими богаты также виды рода Термопсис (*Thermopsis*) - высокие травы с тройчатосложными листьями и кистями крупных желтых цветов. Из термопсиса ланцетного (*Th. lanceolata*) (рис. 8.37) и корней солодки (*Glycyrrhiza glabra*), содержащей тритерпеновые сапонины и флавоноиды, изготавливают лекарственное средство от кашля. Софору японскую (*Styphnolobium japonicum*) используют для промышленного получения флавоноида рутина, обладающего Р-витаминной активностью. Ценные красильные растения: индигофера красильная (*Indigofera tinctoria*), из которой получают индиго - нестойкий природный краситель синего цвета; и степной кустарник дрок красильный (*Genistra tinctoria*), дающий ярко-желтую краску.

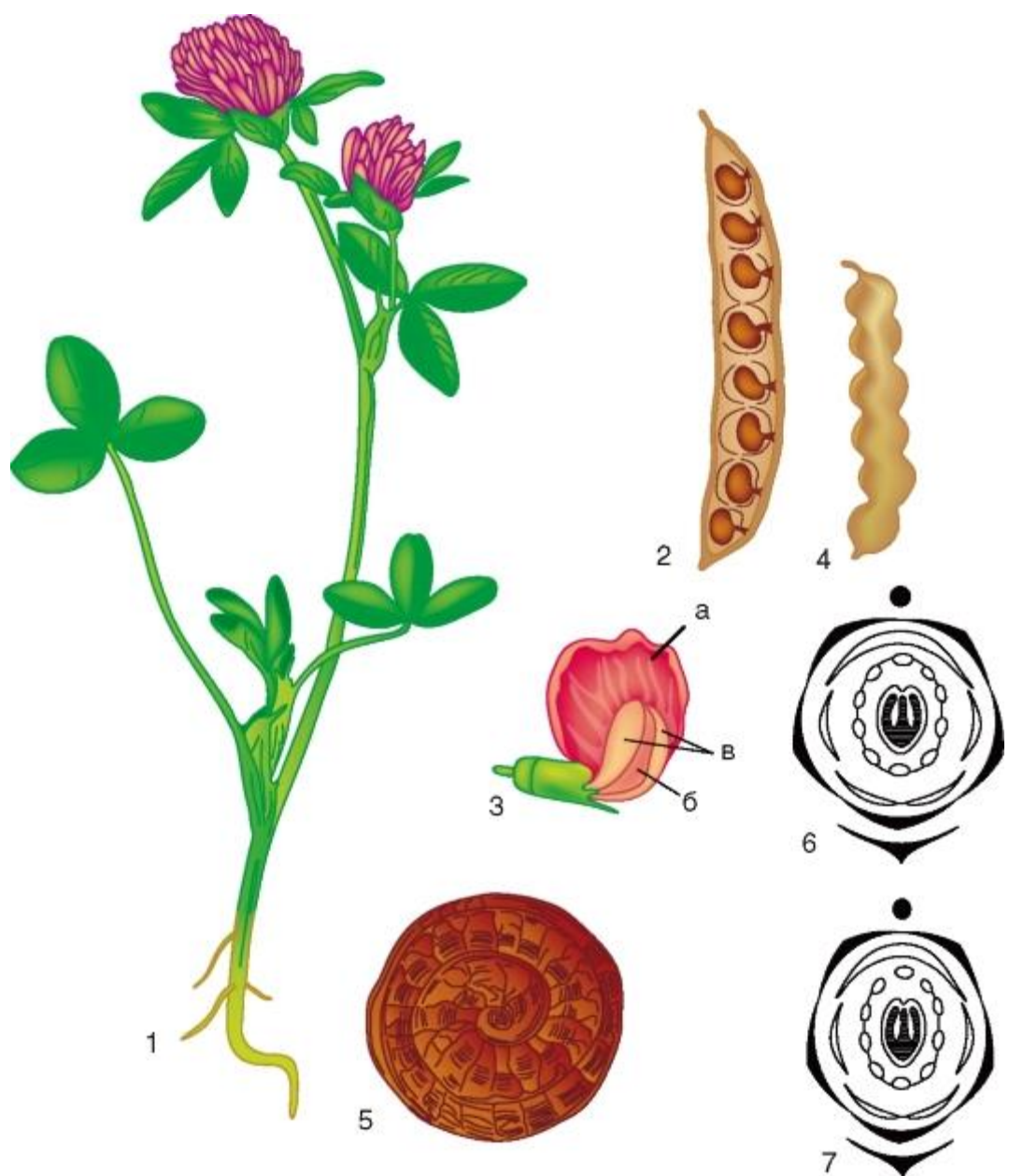


Рис. 8.36. Мотыльковые: 1 - общий вид клевера лугового (*Trifolium pratense*); 2 - плод белой акации (*Robinia pseudacacia*) в продольном разрезе; 3 - цветок гороха (*Pisum sativum*) (а - «флаг»; б - «лодочка»; в - весла); 4 - членистый нескрывающийся боб софоры (*Sophora affinis*); 5 - плод люцерны (*Medicago orbicularis*); 6 - диаграмма цветка золотого дождя (*Laburnum anagyroides*); 7 - диаграмма цветка боба посевного (*Vicia faba*)

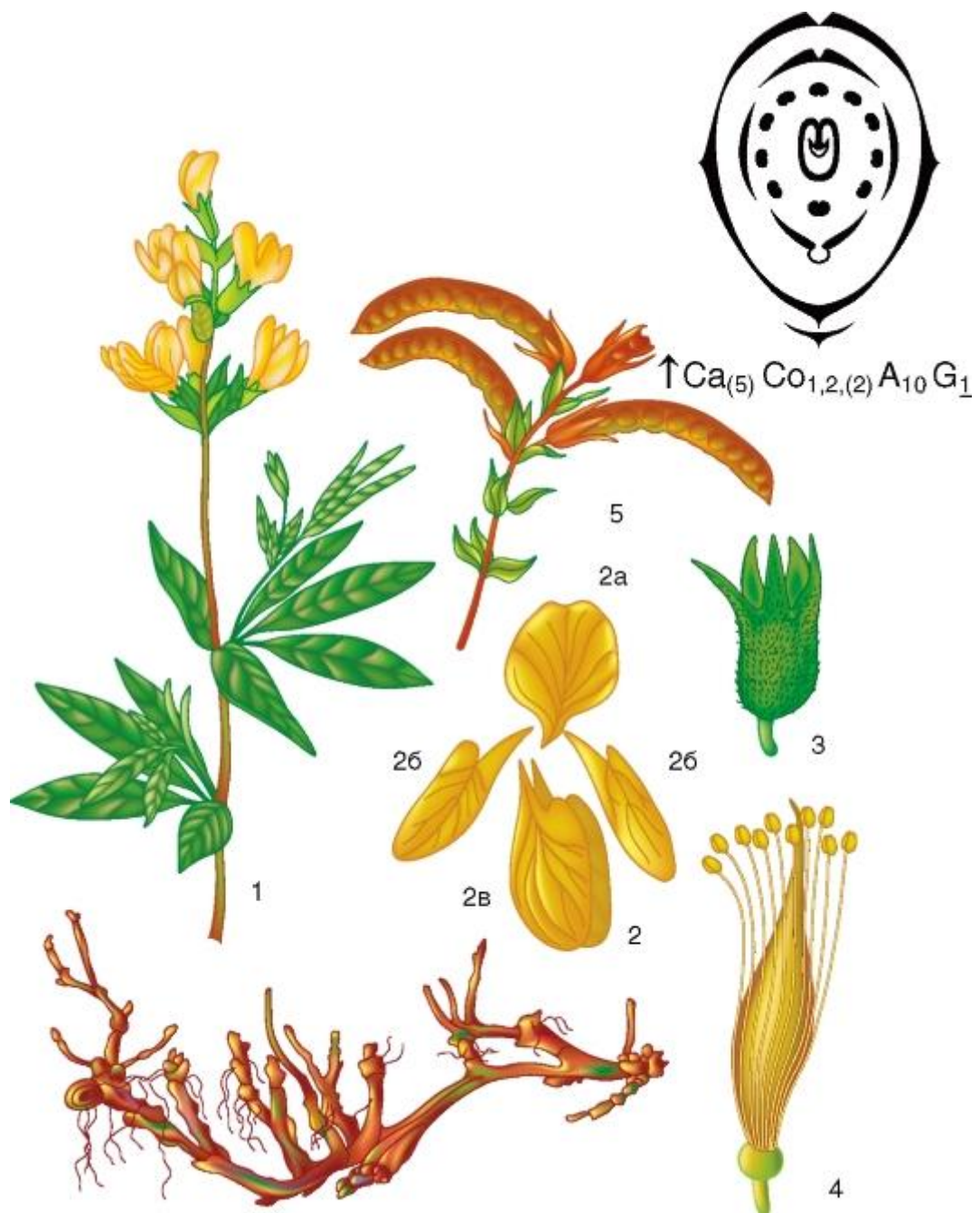


Рис. 8.37. Бобовые. Термопсис ланцетный (*Thermopsis lanceolata*): 1 - надземная часть; 2 - венчик (2а - парус; 2б - весла; 2в - лодочка); 3 - чашечка; 4 - цветок без околоцветника; 5 - плоды (бобы); 6 - подземные побеги; ж - диаграмма и формула цветка

Подсемейство Мимозовые - *Mimosoideae*. Представители этого подсемейства распространены в тропиках и субтропиках, саваннах и саванновых лесах, т.е. в сравнительно сухих районах. Один из многочисленных родов - Акация (*Acacia*) насчитывает 700-800 видов, причем половина из них произрастает в Австралии, где их используют в виде национальной эмблемы страны (рис. 8.38). У австралийских акаций листья обычно редуцированы до филлодий. Африканские и американские акации, в отличие от австралийских, имеют колючки, образовавшиеся из прилистников. В полостях колючек часто поселяются муравьи (мирмекофилия). В России акации в диком виде не встречаются. Формула цветка:



Достаточно крупный род Мимоза (*Mimosa*), среди которого особенно известна мимоза стыдливая (*M. pudica*) -



Ее листья обладают способностью реагировать на прикосновение, после которого черешки вместе со сложенными листочками опускаются вдоль стебля. Через 15-20 мин возбуждение проходит и листья занимают прежнее положение. В основе этих сейсмонастических движений лежит мгновенное изменение тургора (0,08 с) в клетках оснований черешков листьев. В более слабой степени сейсмонастии наблюдаются и у других мимозовых и родственных им мотыльковых. С настоящей мимозой часто путают акацию беловатую (*A. dealbata*), которую разводят на Кавказе и которая поступает ранней весной в продажу под неправильным названием «мимоза».

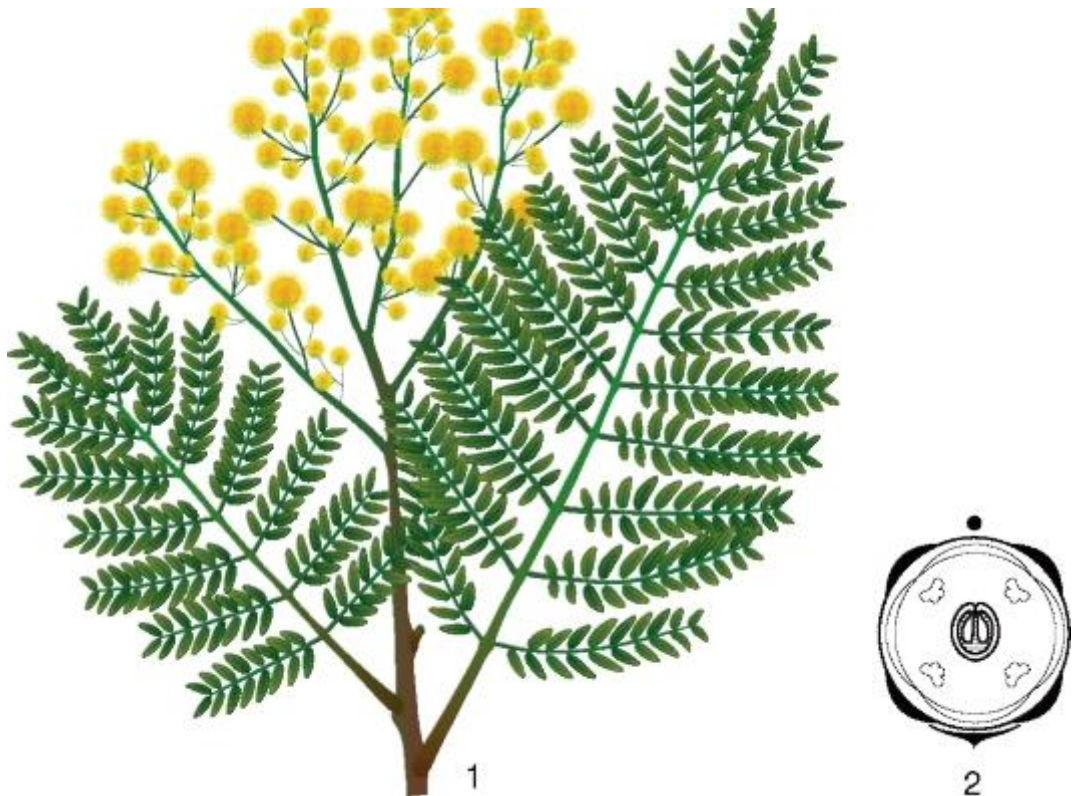


Рис. 8.38. Мимозовые. Питецеллобиум (*Pithecellobium polycephalum*): 1 - цветущий побег; 2 - диаграмма цветка

Подсемейство Цезальпиниевые - *Caesalpinioideae*. Тропические представители этого подсемейства характерны для саванны и сухих саванновых лесов, немало видов обитают также во влажных тропических лесах. Крупнейший в семействе род Кассия (*Cassia*) (около 500 видов) широко распространен по всем тропикам и субтропикам. Жизненные формы этого рода очень разнообразны - от высоких деревьев, кустарников и полукустарников до трав (вплоть до однолетников). Цветки в основном актиноморфные, тычинок у разных видов - от 10 до 4. Так, формула цветка церцис



кавказский (*Cercis caucasica*)- Бобы иногда

бывают очень длинными. У всех видов листья перистые, а цветы желтые; у кассии фистулы (*C. fistula*) они цилиндрической формы и достигают в длину 60 см. Поперечные перегородки между семенами приобретают кисло-сладкий вкус и употребляются в пищу местным населением. Съедобные бобы имеют и тамариндовые деревья (*Tamarindus indica*), которые разводят в тропиках; в пищу употребляют стенки зрелых бобов. Кассия остролистная (*C. acutifolia*) (рис. 8.39) -

$\uparrow Ca_{(5)} Co_5 A_7, 3\text{-зачаточные } G_1$ и кассия узколистная (*C. angustifolia*) представляют собой классическое слабительное средство - «александрийский лист».

В тропических лесах широко представлены древесные виды, включая пенные породы с прочной и красивой ядровой древесиной: ароматный синий сандал или кемпешевое дерево (*Haematoxylon campechianum*), американское черное дерево (*Caesalpinia melanocarpa*), рожковое дерево (*Ceratonia siliqua*) и др. Рожковое дерево дает сладкие плоды (рожки). Его семя имеет постоянную массу - 0,2 г, который у ювелиров принят за один карат.

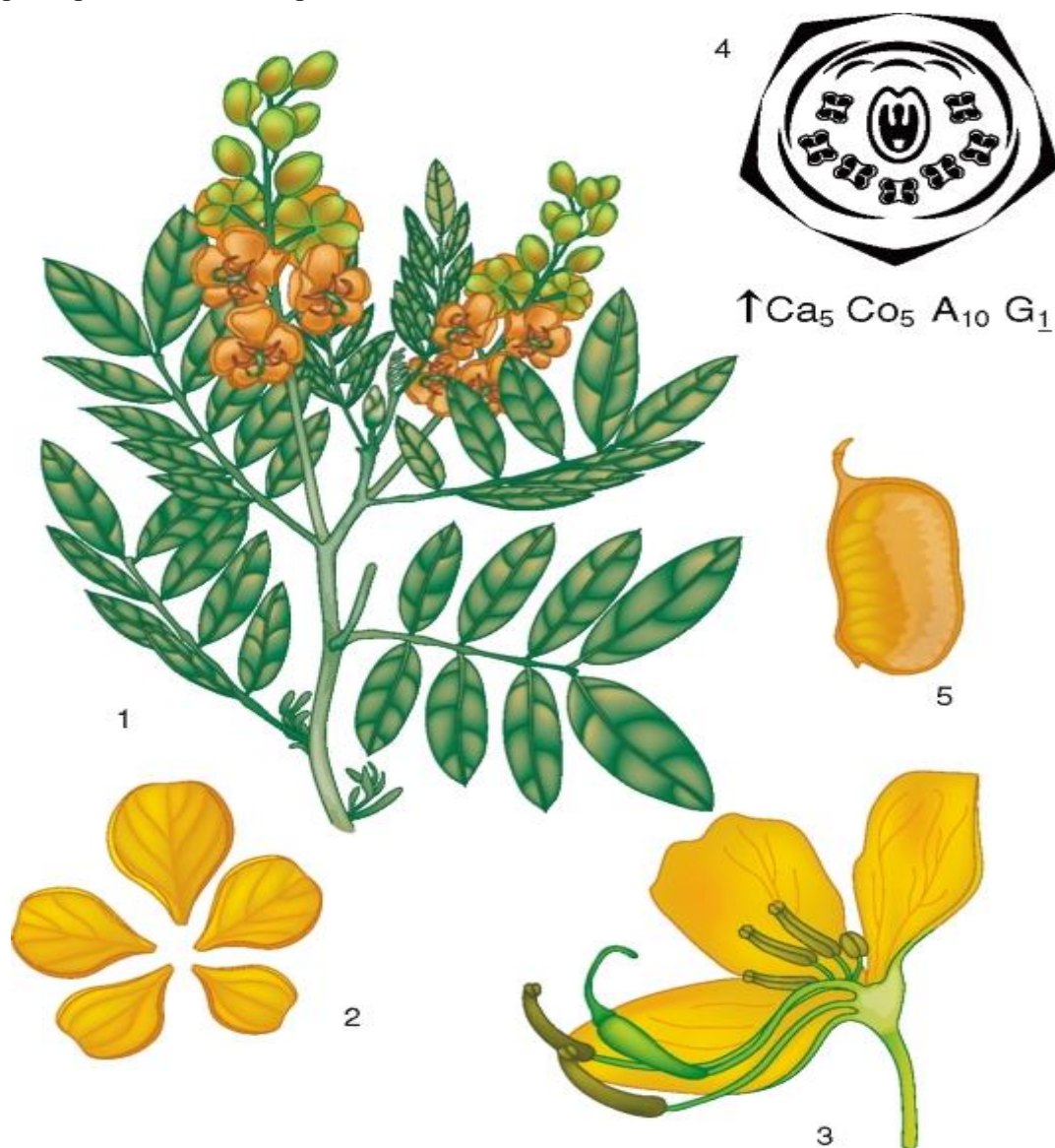


Рис. 8.39. Цезальпиниевые. Кассия остролистная (*Cassia acutifolia* Del.): 1 - часть побега; 2 - венчик; 3 - цветок; 4 - диаграмма и формула цветка; 5 - плод

Порядок Миртоцветные - Myrtales

К порядку относят 16 семейств, наиболее известные из них - Миртовые, Дербенниковые, Гранатовые, Кипрейные. Для большинства представителей порядка очень характерно супротивное листорасположение.

Семейство Миртовые - Myrtaceae

Семейство включает более 145 родов и не менее 3600 видов, произрастающих главным образом в тропиках и субтропиках (см. ниже паспорт семейства). Наибольшее видовое разнообразие отмечено для Южной Америки и Австралии. На Кавказе и отчасти в Крыму культивируют несколько видов эвкалиптов (*Eucalyptus*) (рис. 8.40), мирт обыкновенный (*Myrtus communis*) и фейхоа Селлова (*Feijoa sellowiana*).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА МИРТОВЫЕ	
Количество родов — более 145, видов — не менее 3600	
Формула цветка: $*C_{a_{(5)}} C_{o_{(5)}} A_{\infty} G_{(3)}$ — эвкалипт крупноплодный (<i>Eucalyptus macrocarpa</i>)	
Распространение — тропики, субтропики	
Жизненные формы — вечнозеленые деревья и кустарники	
Листья — супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников	
Соцветия — ботрические или пимовидные	
Плоды — ягода, костянка, орех, коробочка	
Важнейший род — Эвкалипт (<i>Eucalyptus</i>)	

Жизненные формы у всех миртовых - вечнозеленые деревья или кустарники. Листья простые цельные, в основном без прилистников. Листорасположение супротивное, реже очередное. Листья часто имеют вместилища эфирного масла, заметные в виде темных точек. Цветки правильные, обоеполые, в цимозных или ботрических соцветиях, иногда цветки одиночные (например, у мирта обыкновенного). Околоцветник двойной, 4- или 5-членный. Только чашечка или только венчик в околоцветнике могут срастаться, образуя своеобразный колпачок, называемый калиптрой, опадающий при распускании бутона. Тычинки свободные, чаще всего многочисленные. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2-3 плодолистиков. Завязь нижняя или полунижняя, одно или 3-гнездная. Столбик один, длинный, с головчатым рыльцем. Плод ценокарпный - ягода, орех, костянка или коробочка. Семена с эндоспермом или без него.

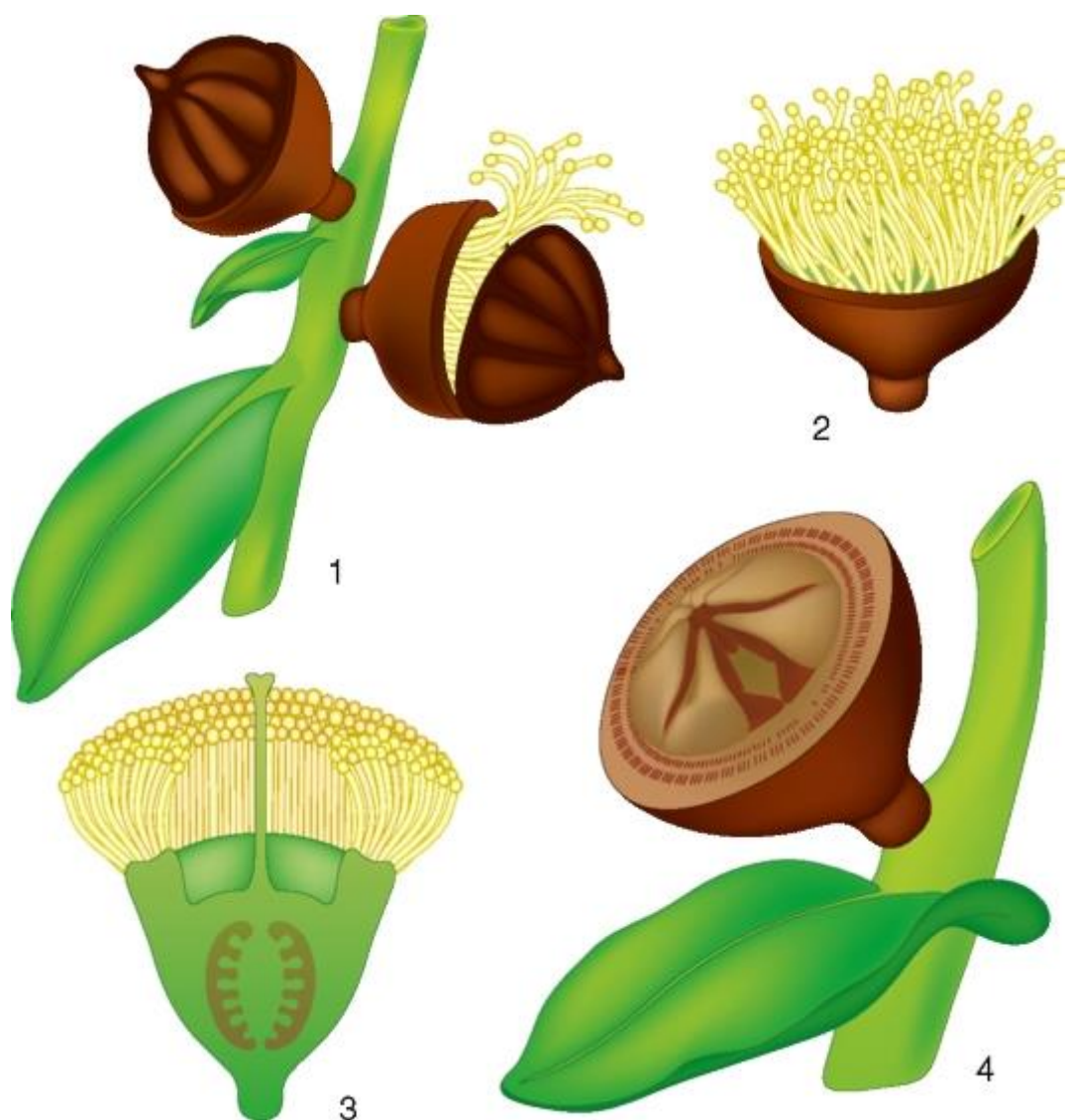


Рис. 8.40. Миртовые. Эвкалипт крупноплодный (*Eucalyptus macrocarpa*): 1 - часть побега с бутоном и раскрывающимся бутонем при опадении калиптры; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод

Семейство Кипрейные - Onagraceae

Семейство включает около 17 родов и 680 видов, широко распространенных по всему миру; в России встречаются повсеместно (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КИПРЕЙНЫЕ	
Количество родов —	около 17, видов — 680
Формула цветка:	$\uparrow C_{(4)} C_0 A_8 G_{(3)}$ — иван-чай (<i>Chamaenerion angustifolium</i>)
Распространение —	повсеместное
Жизненная форма —	травы
Листья —	супротивные или очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия —	кисть или одиночные цветки
Плод —	коробочка
Важнейший род —	Иван-чай (<i>Chamaenerion</i>)

Жизненная форма - многолетние травы. Листорасположение супротивное или очередное. Листья простые цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные или слегка зигоморфные. Околоцветник двойной. Чашелистиков 4, реже 2, свободных или частично сросшихся. Количество лепестков соответствует

чашелистикам - 4 или 2. Тычинок 8, расположенных в 1 или 2 круга. Гинецей ценокарпный, состоит из 4 сросшихся плодолистиков. Завязь нижняя, 4-, 2-гнездная, со множеством семязачатков. Столбик цельный или на верхушке четырехлопастный. Плод - коробочка, семена с хохолками - приспособлениями для ветроопыления.

Выделены физиологически активные вещества: таннины, флавоноиды, реже цианогенные гликозиды и эфирные масла.

Растение иван-чай (рис. 8.41) - хороший медонос, можно использовать как заменитель чая. Из иван-чая выделен препарат, обладающий противоопухолевым действием.

Порядок Рутоцветные - Rutales

Порядок объединяет 15 семейств, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. Ниже рассмотрены семейства Рутовые и Сумаховые.

Семейство Рутовые - Rutaceae

Семейство включает 150 родов и около 1600 видов, распространенных главным образом в тропиках и субтропиках на всех континентах, но наибольшее видовое разнообразие отмечено в Австралии, Южной Америке и Южной Африке (см. ниже паспорт семейства). В странах СНГ в природных условиях произрастает 45 видов, относящихся к 7 родам.

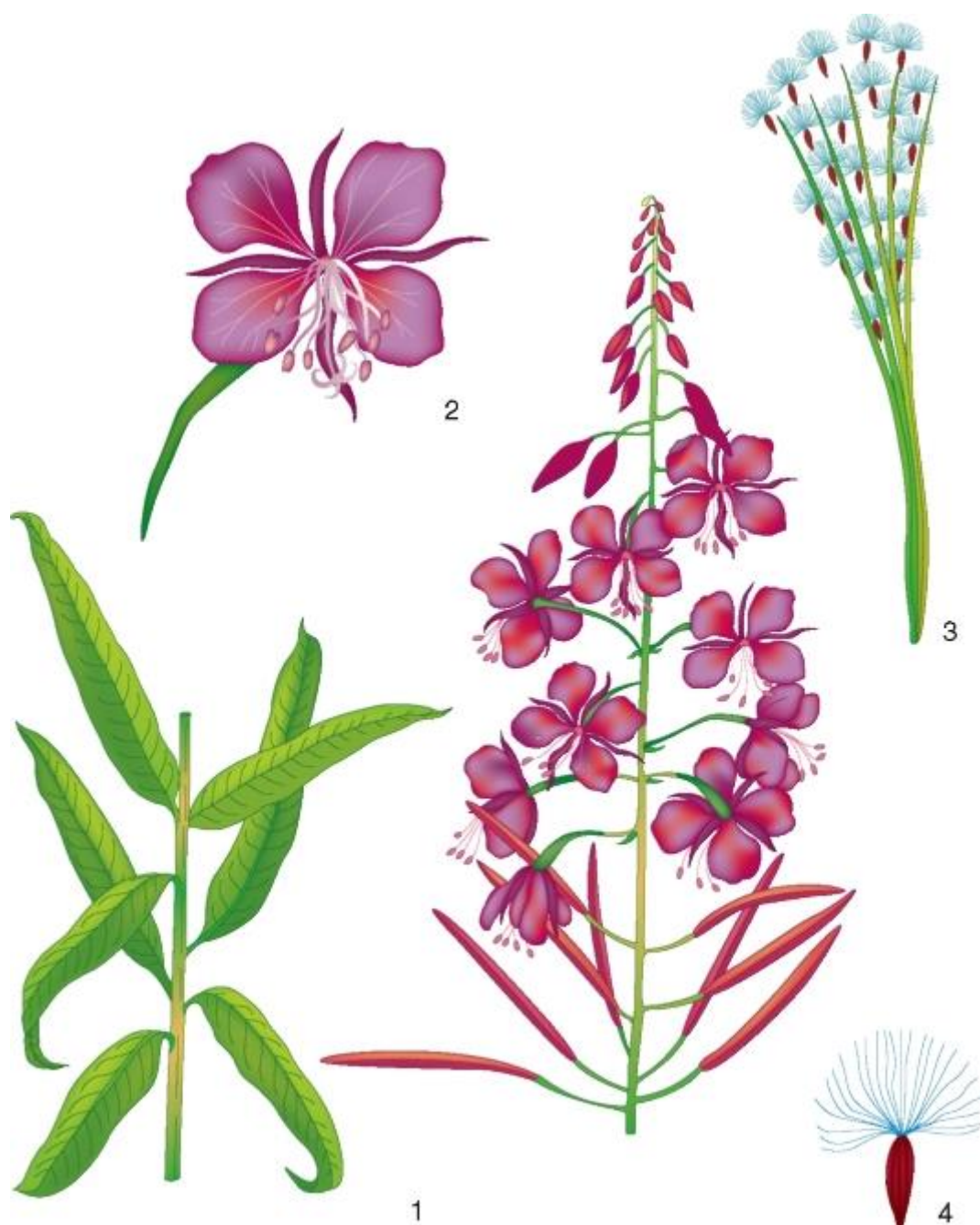


Рис. 8.41. Кипрейные. Иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium*): 1 - верхняя часть побега с соцветием; 2 - цветок; 3 - плод - коробочка с семенами; 4 - семя с хохолком

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА РУТОВЫЕ	
Количество родов — 150, видов — около 1600	
Формулы цветков: $*C_5C_5A_{5-5}G_{(4-5)}$ — рута душистая (<i>Ruta graveolens</i>); $*C_5C_5A_{\infty}G_{(\infty)}$ — апельсин (<i>Citrus sinensis</i>)	
Распространение — Австралия, Южная Африка, редко районы с умеренным климатом	
Жизненные формы — преимущественно вечнозеленые деревья и кустарники; многолетние травы, древесные лианы	
Листья — очередные, реже супротивные, простые или тройчато-сложные, без прилистников	
Соцветия — пимозные или одиночные цветки	
Плоды — костянка, коробочка, гесперидий	
Важнейшие роды — Бархат (<i>Phellodendron</i>), Цитрус (<i>Citrus</i>)	

Жизненные формы - вечнозеленые деревья и кустарники, но могут быть и травы. Побеги рутовых нередко несут крепкие колючки и шипы. Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья тройчато-сложные или простые, без прилистников, с вместилищами эфирных масел, просвечивающихся в виде точек. Вместилища масел имеются также в коре и плодах рутовых. Цветки обоеполые, актиноморфные или зигоморфные (у ясеней). Соцветия цимноидные, иногда редуцированные до одного цветка, сидящего в пазухе листа. Околоцветник двойной, четырехли или пятичленный. Чашелистики и лепестки обычно свободные. Андроцей состоит из 8 или 10 свободных тычинок, расположенных в два круга. Иногда (у цитрусовых) тычинки многочисленные, спаянные нитями в пучки. Гинецей ценокарпный, образованный 4_5 (у цитрусов - многими) плодolistиками. Завязь верхняя, 4-, 5- или многогнездная, с двумя семязачатками в каждом гнезде, лопастная. Плоды ценокарпные - костянки (бархатное дерево - *Phellodendron*), коробочки [рута душистая (*Rutagraveolens*)] и гесперидии [апельсин (*Citrus*)] (рис. 8.42). Семена с эндоспермом или без него. Многим культивируемым цитрусовым свойственна партенокарпия, т.е. образование плодов без оплодотворения.

Рутовые богаты эфирными маслами, витаминами (С, В, Р), лимонной кислотой, кроме того, в них были также найдены алкалоиды [у видов тропического американского рода Пилокарпус (*Pilocarpus*)], антраценпроизводные, кумарины и терпеноиды. Наиболее важный в хозяйственном отношении род Цитрус, к нему относятся апельсин (*C. sinensis*), лимон (*C. limon*), мандарин (*C. unshiu*), грейпфрут (*C. paradisi*). Широко культивируют в Средиземноморье бергамот (*C. bergamia*) и горький апельсин (*C. aurantium*), из которых получают ценные для парфюмерии эфирные масла.

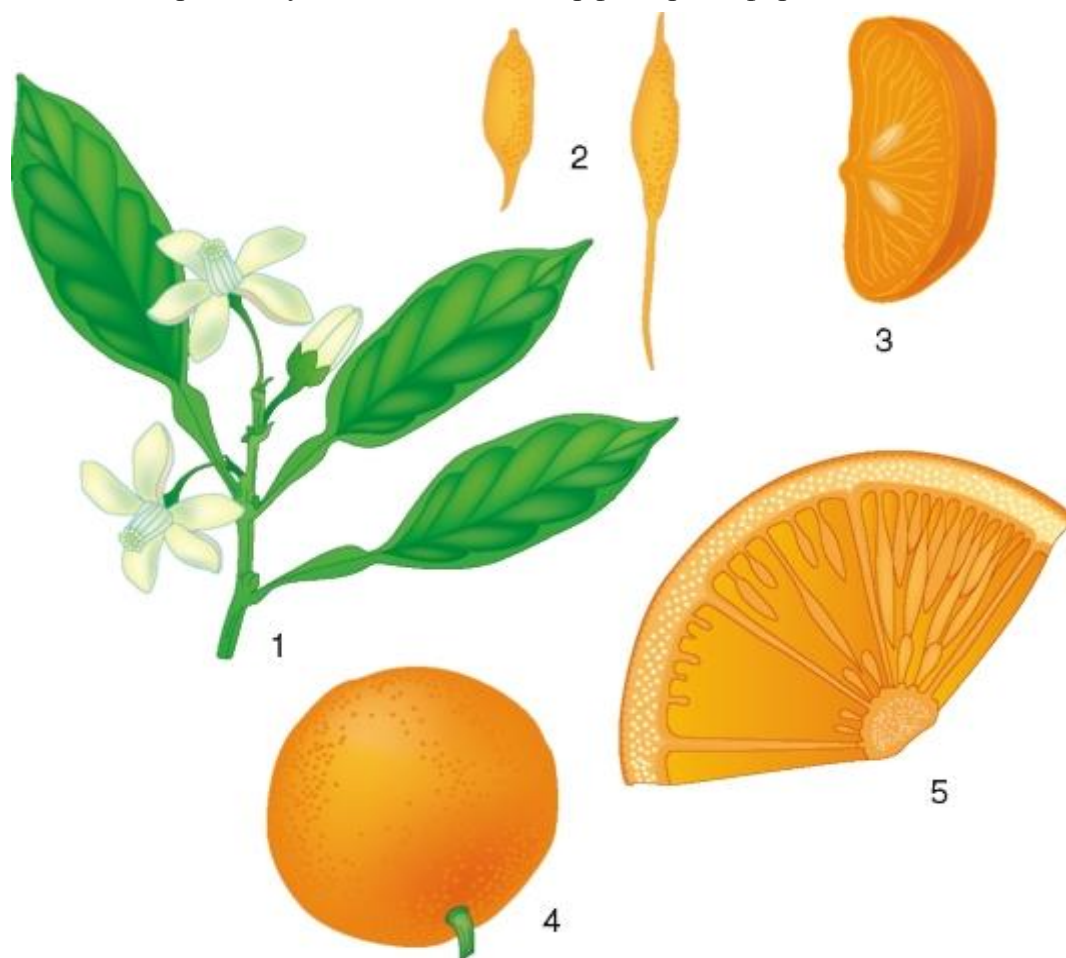


Рис. 8.42. Рутовые. Апельсин (*Citrus sinensis*): 1 - часть побега с цветками; 2 - соковые мешочки; 3 - отдельное гнездо гесперидия с семенами; 4 - плод (гес-пиридий); 5 - поперечный разрез плода

Семейство Анакардиевые (Сумаховые) - Anacardiaceae

В семействе около 80 родов и 600 видов, распространенных в тропиках и субтропиках обоих полушарий; немногие произрастают в умеренно теплых районах.

Жизненные формы - деревья и кустарники (рис. 8.43). Листорасположение очередное, листья перистосложные или простые, без прилистников. Цветки обоеполые или нередко раздельнополые, правильные, мелкие, в метельчатых соцветиях. Околоцветник двойной, чаще 5-членный. Чашелистики и лепестки свободные. Андроцей состоит обычно из 5 (или 10) тычинок (в последнем случае наружные тычинки противостоят чашелистикам); реже количество тычинок иное. Гинецей апокарпный или синкарпный, состоит из 1-3, реже 5 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, реже 3-5-гнездная, с одним семязачатком. Плод - костянка с одним или несколькими семенами и различным мезокарпием. Сухой мезокарпий у скумпии (*Cotinus*) и фисташки (*Pistacia vera*), сочный и сладкий - у манго (*Mangifera indica*). Семена без эндосперма, со смоляными ходами и дубильными веществами.

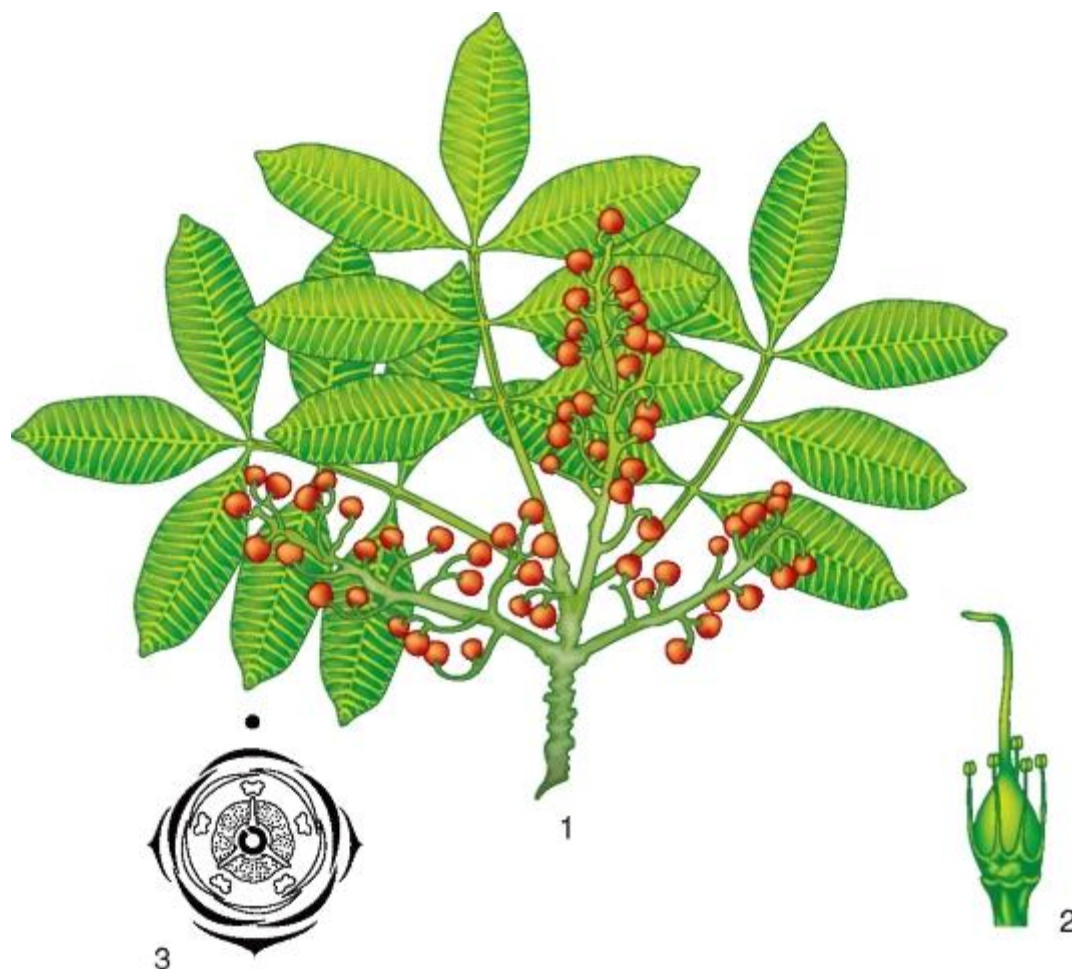


Рис. 8.43. Сумаховые: 1 - часть побега фисташки (*Pistacia vera*); 2 - цветок без околоцветий у акажу; 3 - диаграмма цветка скумпии (*Cotinus coggygria*)

На юге России выращивают скумпию кожаную (*Cotinus coggygria*), листья которой служат источником танина. В Европе из всех сумаховых скумпия произрастает севернее других представителей семейства. Это очень красивый кустарник с крупными метелками, содержащими, помимо нормальных, множество недоразвитых цветков на длинных цветоножках, покрытых оттопыренными красноватыми волосками. Осенью листва скумпий приобретает ярко-красный цвет.

Фисташка настоящая (*Pistacia vera*) - высокий кустарник или дерево с перистыми листьями и несколько крылатыми черешками. Родина вида - Средняя Азия, где он

образует фисташковые редколесья. Плод фисташки - костянка (фисташковый орех), достигает в длину 2 см. Плоды отличаются прекрасным вкусом.

Одно из важнейших плодовых деревьев тропиков - манго (*Mangifera indica*), происходящее из Южной Азии. Деревья манго отличаются необыкновенно высокой урожайностью, исключительными вкусовыми качествами плодов, чрезвычайно богатых витамином С. Из плодов манго получают ксантон мангиферин, применяемый в медицине при лечении вирусных заболеваний.

Многие представители сумачовых дают ценную древесину, а камеди и воск имеют хозяйственное значение, например, сумач лаковый (*Rhus verniciflua*) дает черный японский лак.

Порядок Сапиндовые - Sapindales

Порядок объединяет 8 семейств, из которых в России наиболее известно семейство Конскокаштановые.

Семейство Конскокаштановые - Hippocastanaceae

Семейство немногочисленное, включает всего 2 рода и 15 видов, распространенных на территории Евразии, Северной и Южной Америки; в России встречаются только в культуре (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КОНСКОКАШТАНОВЫЕ	
Количество родов — 2, видов — 15	
Формула цветка: $*Ca_{(5)}Co_{4-5}A_{5-8}G_{(3)}$ — конский каштан обыкновенный (<i>Aesculus hippocastanum</i>)	
Распространение — Евразия, Северная и Южная Америка	
Жизненные формы — деревья и кустарники	
Листья — очередные, пальчатосложные	
Соцветия — пимозные	
Плод — коробочка	
Важнейший род — Каштан (<i>Aesculus</i>)	

Жизненные формы - деревья или кустарники с крупными пальчатосложными листьями. Цветки обоеполые, зигоморфные. Околоцветник состоит из 5 сросшихся чашелистиков и 4_5 свободных яркоокрашенных лепестков венчика. Андроцей - из 5_8 тычинок; гинецей ценокарпный; завязь верхняя, 3-гнездная, с 2 семязачатками в каждом гнезде. Столбик один, завершающийся простым рыльцем. Довольно крупные цветки собраны в прямостоячие тирсы, возвышающиеся над верхушками побегов (напоминают свечи на канделябре). Верхние цветки в соцветии часто имеют недоразвитый гинецей и плодов не образуют. Плод ценокарпный - односемянная коробочка, вскрывающаяся тремя створками. Семя крупное, без эндосперма.

Конский каштан обыкновенный (*Aesculus hippocastanum*) (рис. 8.44) - красивое дерево, используемое для озеленения городов и в садово-парковом хозяйстве. Семена конского каштана несъедобны, а препараты из его семян и листьев, содержащие сапонины, широко применяют в медицине.

Порядок Льновые - Linales

В порядок входят 6 семейств, из которых наибольший практический интерес представляет семейство Льновые.

Семейство Льновые - Linaceae

Семейство насчитывает 6 родов и 250 видов в тропических, субтропических и умеренных зонах обоих полушарий (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЛЬНОВЫЕ

Количество родов — 6, видов — 250
Формула цветка: $*C_5C_0A_5G_{(5)}$ — лен обыкновенный (<i>Linum usitatissimum</i>)
Распространение — тропические, субтропические и умеренные зоны обоих полушарий
Жизненные формы — деревья, кустарники, полукустарники, травы
Листья — очередные, реже супротивные, простые цельные, обычно с прилистниками
Соцветие — рыхлая извилина
Плод — коробочка
Важнейший род — Лен (<i>Linum</i>)

Жизненные формы - травы, полукустарники, кустарники или деревья. Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья простые цельные, обычно с прилистниками. Цветки обоеполые, правильные, с двойным околоцветником, чаще 5-членные. Лепестки с ноготками. Андроцей состоит из 10 или 5 свободных тычинок, а 5 тычинок внутреннего круга превращены в стаминодии. Гинецей ценокарпный, состоит из 5 или меньшего числа плодолистиков. Завязь верхняя, 5-гнездная, иногда с дополнительными полными или неполными ложными перегородками. Столбиков обычно 5. В гнезде 1_2 семязачатка. Плод - малосемянная коробочка или односемянная костянка. Семена с эндоспермом.



Рис. 8.44. Конскокаштановые. Конский каштан обыкновенный (*Aesculus hippocastanum*): 1 - часть побега с соцветием; 2 - цветок; 3 - плод; 4 - семя

Род *Лен* (*Linum*) широко распространен в умеренных широтах и насчитывает 200 видов трав и полукустарников с желтыми, белыми, фиолетовыми и розовыми цветками. Лен культурный (*L. usitatissimum*) (рис. 8.45) - важнейшее для текстильной промышленности растение, с синими цветками. В России культура льна всегда имела первостепенное значение. Различают волокнистые (лен-долгунец) и масличные (ленкудряш) сорта. Волокна состоят из чистой целлюлозы и образуются в коре стеблей. Пучки волокон достигают в длину 25-30 см. Лендолгунец культивируют на западе России, в Белоруссии, странах Балтии, во Франции и Бельгии. Культуры масличного льна сосредоточены в более южных районах: в Казахстане, Поволжье, на Северном Кавказе. Семена его содержат до 35% жира, из которого получают антисклеротические препараты и полисахариды (в виде слизи). В медицине семя льна применяют также в качестве обволакивающего средства.

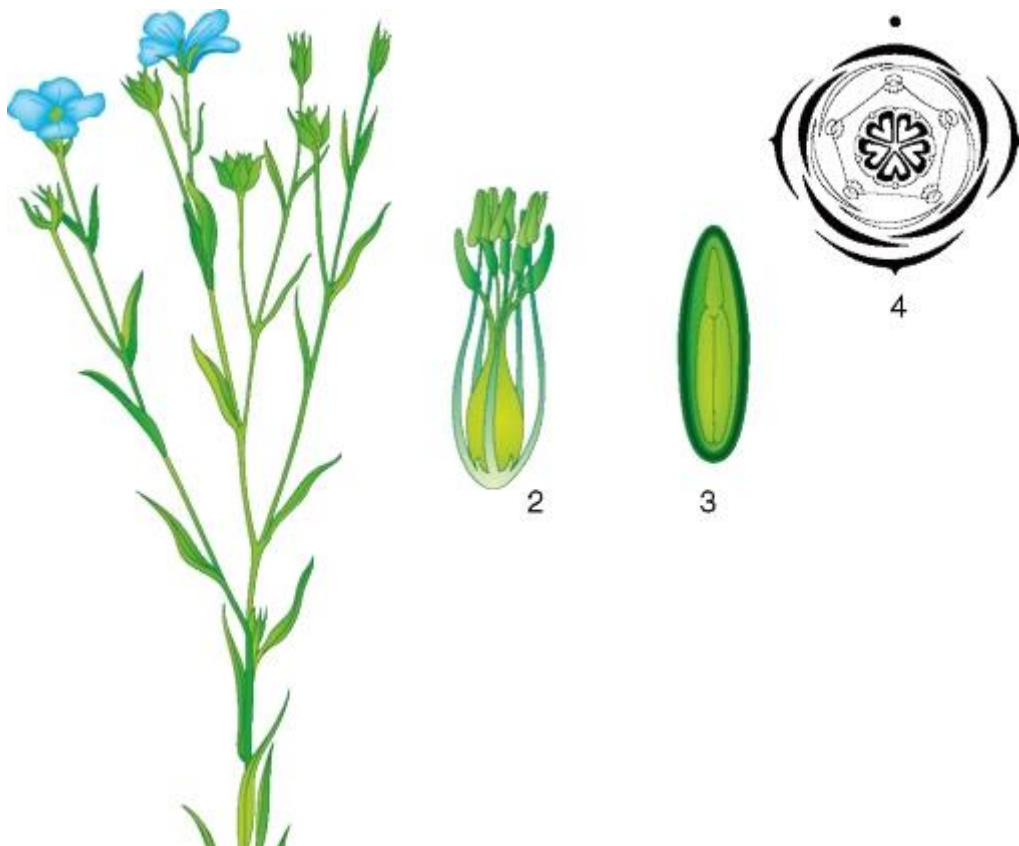


Рис. 8.45. Льновые. Лен культурный (*Linum usitatissimum*): 1 - верхняя часть цветущего растения; 2 - андроцей и гинецей (околоцветник удален); 3 - семя в продольном разрезе; 4 - диаграмма цветка

Льняное масло - отличное техническое масло, но можно употреблять и в пищу.

Порядок Крушиноцветные - Rhamnales

Порядок включает 2 семейства - Крушиновые и Лоховые.

Семейство Крушиновые - Rhamnaceae

Семейство насчитывает около 60 родов и более чем 900 видов (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КРУШИНОЦВЕТНЫЕ	
Количество родов — около 60, видов — более 900	
Формулы цветков: $*Ca_{(3)}Co_3A_3G_{(3)}$ — крушина ломкая (<i>Frangula alnus</i>); $\sigma^*Ca_{(4)}Co_4A_4G_6$, $*\rho Ca_{(4)}Co_4A_0G_{(4)}$ — жостер слабительный (<i>Rhamnus cathartica</i>)	
Распространение — тропики, субтропики, умеренные области	
Жизненные формы — деревья и кустарники, иногда лианы	
Листья — супротивные или очередные, простые цельные, с прилистниками	
Соцветия — пазушные цимозные, иногда одиночные	
Плоды — ягода, костянка, сухие схизокарпии	
Важнейшие роды — Крушина (<i>Frangula</i>), Жостер (<i>Rhamnus cathartica</i>)	

Жизненные формы - кустарники или деревья, в основном не очень высокие, иногда лианы (рис. 8.46). Листорасположение супротивное или очередное. Листья простые цельные, с пальчатым жилкованием, имеются прилистники. Цветки мелкие, обоеполые, (реже однополые - у двудомных растений), правильные, зеленоватые, чаще в цимозных соцветиях. Околоцветник 5-, реже 4-членный. Чашелистики часто с внутренним килем. Лепестки мелкие, часто в виде колпачков, охватывающих тычинки, нередко отсутствуют. У многих имеется гипантий. Тычинок 5, реже 4, противостоящих лепесткам. Гинецей ценокарпный, состоит обычно из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, средняя или нижняя, 3-, реже 2-гнездная, с одним семязачатком. Плод - костянка, ягода или сухой невскрывающийся плод - схизокарпий, распадающийся на мерикарпии. Семена с эндоспермом. Для многих крушиновых характерны острые шипы и колючки.

Исключительно колючим лазающим кустарником, распространенным в сухих предгорьях Крыма, Кавказа, западной части Средней Азии, является держидерево (*Paliurus spina-christi*). Его парные колючки представляют собой видоизмененные прилистники, причем одна из колючек (прямая) направлена косо вверх, другая загнута вниз. Вместе с тем держидерево с его дугообразно изогнутыми ветвями очень декоративно. У южноамериканского рода Коллеция (*Colletia*) побеги супротивные, лишенные листьев и превращенные в мощные колючки, выполняют функцию фотосинтеза. У видов тропического рода Жуания (*Gouania*) плоды распадаются на крылатые мерикарпии, а в соцветиях у них возникают усики, как у виноградных.

Некоторые виды крушиновых давно используются человеком. Например, китайский финик (*Zizyphus jujuba*) очень популярен в Китае и Юго-Восточной Азии. В культуре - это деревце с плодами-костянками, несколько напоминающими по вкусу незрелые сливы. При жевании листьев этого деревца парализуются вкусовые рецепторы слизистой оболочки полости рта. У конфетного дерева (*Hovenia dulcis*) из Юго-Восточной Азии сладкая мякоть образуется разрастающимися и извивающимися цветоножками. Эти сладкие образования служат обычно лакомством.

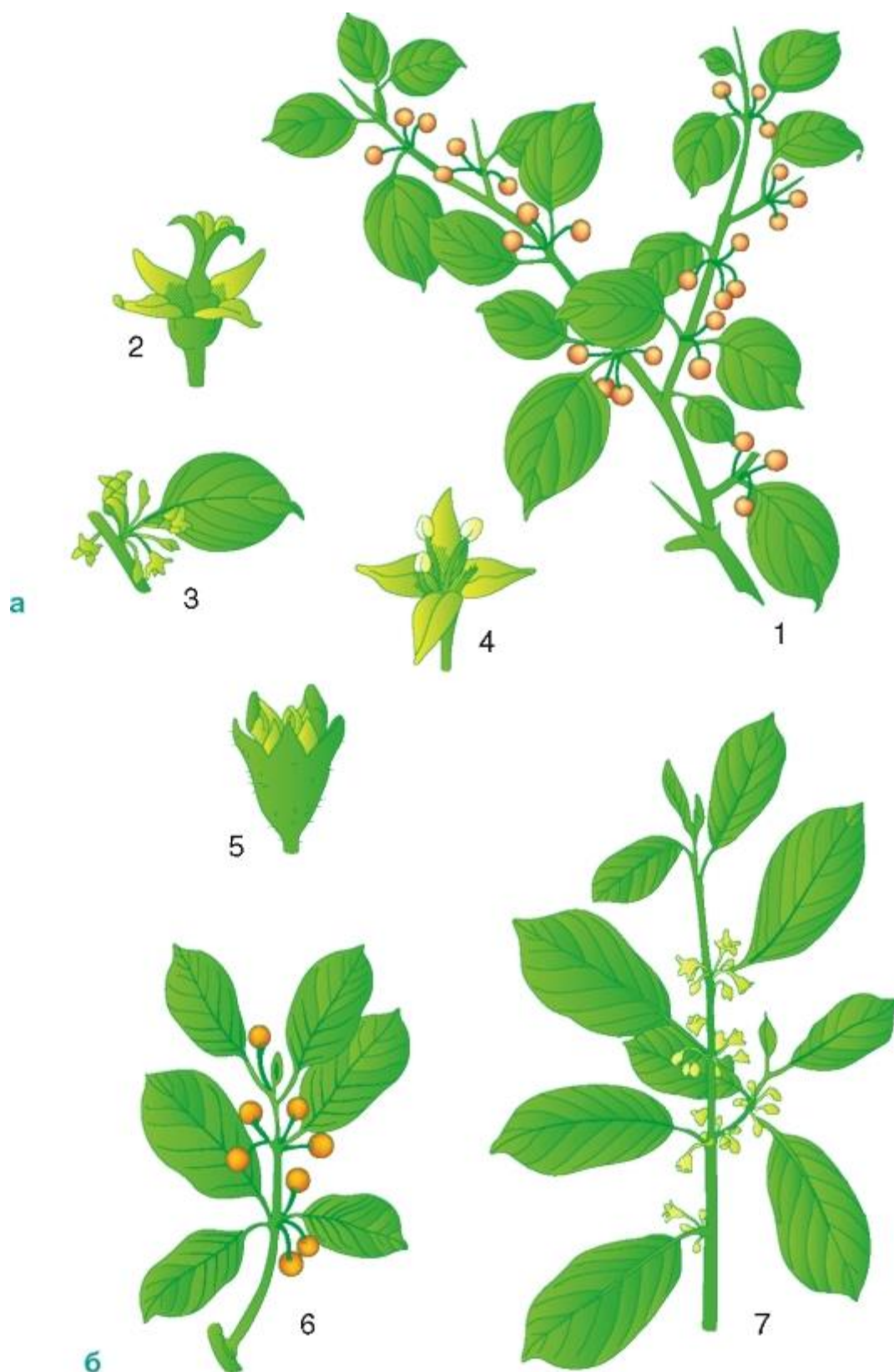


Рис. 8.46. Крушиновые: а - жостер слабительный (*Rhamnus cathartica*): 1 - часть побега с плодами; 2 - женский цветок; 3 - часть побега с цветками; 4 - мужской цветок; б - крушина ломкая, или ольховидная (*Frangula alnus*): 5 - цветок; 6 - часть побега с плодами; 7 - часть побега с цветками

Для представителей семейства характерно содержание в них антраценопроизводных, терпеноидов и тритерпеновых сапонинов. Некоторые виды обладают лекарственными свойствами, например, кору крушины ломкой (*Frangula*

alnus), плоды жостера слабительного (*Rhamnus cathartica*) используют в медицине как слабительное средство.

Семейство Лоховые - *Elaeagnaceae*

В семействе насчитывают 3 рода и около 55 видов, встречающихся главным образом в северном полушарии, по долинам рек и ручьев (см. ниже паспорт семейства). У всех трех родов на корнях имеются корневые клубеньки, в которых поселяются азотфиксирующие бактерии, что позволяет лоховым обитать на очень бедных почвах.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЛОХОВЫЕ	
Количество родов	— 3, видов — около 55
Формулы цветков:	* $Ca_{(4)}Co_0A_4G_1$ — лох узколистый (<i>Elaeagnus angustifolia</i>); * $\sigma Ca_{(2)}Co_0A_4G_0$, * $\varphi Ca_{(2)}Co_0A_0G_1$ — облепиха крушиновая (<i>Hippophae rhamnoides</i>)
Распространение	— северное полушарие
Жизненные формы	— деревья и кустарники
Листья	— очередные или супротивные, простые цельные, без прилистников
Соцветия	— цимозные или одиночные цветки
Плоды	— одноорешек или однокостянка
Важнейшие роды	— Облепиха (<i>Hippophae</i>), Лох (<i>Elaeagnus</i>)

Жизненные формы - небольшие, обычно колючие деревья и кустарники. Листорасположение очередное или супротивное. Листья простые цельные, без прилистников. Для всех представителей лоховых характерно опушение из щитковидных чешуек и звездчатых волосков. Цветки правильные, обоеполые (у многих видов лоха - раздельнополые, и тогда обычно растения двудомные, например, облепиха крушиновая). Околоцветник представлен только чашечкой, 2- или 4-членной. У мужских цветков она почти плоская, во всех других случаях трубчатая. Тычинок в обоеполых и мужских цветках 4 (реже 8), и они прирастают к внутренней поверхности чашечки. Гинецей состоит из одного плодолистика с относительно длинным столбиком, несущим головчатое рыльце. Плод монокарпный - одноорешек или однокостянка. Семя одно, без эндосперма или со слабо развитым эндоспермом. Цветки одиночные или в пучках (возможны цимоиды).

Виды лоха (*Elaeagnus*) культивируют в качестве декоративных и почвоукрепляющих кустарников. Иногда плоды лоха употребляют в пищу. Наиболее известный представитель семейства лоховых - облепиха крушиновая (*Hippophae rhamnoides*) - широко культивируемый колючий кустарник (рис. 8.47). В диком виде она встречается в России - в Предкавказье и на юге Сибири. Плоды облепихи крушиновидной богаты комплексом витаминов (С, В₁, В₃, Е, Р), каротином, органическими кислотами, их используют в пищевой промышленности. Облепиховое масло находит широкое применение в медицине.

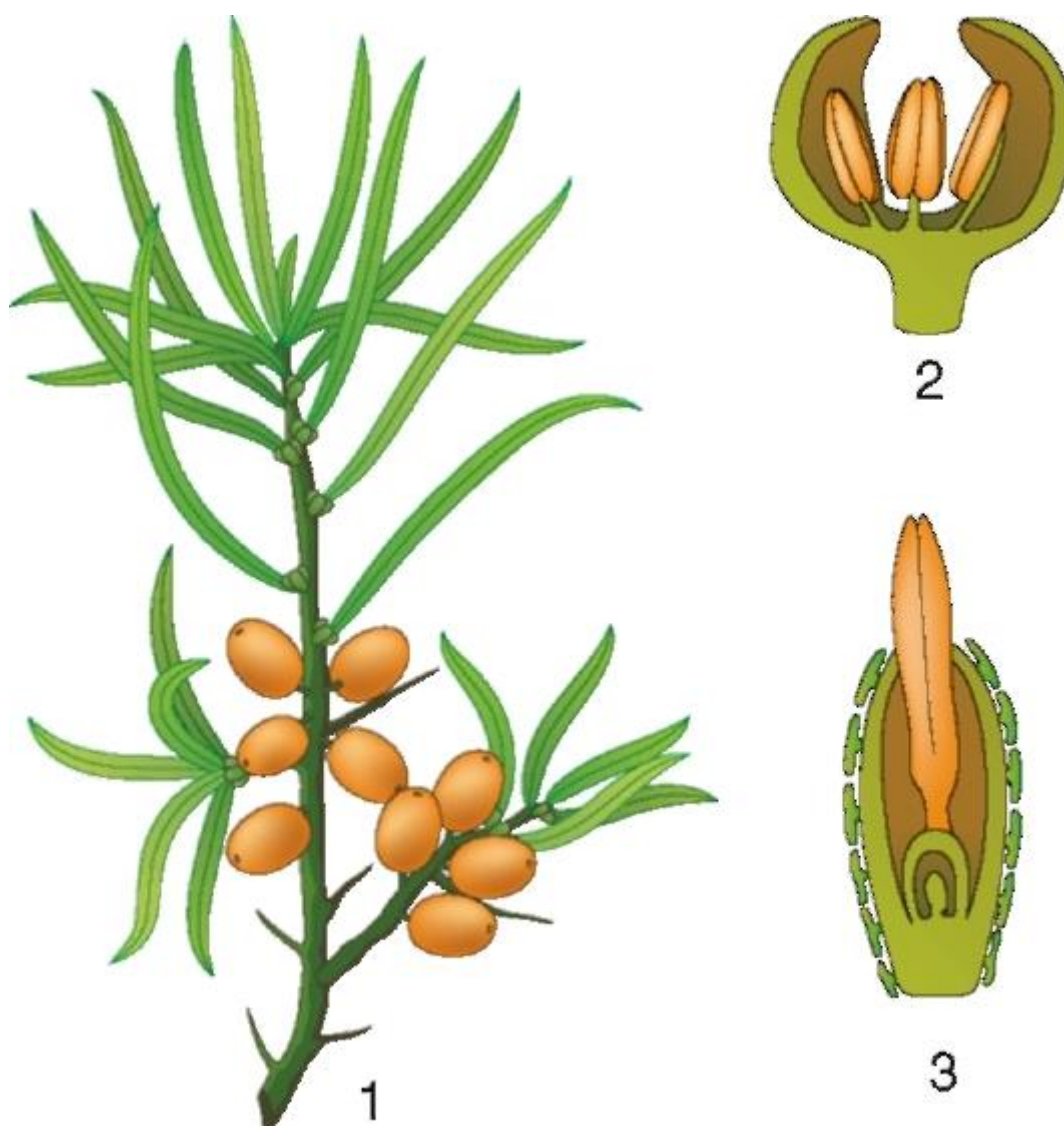


Рис. 8.47. Лоховые. Облепиха крушиновая (*Hippophae rhamnoides*): 1 - часть побега с плодами; 2 - тычиночный цветок в разрезе; 3 - пестичный цветок в разрезе

Порядок Виноградные - Vitales

Порядок включает 2 семейства, из которых ниже рассмотрено семейство Виноградные.

Семейство Виноградные - Vitaceae

В семейство входят 12 родов и около 700 видов, распространенных в тропиках и субтропиках (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ВИНОГРАДНЫЕ
Количество родов — 12, видов — около 700
Формула цветка: $*C_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$ — виноград обыкновенный (<i>Vitis vinifera</i>)
Распространение — тропики, субтропики
Жизненные формы — древесные лианы, изредка кустарники и деревья
Листья — очередные, простые расчлененные, сложные, с прилистниками
Соцветия — кистевидные, цимозные
Плод — ягода
Важнейший род — Виноград (<i>Vitis</i>)

Жизненные формы - лианы, или лазающие растения, редко кустарники или небольшие деревья с суккулентными стволами (рис. 8.48). Листорасположение очередное. Листья простые пальчато-лопастные, раздельные или сложные, с прилистниками. Часто имеются усики (видоизмененные соцветия), противостоящие листьям. Цветки мелкие, обоеполые или раздельнополые, зеленоватые, обычно в цимозных соцветиях кистевидной формы. Околоцветник 5-, реже 4-членный. Чашечка сросшаяся, из 4_5 чашелистиков, мелкая или редуцированная. Венчик состоит из 4_5 лепестков, часто сросшихся вверху в виде колпачка и вместе опадающих. Тычинок 4_5, противостоящих лепесткам. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, 2-гнездная, с 2 семязачатками в гнезде. Плод - ягода. Семена с эндоспермом. Культурный виноград (*Vitis vinifera*) - одно из древнейших культивируемых растений, родоначальник не менее 5000 сортов, созданных человеком. Их описанием занимается особая отрасль науки - ампелография. Эти сорта используют для приготовления различных марок вин. В Крыму и на Кавказе, где сосредоточены основные районы культуры винограда, его часто используют в озеленении (террасы, беседки). В Западной Европе и на Украине здания часто увиты так называемым диким, или девичьим, виноградом (*Parthenocissus quinquefolia*) родом из Северной Америки, с пальчатосложными листьями. Его выращивают также на широте Москвы и даже севернее.

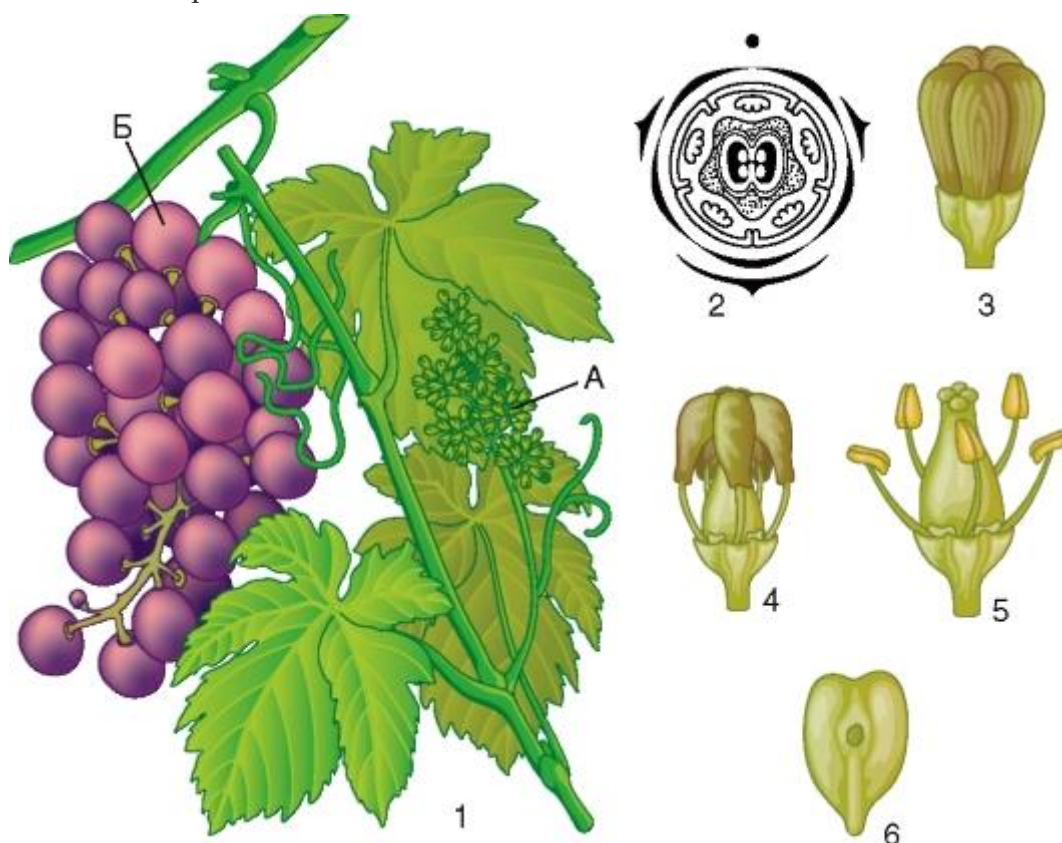


Рис. 8.48. Виноградные. Виноград (*Vitis vinifera*): 1 - ветвь с соцветиями (А) и плодами (Б); 2 - диаграмма цветка; 3 - бутон; 4 - раскрывающийся цветок в процессе сбрасывания венчика; 5 - он же после сбрасывания венчика; 6 - семя

Порядок Кизилловые - Cornales

К порядку относят 8 очень мелких семейств, из которых наиболее известно семейство собственно Кизилловые.

Семейство Кизилловые - Cогпасеae

Семейство включает 55 видов, относящихся к 6 родам. Представители семейства широко распространены в умеренных и холодных областях северного полушария и проникают даже в арктические тундры.

Жизненные формы - кустарники или небольшие деревья (рис. 8.49). Листорасположение супротивное. Листья простые, цельные. Цветки мелкие, почти всегда обоеполые, актиноморфные. Околоцветник двойной, состоит из 4-5 зубчатовидных чашелистиков, мелких лепестков и тычинок, присоединенных к краю нектарного диска и чередующихся с лепестками. Гинецей ценокарпный, состоит из 2, редко из 3-4 плодolistиков. Завязь нижняя, 2-гнездная, с простым столбиком, несущим головчатое рыльце.



Формула цветка: Соцветия разнообразные, цимозные. Плоды - яркоокрашенные костянки, которые могут у отдельных видов срастаться в сочное съедобное соплодие, как, например, у кизила головчатого (*C. capitata*) или клубничного дерева.



Рис. 8.49. Кизилые. Дерен шведский (*Chamaepericlymenum suericum*): 1 - побег плодоносящего растения; 2 - цветущее растение; 3 - цветок

Некоторые виды культивируют как декоративные: свидину кроваво-красную (*S. sanguined*), свидину белую (*S. alba*) - небольшие кустарники с поникающими побегами. Кизил обыкновенный (*Cornus mas*) в диком виде встречается в Предкавказье; его крупноплодные сорта с вкусными, сочными и кисло-сладкими плодами идут на изготовление варенья, сухофруктов и соков. Плотную и красивую древесину (особенно у кизила обыкновенного) используют для мелких поделок.

Порядок Сельдерейные - Ariales, или Зонтичные, - Umbelliflorae

Порядок включает 2 крупных семейства: Аралиевые и Зонтичные.

Семейство Аралиевые - Araliaceae

Семейство объединяет около 850 видов, относящихся примерно к 80 родам. Подавляющее большинство аралиевых обитает в тропиках и субтропиках, центры их видового разнообразия - Индо-Малайзия и тропическая зона Америки (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА АРАЛИЕВЫЕ
Количество родов — 80, видов — около 850
Формулы цветков: *Ca ₍₅₎ Co ₅ A ₃ G ₍₂₎ — плющ обыкновенный (<i>Hedera helix</i>); *Ca ₍₅₎ Co ₅ A ₃ G ₍₂₎ — женьшень (<i>Panax ginseng</i>)
Распространение — тропики, субтропики
Жизненные формы — деревья или кустарники, реже лианы (плющ) и многолетние травы
Листья — супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — кисти и метелки из простых зонтиков
Плод — костянка
Важнейший род — Женьшень (<i>Panax</i>)

Жизненные формы - небольшие деревья или кустарники, реже лианы (плющ) и многолетние травы (панакс). Листорасположение обычно очередное. Листья пальчатоили перистосложные, большей частью с влагалищами. Цветки правильные, относительно мелкие, обоеполые или раздельнополые у двудомных растений. Околоцветник двойной, 5- или 4-членный. Чашечка состоит из 5 или 4 чашелистиков, прирастающих к завязи. Лепестков 5 (иногда меньше), свободных или частично сросшихся. Тычинок в количестве, равном числу лепестков, чередующихся с ними и прикрепленных к краям особого железистого диска, окружающего верхушку завязи. Гинецей ценокарпный, состоит из 2-5 сросшихся плодолистиков. Завязь нижняя, 2- и 5-гнездная. В каждом гнезде формируется по одному семязачатку. Столбиков обычно 5, иногда они срастаются в один. Соцветия ботрические, часто очень крупные. Они устроены обычно по типу кисти или метелки из простых зонтиков либо редуцированы до единственного простого зонтика (у рода Панакс). Плод ценокарпный - костянка, содержащая 2-5 семян. Семена с обильным эндоспермом.

Плющ обыкновенный (*Hedera helix*) имеет много садовых форм, его широко культивируют как декоративное растение открытого и закрытого грунта.

В России известен дикорастущий вид уссурийской тайги - знаменитый женьшень - «корень жизни» (*Panax ginseng*) (рис. 8.50), занесенный в Красную Книгу России. Издавна считалось, что он может излечить от 99 болезней.

Сейчас женьшень введен в культуру и его выращивают в России и других странах.

В одной из многочисленных восточных легенд, посвященных женьшеню, говорится, что он рождается от молнии. На протяжении многих веков восточная медицина приписывала корню женьшеня способность исцелять все болезни. Именно поэтому К. Линней и дал этому растению научное название - *Panax* (от греч. *pan* - все, *akos* -

исцеляющий). Женьшень в переводе с китайского означает «человек-корень», и действительно, его корень напоминает человеческую фигуру.

Помимо женьшеня, в медицине применяют элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*), аралию (*Aralia*), заманиху (*Oplonanax elatus*) и ряд других представителей семейства аралиевых. Препараты из них по действию близки к женьшеню. Действующие вещества представлены тритерпеновыми сапонинами, дитерпеноидами.

Семейство Зонтичные, или Сельдерейные, - Umbelliferae, или Apiaceae

Это большое семейство насчитывает около 300 родов и 3500 видов, распространенных почти по всему земному шару, особенно в умеренно теплых субтропических областях северного полушария (см. ниже паспорт семейства).



Рис. 8.50. Аралиевые. Женьшень (*Panax ginseng* C.A. Mey): 1 - корень; 2 - надземная часть; 3 - цветок; 4 - диаграмма и формула цветка; 5 - плод

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЗОНТИЧНЫЕ
Количество родов — около 300, видов — 3500
Формула цветка: $*C_5C_5A_5G_{\overline{5}}$ — купырь лесной (<i>Anthriscus sylvestris</i>)
Распространение — тропики, субтропики
Жизненные формы — многолетние травы, изредка кустарники
Листья — очередные, простые, сильнорасчлененные на относительно узкие конечные доли
Соцветия — ботрические, в основном сложные зонтики
Плод — вислоплодник
Важнейшие роды — Укроп (<i>Anethum</i>), Морковь (<i>Daucus</i>), Цикута (<i>Cicuta</i>)

Жизненные формы - преобладают многолетние травы, иногда достигающие 3 м высотой [некоторые виды дудника (*Angelica*) и борщевика (*Heracleum*)], изредка однолетники, кустарники и виды, образующие плотные подушкообразные дерновины. Стебли часто с полыми междоузлиями. Во всех частях растения нередко имеются секреторные каналы, содержащие эфирные масла и смолистые вещества. Листорасположение очередное. Листья простые, обычно сильнорасчлененные (трижды, четырежды) на относительно узкие конечные доли; редко - цельные, цельнокрайние, без прилистников; основания листьев часто расширены и образуют влагалище, охватывающее стебель. Особое диагностическое значение уделяют анатомическому строению черешка зонтичных.

Цветки мелкие, правильные, обоеполые, реже однополые; растения однодомные, редко двудомные. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка состоит из 5 малозаметных или совсем незаметных зубцов; венчик - из 5 свободных лепестков, имеющих узкий ноготок, широкий отгиб с загнутой внутрь верхушкой. Тычинок всегда 5, чередующихся с лепестками, прикрепленных к железистому диску. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2 плодолистиков, образующих нижнюю двухгнездную завязь. В завязи закладывается по 4 семязачатка, но развиваются только 2 из них. На верхушке завязи расположены железистый диск, называемый подстолбием. От железистого диска отходят 2 столбика, заканчивающиеся малозаметными рыльцами. Цветки в основном собраны в сложные зонтики. У основания первичных лучей сложного зонтика часто имеются листочки - обертки; у зонтиков второго порядка - частные обертки, или оберточки.

Плод ценокарпный, особого строения, называемый вислоплодником. Он состоит из 2 сухих полуплодиков (мерикарпиев), которые при созревании плода, разделяясь, некоторое время остаются подвешенными (отсюда название - вислоплодник) на двураздельной или цельной колонке. Колонка образуется на брюшной стороне плодолистиков из проводящих пучков. Некоторые авторы называют колонку карпофором. Форма плода, его анатомическое строение служат важными диагностическими признаками в систематике зонтичных. На наружной (спинной) стороне мерикарпия заметны 5 главных, или первичных, ребер, образованных проводящими пучками и окружающей их тканью. В промежутках между первичными ребрами, называемыми ложбинками, иногда находятся вторичные ребра, мощные либо слабовыраженные. В общей сложности мерикарпий может насчитывать до 9 ребер. Брюшную сторону мерикарпиев называют спайкой, или комиссурой. В мезокарпии (среднем слое околоплодника) имеются продольные эфирномасличные секреторные каналы, расположенные по одному в ложбинках и по два - со стороны комиссуры. В мерикарпии могут быть хлорофиллоносная паренхима, аэренхима, механические ткани. Семя одно, сросшееся с околоплодником, имеет обильный маслянистый эндосперм и относительно небольшой зародыш. Зонтичные - энтомофильные растения.

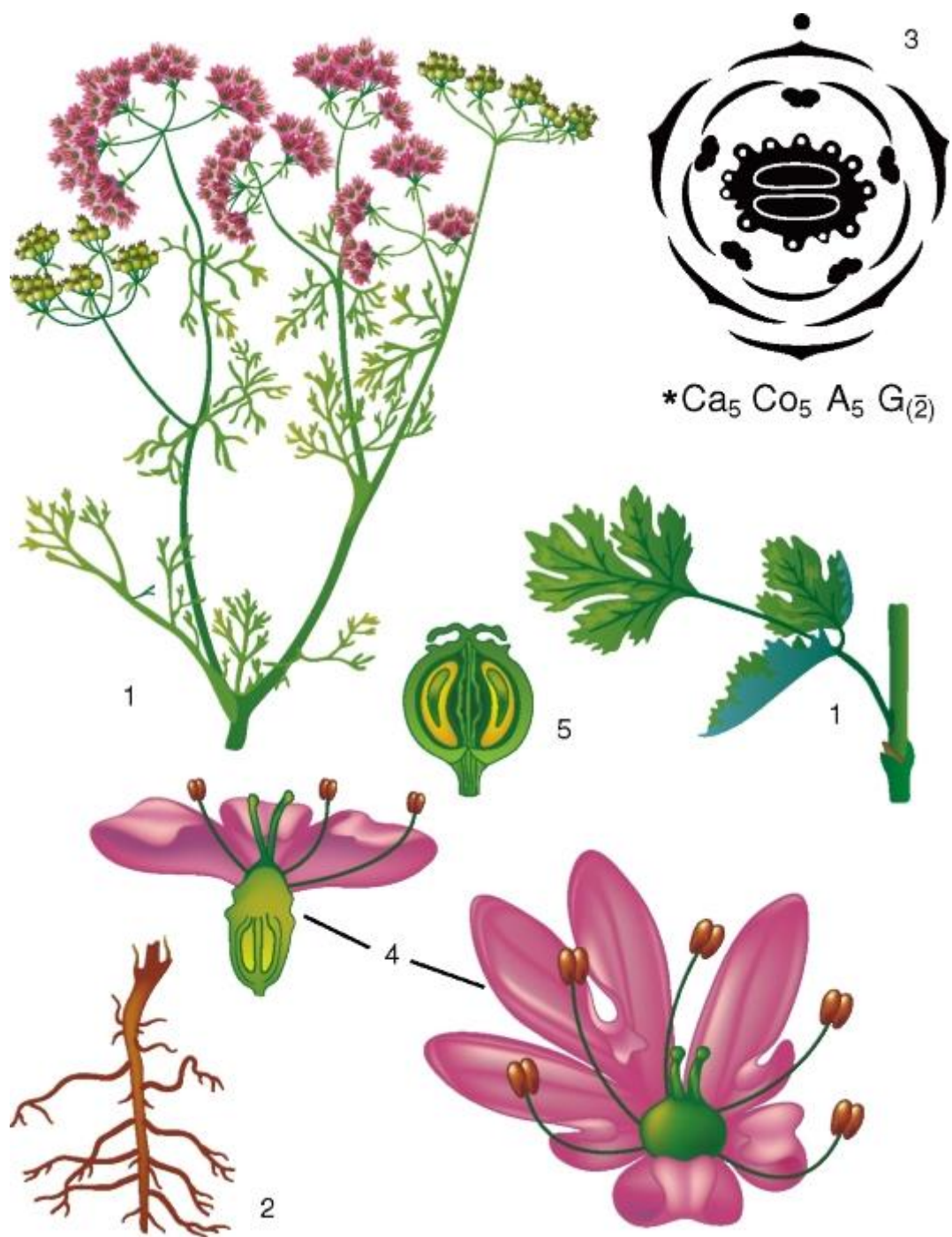


Рис. 8.51. Зонтичные. Кориандр посевной (*Coriandrum sativum*): 1 - надземная часть; 2 - корневая система; 3 - диаграмма и формула цветка; 4 - цветок в общем виде и в продольном разрезе; 5 - плод

Зонтичные высоко ценят как источники эфирного масла, пряные и ароматические, широко используют в пищу тмин (*Carum carvi*), анис (*Pimpinella anisum*), кориандр, или кинзу (*Coriandrum sativum*) (рис. 8.52), морковь обыкновенную (*Daucus carota*) (рис. 8.53), сельдерей (*Apium graveolens*), петрушку (*Petroselinum sativum*), укроп (*Anethum graveolens*), фенхель (*Foeniculum vulgare*) и др.

У зонтичных из разных частей растения выделены эфирные масла, смолы, кумарины, фурукумарины, хромокумарины, тритерпеноидные сапонины и ацетиленовые производные. Алкалоиды (например, кониин) найдены в ядовитом зонтичном - болиголове пятнистом (*Conium maculatum*).

В медицине применяют плоды многих зонтичных (аниса, фенхеля, тмина, кориандра), входящие в состав сборов, используемых в качестве отхаркивающих, противовоспалительных и желчегонных средств. Эти и ряд других зонтичных широко культивируют. В Средней Азии произрастает ферула вонючая (*Ferula foetida*), из которой получают пряность - камедесмолу, представляющую собой средство народной медицины Востока.

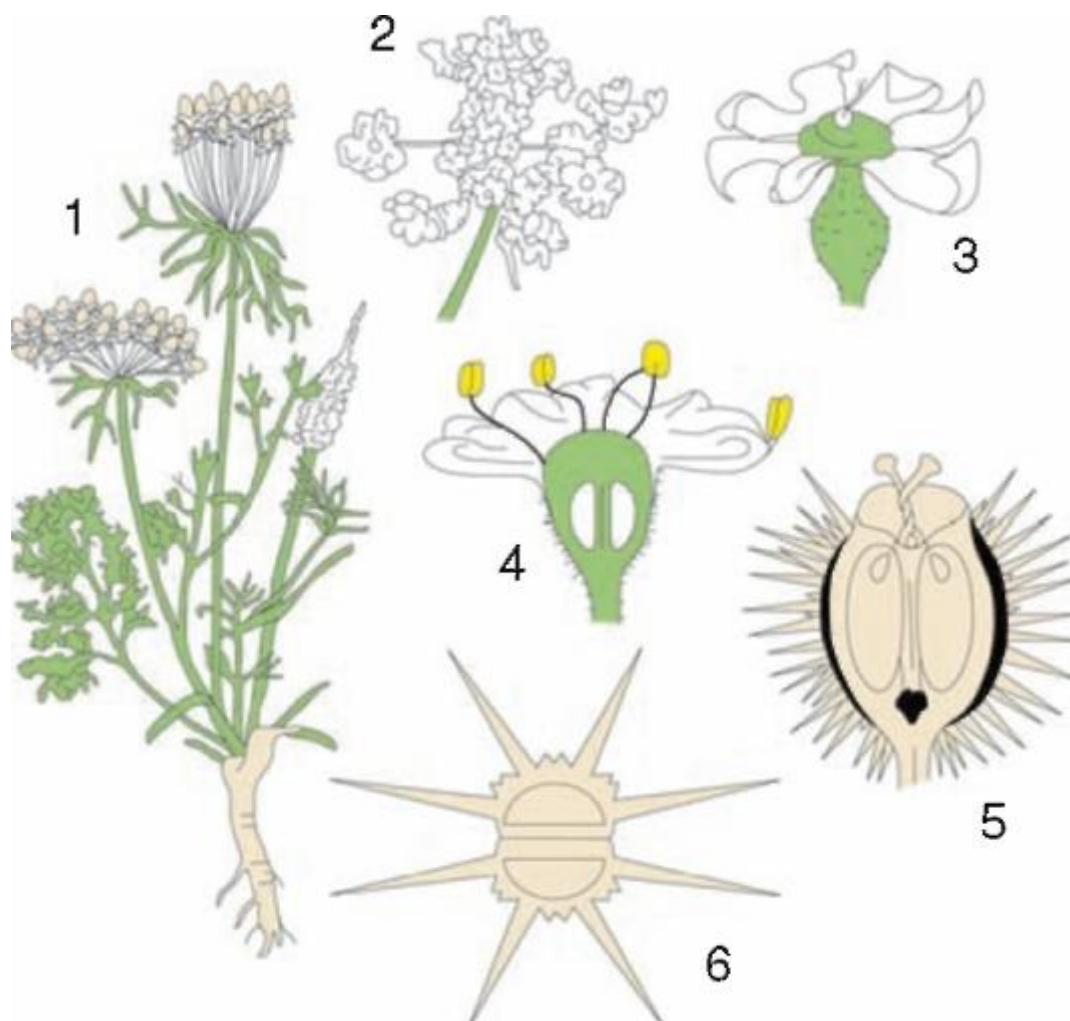


Рис. 8.52. Зонтичные. Морковь обыкновенная (*Daucus carota*): 1 - общий вид растения; 2 - отдельное парциальное соцветие (зонтичек); 3 - цветок; 4 - продольный разрез цветка; 5 - плод - вислоплодник в поперечном разрезе; 6 - плод в продольном разрезе

Кроме болиголова, очень токсичен вех ядовитый, или цикута (*Cicuta virosa*), способный вызвать смертельные отравления. Болиголов имеет характерные красноватые пятна на стебле, а вех ядовитый - характерное только для него корневище с полыми камерами, разделенными поперечными перегородками.

Порядок Ворсянковые - Dipsacales

Порядок объединяет 7 семейств, из которых наибольший интерес представляют семейства Жимолостные и Валериановые.

Семейство Жимолостные - Caprifoliaceae

Семейство включает 15 родов и около 550 видов, распространенных в основном в странах умеренного климата северного полушария и в горных районах тропиков (см. ниже паспорт семейства). Отечественные представители семейства - обитатели лесной зоны и горных районов Кавказа и Дальнего Востока.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЖИМОЛОСТНЫЕ

Количество родов — 15, видов — около 550
Формула цветка: $*Ca_{(5)}CO_{(5)}A_5G_{(3)}$ — калина обыкновенная (<i>Viburnum opulus</i>)
Распространение — страны умеренного климата северного полушария и горные районы тропиков
Жизненные формы — вечнозеленые кустарники, небольшие деревья, кустарнички и травы
Листья — супротивные, простые или сложные (бузина), с прилистниками или без них
Соцветия — кисти, метелки, щитки, но нередко упрощены до одиночных цветков, сидящих в пазухах листьев
Плоды — ягода, костянка, коробочка
Важнейшие роды — Жимолость (<i>Lonicera</i>), Калина (<i>Viburnum</i>), Бузина (<i>Sambucus</i>)

Жизненные формы - листопадные или вечнозеленые кустарники, небольшие деревья, кустарнички и травы. Листорасположение супротивное. Листья простые или сложные (бузина), с прилистниками или без них.

Цветки более или менее зигоморфные или почти актиноморфные, чаще обоеполые. У калины обыкновенной и ряда близких видов цветки двух типов: обоеполые мелкие цветки занимают центральную часть щитковидного соцветия, а крупные, яркие, стерильные - краевые. Околоцветник двойной. Чашечка образует короткую трубку, срастающуюся с нижней завязью, и имеет пяти-, трехнадрезанный отгиб, отделенный от трубки перетяжкой. Венчик состоит из 3-5 сростшихся лепестков, по форме трубчатый, колокольчатый или колесовидный, нередко двугубый, иногда с мешочковидным вздутием при основании трубки. Тычинок 5, реже 4 (жимолость) или 3 (бузина), прикрепленных к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, образованный 3-5 сростшимися плодолистиками. Завязь нижняя, 1-5-гнездная, с одним или многими семязачатками в каждом гнезде. Иногда гинецей становится псевдомонокарпным, т.е. имеет одно гнездо с единственным семязачатком. Длинный столбик обычно заканчивается головчатым или лопастным рыльцем. Соцветия в основном цимойдные: кистевидные, щитковидные, метельчатые, но нередко упрощены до одиночных цветков, сидящих в пазухах листьев.

Плод ценокарпный - чаще ягода или двуйгода (жимолость) (рис. 8.54), у которой при ее формировании срастаются завязи и образуется двуйгода, или простейшее соплодие, реже - вскрывающаяся коробочка или

Цветки обоеполые, но могут быть и однополыми; в основном асимметричные, в цимозных щитковидных соцветиях. Околоцветник двойной, 5-членный. Чашечка состоит из 5 лопастей или зубцов, но иногда охватывает нижнюю завязь, редуцируется и превращается в надпестичное кольцо, которое при плодах разрастается. У валериан малозаметные зубцы чашечки превращаются в белый хохолок, способствующий расселению плодов с помощью ветра. Валериановые - энтомофильные растения. Венчик сростнолепестный, с пятилопастным отгибом, трубчатый или воронковидный. В основании трубки венчика с одной стороны имеется мешковидное вздутие, внутри которого находятся волоски. Это вздутие, а также 3 или 4 асимметрично расположенные тычинки делают цветок полностью асимметричным. Нити тычинок прикреплены к трубке венчика и чередуются с его лопастями.

Гинецей в основе ценокарпный, образованный 3 сростшимися плодолистиками, из которых обычно нормально развивается только один, с единственным семязачатком. В силу этого сформировавшийся плод может считаться псевдомонокарпным. Завязь нижняя. Столбик один, простой, завершающийся трехлопастным рыльцем.

Плод ценокарпный с разросшимся прицветным листом [патриния (*Patrinia*)] или псевдомонокарпный - семянка, обычно снабженная хохолком из волосков (валериана). Семена без эндосперма, с прямым зародышем.

Наиболее известное в России растение этого семейства - валериана лекарственная (*V. officinalis*) (рис. 8.55). Это высокий травянистый многолетник с толстым коротким корневищем и придаточными корнями, имеющими характерный запах, что связано с присутствием в них изовалериановой кислоты и ее производных. Листья супротивные, непарноперисто-рассеченные. Цветки бледно-розовые или бледно-сиреневые, со слабым запахом ванили. Валериану можно встретить в светлых, достаточно увлажненных участках, по опушкам лесов, по берегам водоемов обычно разрозненными особями.

Многие валериановые содержат эфиры изовалериановой кислоты, алкалоиды и иридоиды. Иридоиды характерны для видов валерианы, но отсутствуют у патриний.

Общеизвестно медицинское значение валерианы лекарственной, используемой еще со времен античности в качестве успокаивающего средства. Сходным действием обладают некоторые виды патриний, нередко используемые в традиционной восточной медицине. Некоторые валериановые, например, знаменитый индийский нард (*Nardostachys grandiflora*, или *N. jatamansi*), пользующийся с древних времен большой популярностью как лекарственное растение, содержит ароматические вещества и, помимо медицинского применения, использовался в парфюмерии.

Подкласс Ламииды - Lamiidae

Ламииды - крупнейший по числу видов подкласс, объединяющий 11 порядков, 52 семейства, около 2400 родов и почти 40 000 видов.

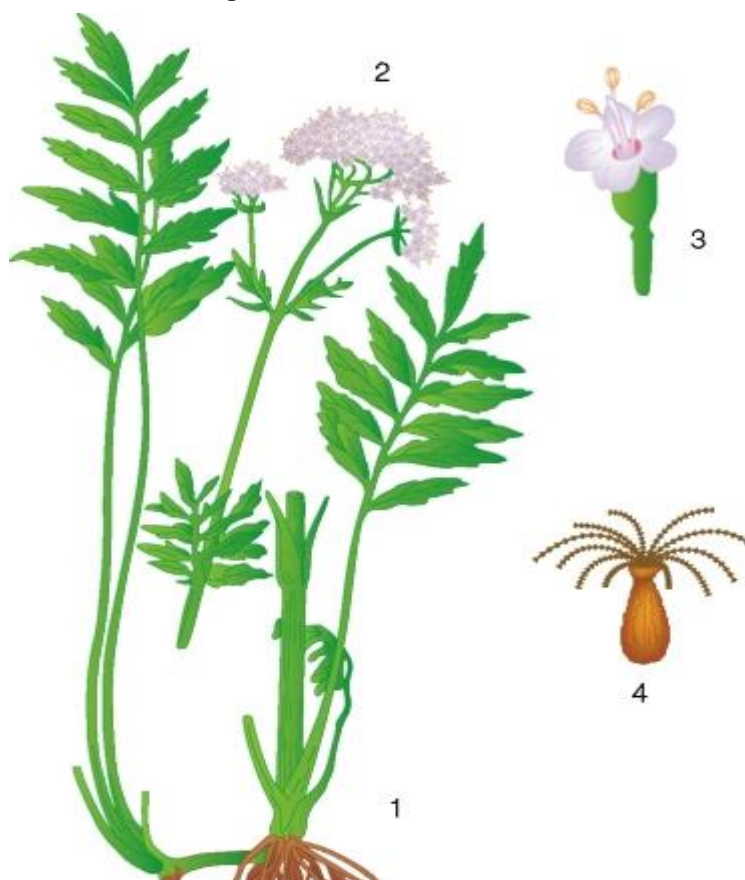


Рис. 8.54. Валериановые. Валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*): 1 - прикорневая часть; 2 - побег с соцветиями; 3 - цветок; 4 - плод - семянка, снабженная хохолком

Жизненные формы - высокоспециализированные деревья, кустарники, полукустарники и травы. Листья чаще простые, без прилистников, с супротивным листорасположением. Ламииды эволюционно произошли от древних представителей подкласса Розиды. Эволюция цветка двигалась в направлении перехода от актиноморфности к резкой зигоморфности и высокой специализации сростнолепестного, обычно трубчатого околоцветника. Количество членов в околоцветке небольшое и фиксированное. Гинецей всегда ценокарпный и состоит, как правило, из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя.

Порядок Горечавковые - Gentianales

Этот большой порядок включает 13 семейств. В их числе Логаниевые, Мареновые - одно из крупнейших семейств цветковых растений, Горечавковые, Вахтовые, Кутровые, Ластовневые.

Семейство Логаниевые - Loganiaceae

Это небольшое семейство объединяет примерно 20 родов и около 500 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических странах (см. ниже паспорт семейства). На территории России дикорастущие представители этого семейства не встречаются.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЛОГАНИЕВЫЕ
Количество родов — 20, видов — около 500
Формула цветка: $*C_{a(5)}C_{o(5)}A_5G_{(2)}$ — чилибуха (<i>Strychnos nux-vomica</i>)
Распространение — тропики, субтропики
Жизненные формы — деревья, кустарники или лианы, реже травы
Листья — простые, обычно кожистые, супротивные, часто с мелкими прилистниками
Соцветия — ботрические или цимозные
Плоды — ягода, реже коробочка
Важнейший род — Чилибуха (<i>Strychnos</i>)

Жизненные формы - деревья, кустарники или лианы, реже травы. Листорасположение супротивное. Листья простые, обычно кожистые, часто с мелкими прилистниками. У многих лиан имеются видоизмененные листья - усики. Цветки правильные, обоеполые; околоцветник двойной, 4- или 5-членный. Чашечка и венчик спайнолепестные, венчик часто в виде длинной трубки (трубчатый или воронковидный). Тычинки в одинаковом числе с лопастями венчика и прикреплены к трубке венчика или к зеву. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2, реже 3 или 5 плодолистиков, образующих верхнюю двухили трехгнездную завязь. Столбик обычно с головчатым или 2-4-раздельным рыльцем. Соцветия цимозные или одиночные цветки. Логаниевые в основном энтомофильные растения. Плод ценокарпный - ягода (у рода Стрихнос), реже коробочка. Семена с эндоспермом (более или менее развитым).

Для семейства характерно наличие алкалоидов, нередко очень ядовитых; найдены иридоидные гликозиды.

Наиболее известен род Стрихнос (*Strychnos*), включающий 200 видов.

Чилибуха - одно из самых ядовитых растений мира, произрастающее в Индии (рис. 8.56). Особенно ядовиты семена; из них получают алкалоиды стрихнин и бруцин, применяемые в медицине и известные в хронике преступлений. Экстракты из коры некоторых южноамериканских видов [например, стрихнос ядоносный (*S. toxifera*)] индейцы используют как составную часть парализующего яда кураре для стрел, вызывающего быстрый паралич скелетных мышц при попадании в кровь и не оказывающего никакого действия при прохождении через желудочно-кишечный тракт.



Рис. 8.55. Логаниевые. Чилибуха (*Strychnos nux-vomica*): 1 - часть побега с соцветиями; 2 - плод - ягода (в поперечном разрезе); 3 - семя

Семейство Мареновые - Rubiaceae

Мареновые - одно из крупнейших семейств Цветковых, пятое по числу видов среди покрытосеменных. В нем насчитывают почти 500 родов и около 11 000 видов, распространенных в тропиках и субтропиках, а отдельные представители этого семейства достигают Арктики и Антарктики (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА МАРЕНОВЫЕ	
Количество родов — около 500, видов — около 11 000	
Формула цветка: $*C_{(4)}C_{(4)}A_4G_{(2)}$	— подмаренник настоящий (<i>Galium verum</i>)
Распространение — тропики, субтропики, иногда встречается в Антарктике	
Жизненные формы — деревья, кустарники, полукустарники, травы	
Листья — простые, чаще всего цельные, с прилистниками, супротивные или мутовчатые	
Соцветия — пимозные, есть также растения с одиночными цветками	
Плод — коробочка, ягода, ценокарпная костянка, очень часты схизокарпии	
Важнейший род — Подмаренник (<i>Galium</i>)	

Жизненные формы - деревья, кустарники, полукустарники, травы. Мареновые встречаются в различных местообитаниях: во влажных низинных и горных тропических лесах, по берегам рек, опушкам, заболоченным лесам и даже болотам (рис. 8.57). Их можно встретить и в областях с резко выраженным сухим климатом: в пустынях, полупустынях, саваннах и степях.

Листорасположение супротивное или мутовчатое. Листья простые, чаще всего цельные, с прилистниками. Иногда прилистники внешне неотличимы от листьев [виды марены (*Rubia*), подмаренника (*Galium*)]. Цветки правильные, обычно обоеполые. Околоцветник двойной, четырех-, пятичленный. Чашечка сросшаяся, более или менее редуцированная; венчик спайнолепестный, трубчатый или воронковидный. Тычинок 4-5, соответственно лопастям венчика; прикрепляются тычиночными нитями к его трубке. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2 плодолистиков. Завязь нижняя, чаще 2-гнездная, со многими семязачатками в каждом гнезде. Столбик с головчатым или лопастным рыльцем. При основании столбика часто имеется подстолбие или нектарный диск. Соцветия разнообразные - цимозные, типа тирса, реже одиночные цветки. Мареновые - энтомофильные растения. Плод ценокарпный - коробочка, ягода, ценокарпная костянка, иногда схизокарпии, распадающиеся продольно на мерикарпии. Эндосперм имеется или отсутствует.

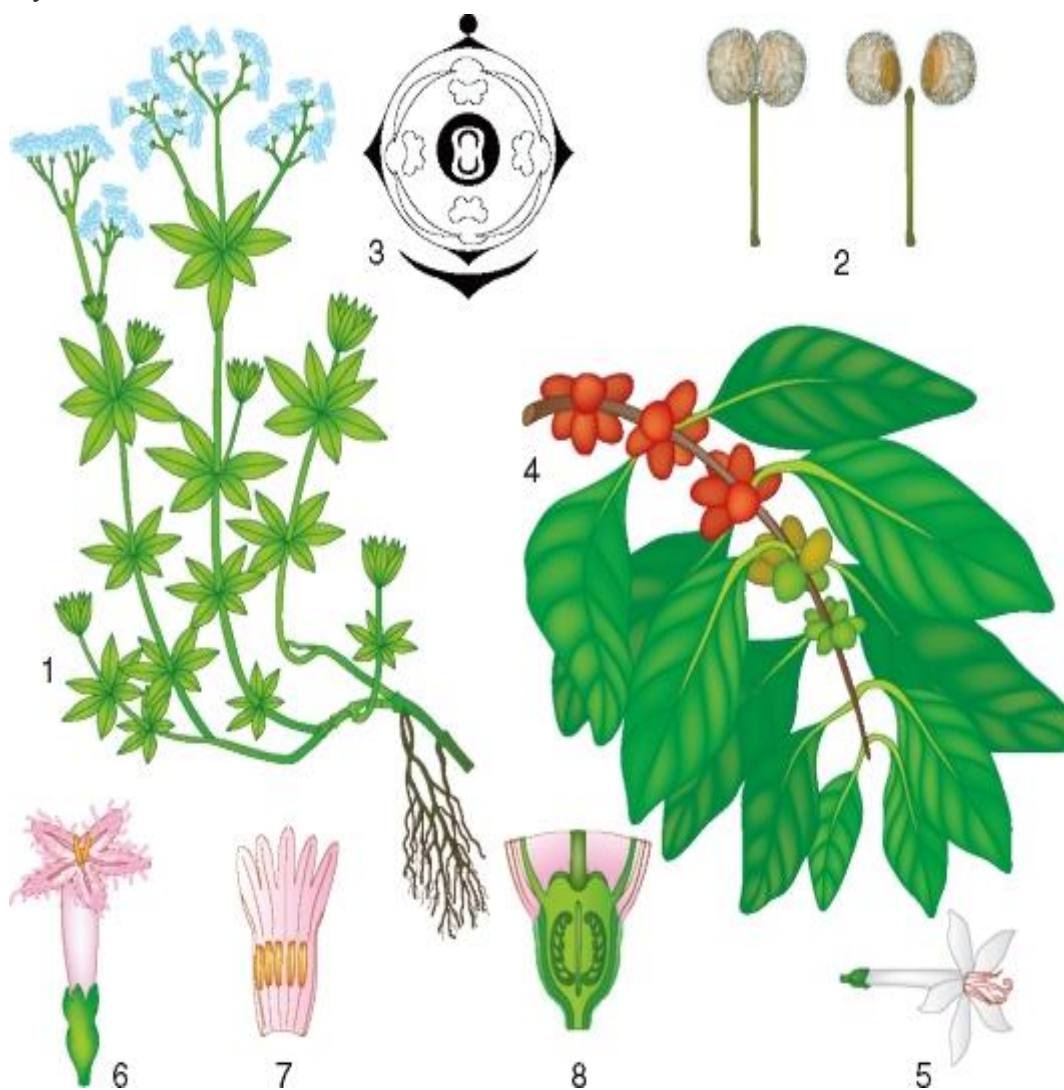


Рис. 8.56. Мареновые: 1 - ясменник душистый (*Galium odoratum*); 2 - плод из двух односемянных мерикарпиев подмаренника цепкого (*C. aparine*); 3 - диаграмма цветка ясменника полевого (*Asperula arvensis*); 4, 5 - плодоносящая ветвь и цветок кофейного дерева (*Coffea arabica*); 6-8 - цветок; он же с развернутой трубкой венчика (7) и завязь в продольном разрезе хинного дерева (*Cinchona officinalis*)

Многие мареновые содержат алкалоиды, антрахиноны, антоцианины, кумарины, таниды, иридоиды, ди- и тритерпеновые гликозиды и другие биологически активные вещества.

В умеренных и холодных областях встречаются в основном многолетние или однолетние травы, широко представленные видами рода Подмаренник (*Galium*). В России обычны подмаренник северный (*G. boreale*), подмаренник душистый (*G. odoratum*), подмаренник болотный (*G. palustre*) и др.

Представители семейства Мареновых имеют большое хозяйственное и экономическое значение. Среди них кофейное дерево (*Coffea arabica*), родина которого - Эфиопия. Кофе культивируют во всех тропических странах, но больше всего его производит Бразилия. Кофейное дерево теневыносливое, обильно цветет и плодоносит, образуя двусемянные костянки, напоминающие вишню. После специальной обработки получают семена, готовые к употреблению и содержащие алкалоид кофеин.

Хинное дерево (*Cinchona officinalis*) произрастает в диком виде в Южной Америке и Андах. Кора хинного дерева служит источником алкалоида хинина, который применяют при лечении малярии, поскольку угнетающе действует на эритроцитарную форму малярийного плазмодия. Несмотря на то что созданы заменители хинина и освоен его синтез, плантации хинного дерева до сих пор остаются в районах тропической Азии.

Ценным лекарственным растением служит полукустарник из тропических лесов Бразилии, Колумбии и Центральной Америки - рвотный корень, или ипекакуана (*Cephaelis ipecacuanha*). Корни этого растения содержат алкалоиды, и их используют как превосходное отхаркивающее средство. В медицине применяют корни марены красильной (*R. tinctorum*) как литолитическое средство. С другой стороны, это одно из самых известных красильных растений. Его используют для окраски ковров в некоторых странах Азии.

Семейство Горечавковые - Gentianaceae

Семейство насчитывает 1050 видов, объединенных в 83 рода (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ГОРЕЧАВКОВЫЕ
Количество родов — 83, видов — 1050
Формула цветка: $*C_{(5)} \cdot C_{(5)} \cdot A_3 \cdot G_{(2)}$ — золототысячник красный (<i>Gentiana erythraea</i>)
Распространение — умеренная, альпийская зоны, тропики, субтропики
Жизненные формы — травы или полукустарники, реже кустарники или вьющиеся растения
Листья — простые, цельнокрайние, без прилистников, супротивные
Соцветия — цимозные
Плод — коробочка
Важнейший род — Горечавка (<i>Gentiana</i>)

Жизненные формы - травы, полукустарники, кустарники или вьющиеся растения. Распространены они достаточно широко: в умеренной

зоне, альпийском поясе господствуют травы; в тропиках и субтропиках - кустарники и лианы. В северном полушарии наблюдается основное разнообразие этих видов. Листорасположение супротивное. Листья простые, цельнокрайние, без прилистников. Цветки обоеполые, правильные, часто яркие. Соцветия цимозные. Околоцветник двойной, как правило, 5-, 4-членный. Чашечка спайнолистная, реже раздельнолистная. Венчик спайнолепестный со скрученными в бутоне зубцами. Тычинок столько же сколько лепестков, тычиночные нити прикреплены к трубке или зеву венчика. Завязь верхняя, обычно одногнездная, с большим количеством семязачатков. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 плодолистиков. Столбик с цельным или двураздельным рыльцем. Плод - коробочка, вскрывающаяся по перегородкам, редко ягода. Семена многочисленные, с эндоспермом. В основном это перекрестноопыляемые растения.

Горечавковые - крупное семейство, особенно по количеству родов. Наиболее крупный род (400 видов) - Горечавка (*Gentiana*) (рис. 8.58). Различные виды горечавок особенно характерны для высокогорной Евразии. В Альпах, на Кавказе, в Средней Азии, Сибири они украшают альпийские луга крупными синими или фиолетовыми цветками. Некоторые виды с крупными цветами можно встретить и на равнинах. Например, сверция многолетняя (*Swertiaperennis*) широко распространена по сырым местам и болотам.

В качестве лекарственного растения издавна применяют корень горечавки желтой (*G. lutea*) и траву золототысячника красного (*G. erythrea*) как средства, возбуждающие аппетит.

Семейство Вахтовые - Menyanthaceae

Семейство немногочисленное, включает 5 родов и 60-70 видов (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ВАХТОВЫЕ
Количество родов — 5, видов — 60–70
Формула цветка: $*C_{a_{(5)}}C_{o_{(5)}}A_5G_{(2)}$ — вахта трехлистная (<i>Menyanthes trifoliata</i>)
Распространение — повсеместное
Жизненная форма — многолетние корневищные травы
Листья — простые, без прилистников, очередные
Соцветия — цимозные, в закрытых кистях, или одиночные цветки
Плод — коробочка
Важнейший род — Вахта (<i>Menyanthes</i>)

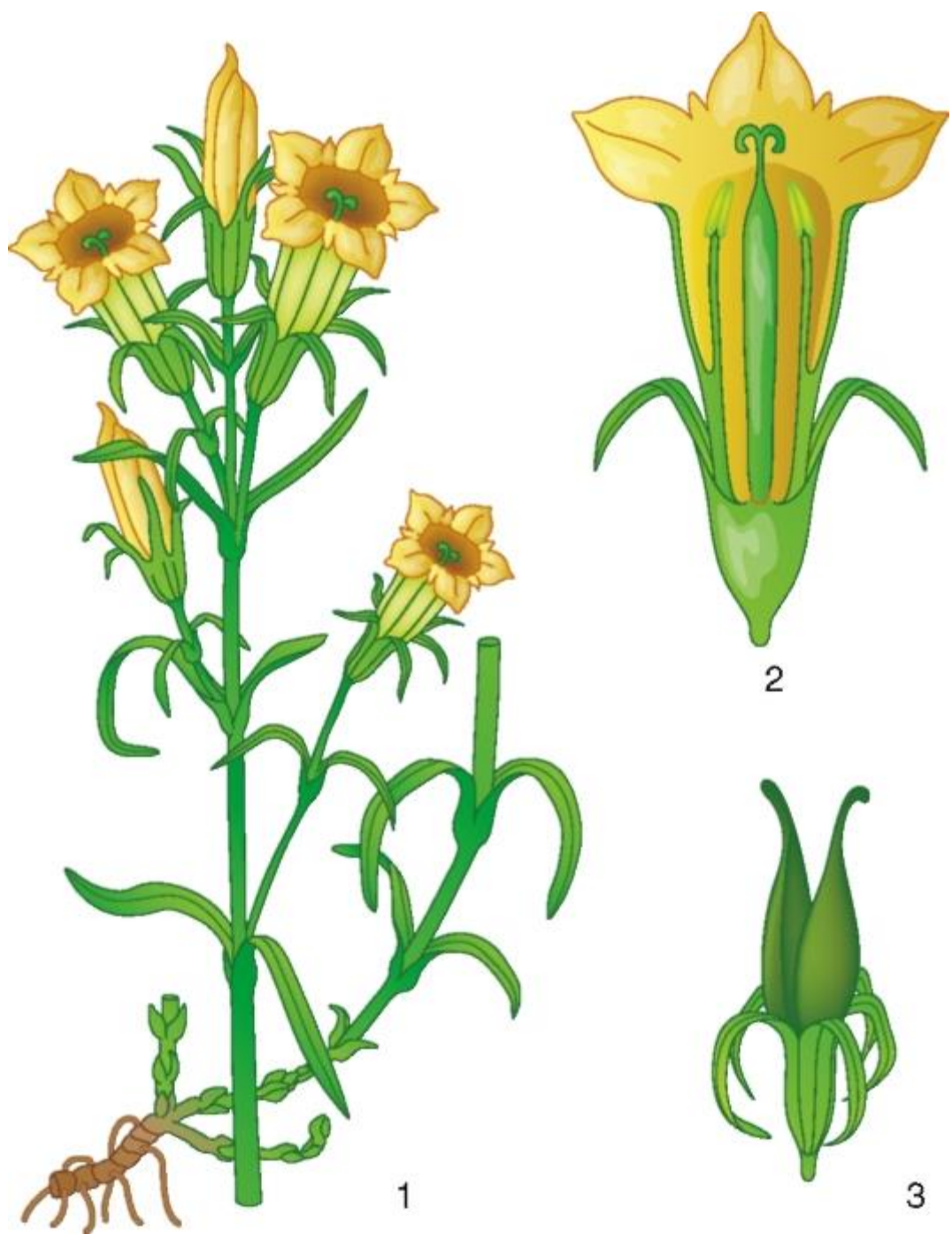


Рис. 8.57. Горечавковые. Горечавка легочная (*Gentiana pneumonanthe*): 1 - верхушка цветущего побега; 2 - цветок в разрезе; 3 - раскрывшийся плод

Основная жизненная форма - многолетние корневищные водно-болотные травы. Несмотря на это, семейство очень широко распространено по всему земному шару. Во всех нетропических областях северного полушария встречается род Вахта (*Menyanthes*), содержащий только один вид - вахту трехлистную (*M. trifoliata*) (рис. 8.59). Листорасположение очередное. Листья простые, без прилистников, отходящие от горизонтального корневища. У вахты трехлистной листья простые, трехраздельные. Цветки, как правило, обоеполые, правильные, крупные, яркоокрашенные. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка состоит из 5 спаянных чашелистиков при основании. Венчик - из 5 лепестков, сросшихся в короткую трубку. Тычинок 5, они прирастают основаниями тычиночных нитей к трубке венчика и чередуются с его лопастями. Имеются 5 нектарников. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная. Столбик с лопастным рыльцем. Соцветия цимозные, в закрытых

кистях, или одиночные цветки. Плод ценокарпный - коробочка, вскрывающаяся на верхушке зубцами. Семена многочисленные, с эндоспермом.

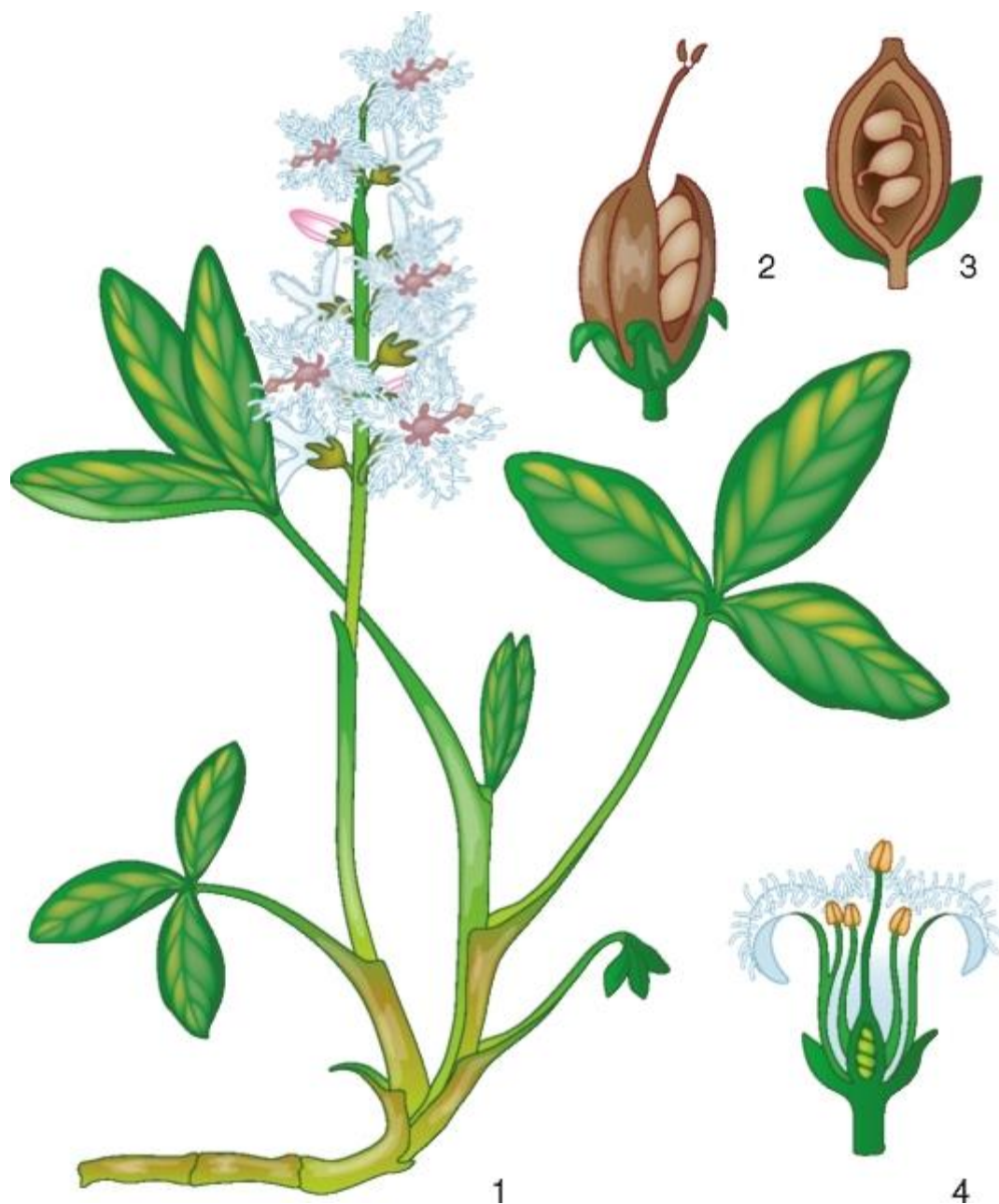


Рис. 8.58. Вахтовые. Вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*): 1 - цветущее растение; 2 - раскрывающаяся коробочка; 3 - продольный разрез плода; 4 - цветок в разрезе

Вахтовые содержат горькие гликозиды и алкалоиды. Водные извлечения из листьев вахты трехлистной применяют в медицинской практике в качестве желчегонного средства и для увеличения секреции желудочного сока.

Семейство Кутровые - Аросупасеae

Семейство насчитывает около 300 родов и более 1500 видов, распространенных в засушливых областях Африки и в сухих саваннах Южной Америки (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КУТРОВЫЕ	
Количество родов — около 300, видов — более 1500	
Формула цветка: $*C_{a_{(5)}}C_{o_{(5)}}A_5G_{(2)}$ — барвинок малый (<i>Vinca minor</i>)	
Распространение — пустыни Африки, саванны Южной Америки	
Жизненные формы — древесные лианы, реже деревья, кустарники, кустарнички и многолетние травы	
Листья — простые цельные, супротивные, реже мутовчатые или очередные	
Соцветия — цимозные или одиночные цветки в пазухе листьев или на верхушке	
Плод — двулистовка	
Важнейший род — Барвинок (<i>Vinca</i>)	

Жизненные формы - древесные лианы (в тропиках), реже деревья, кустарники, кустарнички и многолетние травы.

Листорасположение супротивное, реже мутовчатое или очередное. Листья простые цельные. Цветки обоеполые, актиноморфные, 5-членные (очень редко 4-членные). Чашечка сростнолистная, рассечена почти до основания. Венчик спайнолепестный, трубчатый, реже блюдцевидный, со скрученными в бутоне долями отгиба. Пять тычинок чередуются с долями венчика и нависают сближенными пыльниками над рыльцем в виде конуса. Гинецей ценокарпный или почти апокарпный, состоит из двух местами сросшихся плодолистиков. Обычно срастаются столбики плодолистиков. Завязь верхняя. Плод - двулистовка, части которой срастаются основанием и вскрываются по брюшному шву. При более полном срастании листовок плод становится коробочкообразным или цельным, невскрывающимся. У некоторых прибрежных океанических видов плоды сочные, невскрывающиеся и могут разноситься водой. Соцветия различного рода цимозные, реже цветки, расположенные по одному на верхушках побегов или в пазухах листьев. Семена почти всегда снабжены летучкой из шелковистых волосков или пленчатой каймой. Кутровые - энтомофильные растения. Для всех органов представителей этого семейства характерно наличие млечного сока (латекса), часто содержащего каучук. Представители семейства также содержат широкий спектр биологически активных веществ: индольные алкалоиды (свыше 500 соединений), сердечные гликозиды [кендырь (*Aposynum*), олеандр (*Nerium*), строфант (*Strophantus*)], цианогенные гликозиды, лейкоантоцианидины, сапонины, таннины, кумарины, фенолокислоты и тритерпеноиды.

На юге России кутровые представлены родами Кендырь (*Aposynum* - 2 вида) и Барвинок (*Vinca* - 2-3 вида) (рис. 8.60). В засушливых областях

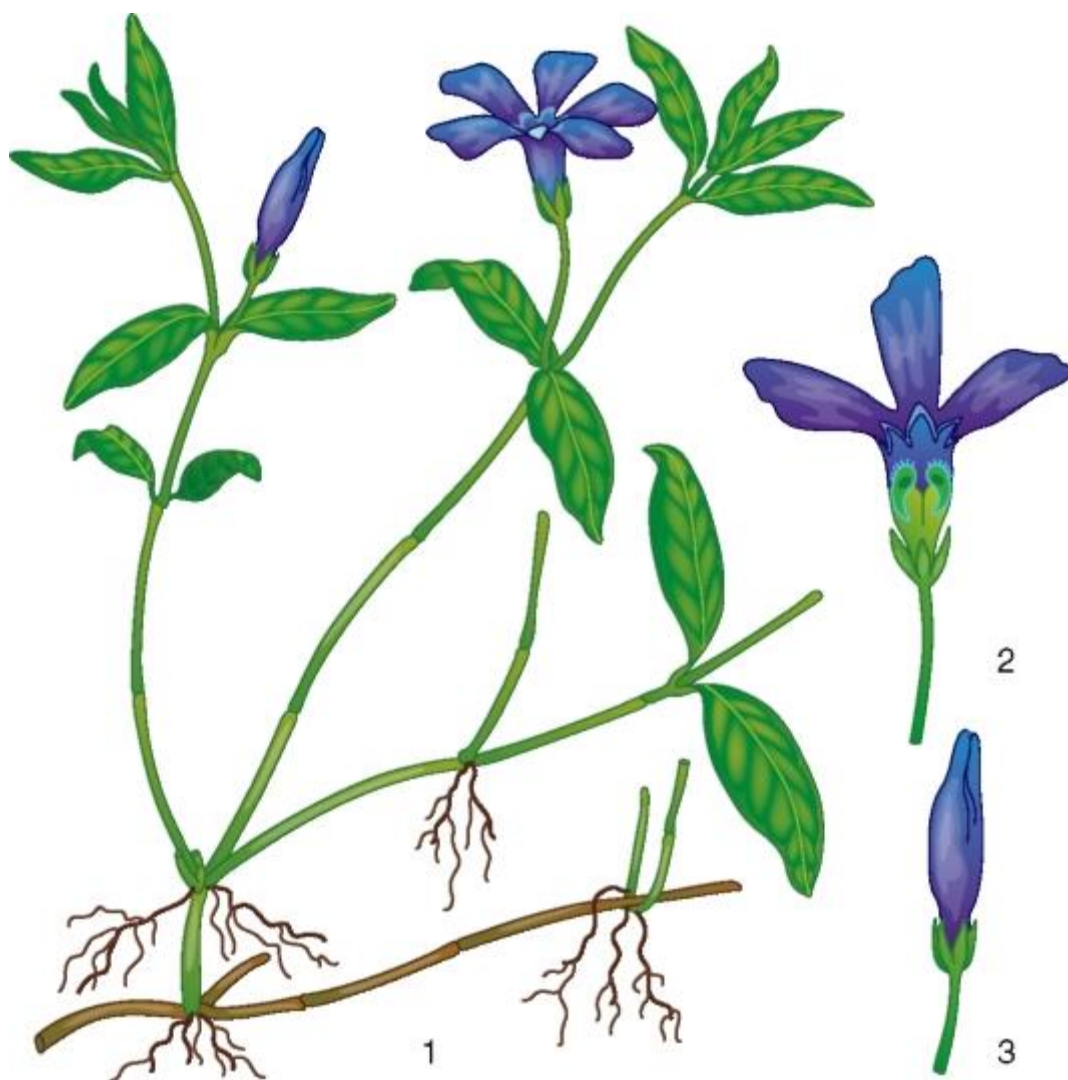


Рис. 8.59. Кутровые. Барвинок малый (*Vinca minor*): 1 - общий вид растения; 2 - цветок в разрезе; 3 - бутон

Африки встречаются своеобразные растения из родов Адениум (*Adenium*) и Пахиподиум (*Pachypodium*), имеющие бочонковидные стволы со слабоветвящимися толстыми побегами на вершине. Перед цветением они обычно целиком сбрасывают листья. Декоративные растения тропиков - виды рода Плюмерия (*Plumeria*), в частности, теветия перуанская (*Thevetia peruviana*), получившая название «желтый олеандр». Американский вид Кендырь коноплевый (*Arcyonum cannabinum*) и близкие к нему виды из России используют для изготовления грубых тканей и веревок.

Медицинское значение имеют виды рода Раувольфия. Из корней южноазиатской раувольфии змеиной (*Rauwolfia serpentina*) изготавливают лекарственные препараты для лечения артериальной гипертензии. Препараты аналогичного действия вырабатывают также из травы барвинка малого. Алкалоиды из катарантуса розового (*Catharanthus roseus*) используют для лечения лейкемии. Широко применяют в медицине сердечные гликозиды, содержащиеся в строфанте, кендыре и олеандре.

Семейство Ластовневые - Asclepiadaceae

Семейство включает свыше 250 родов и около 3000 видов, в основном это растения тропиков (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЛАСТОВНЕВЫЕ
Количество родов — более 250, видов — около 3000
Формула цветка: $*C_{(5)}Co_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$ — ластовень сирийский (<i>Asclepias syriaca</i>)
Распространение — тропики
Жизненные формы — многолетние травы, лианы, кустарники и деревья
Листья — простые цельные, с мелкими прилистниками, супротивные или мутовчатые
Соцветия — пимозные
Плод — двулисточка
Важнейший род — Обвойник (<i>Periploca</i>)

Жизненные формы - многолетние травы (большинство отечественных представителей), лианы, кустарники и деревья. Листорасположение супротивное или мутовчатое. Листья ластовневых простые цельные, с мелкими прилистниками. Цветки правильные, обоопольные. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка сростнолистная, почти до основания рассечена. Венчик спайнолепестный, лепестки срстаются на большую часть их длины. Иногда внутри венчика образуются вместилища для нектара. Растения энтомофильные, что отражается в своеобразном строении андроеца и гинецея, а пыльца слипается в особые комочки - поллинии - и в таком виде переносится насекомыми-опылителями. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 сросшихся только на верхушке (в районе рыльца) плодолистиков. Завязь верхняя. Плод - вскрывающаяся двулисточка с многочисленными семенами. Семена обычно снабжены хохолком из волосков, что способствует их распространению ветром. Соцветия цимозные.

У многих представителей семейства имеется белый латекс (млечный сок), в котором содержатся тритерпеноиды. Кроме того, найдены алкалоиды и цианогенные гликозиды, сапонины и таниды.

Практическое значение ластовневых невелико. Декоративную ценность имеет ластовень сирийский (*Asclepias syriaca*). На Черноморском побережье Кавказа встречается деревянистая лиана обвойник греческий (*Periploca graeca*) (рис. 8.61). Его кора содержит сердечные гликозиды, широко применяемые в медицине. Кору лианы марсдении кондуранго (*Marsdenia condurango*) используют при некоторых заболеваниях желудка.

Порядок Пасленоцветные - Solanales

В порядок входят 5 очень близких семейств, из которых далее рассмотрено только семейство Пасленовые, имеющее большое хозяйственное и медицинское значение.

Семейство Пасленовые - Solanaceae

Семейство насчитывает 90 родов и 2900 видов, распространенных в тропиках и субтропиках, особенно в Америке, сравнительно немногие роды встречаются в умеренных областях (см. ниже паспорт семества).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ПАСЛЕНОВЫЕ
Количество родов — 90, видов — 2900
Формула цветка: $*C_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$ — картофель (<i>Solanum tuberosum</i>)
Распространение — тропики, субтропики
Жизненные формы — кустарники, травы, лианы, реже деревья
Листья — супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — завиток, двойной завиток, а также одиночные цветки
Плоды — ягода, коробочка
Важнейшие роды — Паслен (<i>Solanum</i>), Томат (<i>Lycopersicon</i>), Красавка (<i>Atropa</i>)



Рис. 8.60. Ластовневые. Обвойник греческий (*Periploca graeca*), часть побега с цветками

Жизненные формы - кустарники, травы, лианы, реже деревья. Листорасположение очередное. Листья простые цельные или рассеченные, без прилистников. Цветки обоеполые, правильные, редко слегка зигоморфные. Околоцветник 5-членный. Чашечка сростнолистная, обычно глубокораздельная, часто остающаяся при плодах. Венчик сростнолепестный с 5-лопастным колесовидным или воронковидным отгибом. Андроцей, как правило, состоит из 5 тычинок, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 плодолистиков. Столбик с двураздельным или двухлопастным рыльцем, косо расположенным по отношению к медиальной плоскости.

Завязь верхняя. Семязачатков много. Плод - ягода или коробочка. Семена с эндоспермом. Соцветия цимозные - завиток или двойной завиток, иногда одиночные цветки.

Пасленовые - в мировой флоре одно из самых важных в экономическом отношении семейств. Все пасленовые богаты алкалоидами, и многие представители семейства ядовиты. Пасленовые обладают специфическим запахом.

Род Паслен (*Solanum*) (рис. 8.62) включает около 1500 видов (60% всего семейства). В российской флоре из дикорастущих пасленовых известен лишь один вид Паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*), не считая сорняков. Это высокий лазающий полукустарник с яйцевидными или ланцетными листьями. Плоды - ядовитые ярко-красные ягоды. Далеко на север заходит как сорняк небольшое однолетнее растение с черными ягодами - паслен черный (*S. nigrum*). Исключительное хозяйственное значение имеет картофель (*S. tuberosum*) родом из Южной Америки.

В Россию картофель попал около 1700 г. и сначала распространялся лишь указами «сверху», поскольку возделывать его не умели. Массовое разведение его в России началось с 1840-х годов. Пищевое значение картофеля во многих странах очень велико. Неурожай картофеля в Ирландии в середине XIX столетия вследствие поражения его фитофторой вызвал массовую эмиграцию населения в Америку. Интересно, что помимо крахмала клубни картофеля содержат белки с важными для жизни человека аминокислотами. Однако позеленевшие клубни содержат ядовитый гликоалкалоид соланин. Плоды картофеля - красные ягоды, также содержащие соланин.

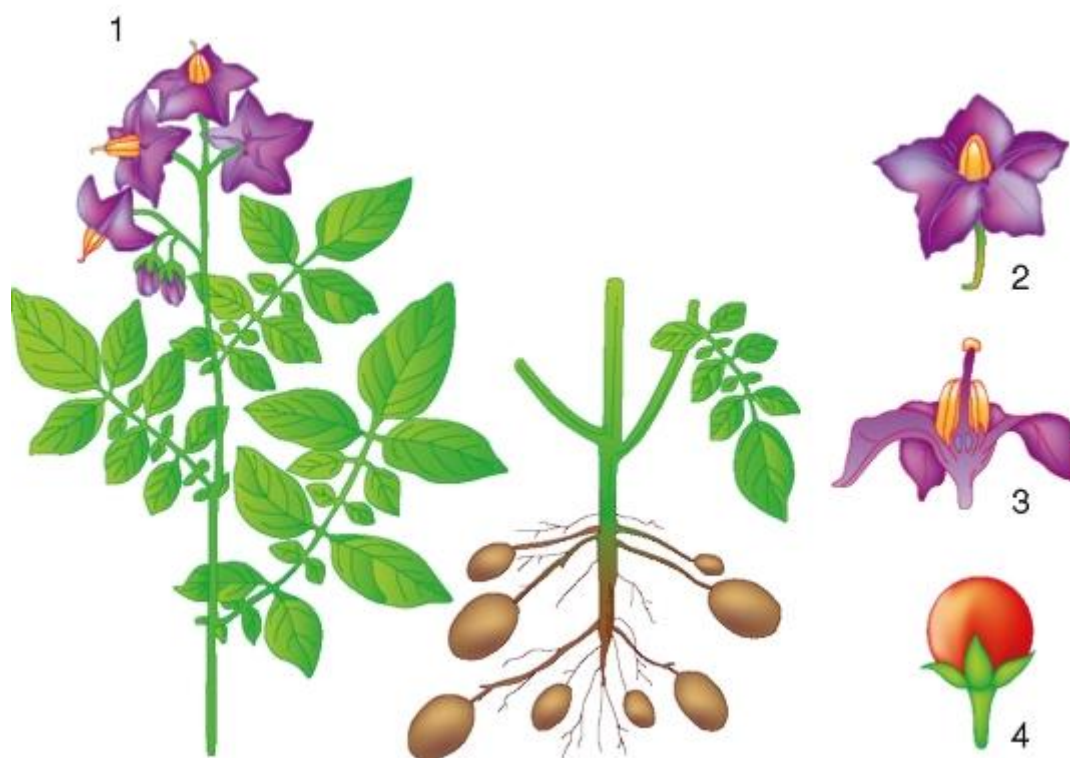


Рис. 8.61. Пасленовые. Картофель (*Solanum tuberosum*): 1 - общий вид растения; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод (ягода)

Как сорное встречается растение с грязно-желтыми цветками, темными жилками в лепестках - белена черная (*Hyoscyamus niger*). Цветки собраны в соцветие - облиственный завиток. Белена очень ядовита. Отравления происходят при случайном поедании семян (в основном детьми). Плоды белены - коробочки с крышечками, скрытые в чашечках. Ядовитые растения - также дурман вонючий (*Datura stramonium*) и красавка белладонна (*Atropa belladonna*) с черными ягодами, содержащими алкалоид атропин, широко применяемый в медицине.

Карл Линней назвал белладонну именем жестокой богини Атропы, перерезающей нить жизни, - род *Atropa*, а видовой эпитет в названии вида «*belladonna*» он посвятил древнеримским модницам, которые закапывали сок этого растения в свои глаза и натирали им щеки. Щеки от этого розовели, а глаза с расширенными зрачками приобретали особую выразительность. Сейчас белладонну специально выращивают как

средства, обладающее болеутоляющим действием. Изготавливаемое из белладонны лекарственное средство атропин в руках врачей не обрывает нить жизни, а только укрепляет ее.

Большое значение имеют такие культурные растения, как томаты, или помидоры (*Lycopersicon esculentum*), происходящие из Южной Америки; баклажаны (*Solanum melongena*) родом из Индии; красный, или стручковый, перец (*Capsicum annuum*) из тропических зон Америки. Плоды красного перца занимают первое место среди овощей по богатству витаминов А и С. Такие растения, как табак (*Nicotiana tabacum*) и махорка (*N. rustica*), культивируют для приготовления различных табачных изделий. Для этого используют высушенные листья растений, содержащие большое количество ядовитого алкалоида - никотина. Табак душистый (*N. affinis*) с белыми или красными цветками часто разводят в садах как декоративное растение.

Порядок Вьюнковые - Convolvulales

Порядок включает 2 семейства: Вьюнковые и Повиликовые.

Семейство Вьюнковые - Convolvulaceae

Семейство включает 58 родов и около 1700 видов, распространенных по всему земному шару. Ниже рассмотрено только семейство Вьюнковые (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ВЬЮНКОВЫЕ
Количество родов — 58, видов — около 1700
Формула цветка: $*C_{(5)}C_{(5)}A_5G_{(2)}$ — вьюнок полевой (<i>Convolvulus arvensis</i>)
Распространение — повсеместное
Жизненные формы — травы вьющиеся, реже прямостоячие или кустарники
Листья — очередные, простые, цельнокрайние, без прилистников
Соцветия — дихазальные или одиночные цветки
Плод — коробочка
Важнейшие роды — Вьюнок (<i>Convolvulus</i>), Ипомея (<i>Ipomoea</i>)

Жизненные формы - травы (вьющиеся, реже прямостоячие) или кустарники, редко небольшие деревья. Листорасположение очередное. Листья простые, цельнокрайние, без прилистников. Часто имеются млечники. Цветки обоеполые, правильные, часто яркие и крупные. Околоцветник 5-членный. Чашечка более или менее свободнолистная, остающаяся. Чашелистики обычно срастаются при основании. Венчик сростнолепестный, с воронковидным отгибом. Тычинок 5, тычиночные нити прикреплены у основания венчика. Завязь верхняя, обычно 2-гнездная, с 2 семязачатками в гнезде, прикрепленными к перегородке. Плод - коробочка, вскрывающаяся по гнездам. Семена с эндоспермом. Цветки одиночные или в дихазальных соцветиях, прицветники нередко образуют покрывало.

Вьющееся сорное растение - вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*) (рис. 8.63) с крупными бело-розовыми цветками и копьели стреловидными листьями. Крупнейший род тропических стран - Ипомея (*Ipomoea*) с крупными цветками самой разнообразной окраски. Батат (*I. batatas*) - одно из самых важных крахмалосных растений тропиков этого рода. Батат также называют сладким картофелем из-за высокого содержания сахара в его подземных органах. В настоящее время основной производитель и потребитель батата - Африка. Ипомея слабительная (*I. purga*) и вьюнок скаммоний (*C. scammonia*) - сильнейшие слабительные средства.

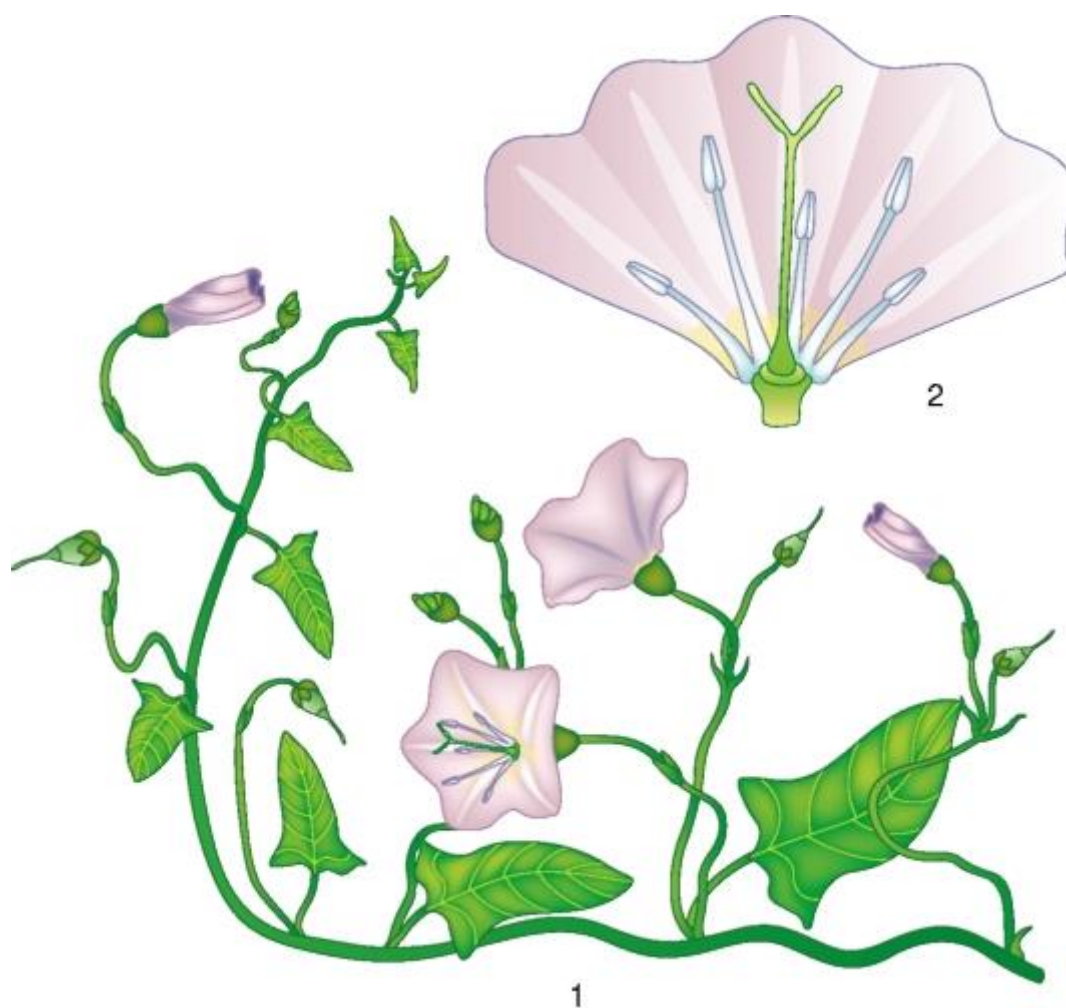


Рис. 8.62. Вьюнковые. Вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*): 1 - цветущий побег; 2 - цветок с развернутым венчиком

Порядок Синюховые - Polemoniales

К порядку относят травы, иногда деревья с очередным листорасположением, супротивными листьями без прилистников.

Семейство Синюховые - Polemoniaceae

Это сравнительно небольшое семейство распространено главным образом в Северной и Южной Америке, Европе и в умеренных областях Азии.

Жизненная форма - в основном травы. Листорасположение супротивное или очередное. Листья цельные или рассеченные. Цветки актиноморфные, реже зигоморфные, 5-членные. Чашелистики сращены при основании, венчик четко сростнолепестный (иногда двугубый); андроцей состоит из 5 тычинок, прикрепленных к трубке венчика; гинецей - из 3-2 (4) плодолистиков; завязь верхняя. Соцветия цимозные, изредка одиночные цветки. Плод - коробочка.

В нашей стране хорошо известны декоративные растения флоксы (*Phlox paniculata*), имеющие большое количество сортов. В Сибири в диком виде растет *P. sibirica* - приземистое, обильно цветущее растение; иногда его разводят как декоративное на альпийских горках. Менее известна синюха голубая (*Polemonium coeruleum*) - высокое травянистое растение, нередко культивируемое в России. У синюхи очередные непарноперисто-рассеченные листья и соцветия из ярко-синих актиноморфных цветков. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка срастается только в основании, венчик колесовидный. Андроцей состоит из 5 тычинок; гинецей ценокарпный, состоит из 3



сросшихся плодолистиков. Формула цветка -

Плод - коробочка. Синюху голубую (рис. 8.64) используют как лекарственное и медоносное растение.

Порядок Бурачничкоцветные - Boraginales

Порядок объединяет 7 семейств. Одно из них - Бурачниковые, достаточно широко представленное во флоре стран СНГ.

Семейство Бурачниковые - Boraginaceae

Семейство включает 100 родов и 2500 видов, распространенных во всех зонах земного шара, особенно в Средиземноморье и притихоокеанской части Северной Америки. Встречается в средней полосе России и даже в тундровой зоне (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА БУРАЧНИКОВЫЕ
Количество родов — 100, видов — 2500
Формула цветка: $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$ — окопник лекарственный (<i>Symphytum officinale</i>)
Распространение — повсеместное
Жизненные формы — травы, кустарники, деревья, иногда лианы
Листья — очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — двойной завиток, тирсы
Плод — ценобий (четырёхорешек)
Важнейшие роды — Чернокорень (<i>Cynoglossum</i>), Окопник (<i>Symphytum</i>)

Жизненные формы - травы, кустарники, деревья, иногда лианы. Листорасположение очередное. Листья простые цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, правильные. Соцветия цимозные (двойной завиток), часто собраны в сложные тирсоидные соцветия. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка свободная или сростнолистная. Венчик сростнолепестный, с колесовидным или колокольчатым отгибом. Тычинок 5, тычиночные нити прикреплены к трубке венчика. Завязь верхняя, при основании окруженная диском, выделяющим нектар, 2-, 4-гнездная или полностью четырехлопастная за счет развития продольных перегородок. В каждом гнезде имеется по одному семязачатку. Столбик цельный, с головчатым или двулопастным рыльцем. Плод - дробный ценобий, распадается на 4 орешковидные части (у тропических форм плод - костянка). Семена без эндосперма, редко с эндоспермом. Характерны жесткие щетинистые волоски. Растения энтомофильные.

Наиболее известный представитель этого семейства - незабудка (*Myosotis*) с красивыми голубыми и лазурными цветками, встречаемая вдоль водоемов.



Рис. 8.63. Синюха голубая (*Polemonium coeruleum*), общий вид растения: 1 — корневая система с побегом; 2 — верхушечная часть

Согласно греческому мифу, богиня Флора спустилась на землю, чтобы одарить цветы именами. Когда она закончила работу и хотела удалиться, услышала слабый голосок: «Ты забыла меня, Флора. Дай и мне имя!» С трудом нашла богиня в буйном разнотравье обиженный маленький голубой цветок. Она назвала его незабудкой и наделила чудесной силой возвращать память тем людям, которые начинают забывать своих близких или свою родину. Мала незабудка, но почитается веками. Во многих странах в ее честь устраивали праздники. В Англии в этот праздник участвовали король и королева, в Германии в день незабудки школьники и студенты занимались неполный день. Во Франции незабудку дарят на память и сохраняют ее как реликвию. А древние кузнецы в соке незабудки закалывали дамасские и толедские клинки, которые были удивительно прочными и одновременно легкими и гибкими.

Характерное растение широколиственных лесов - раннецветущая медуница неясная (*Pulmonaria obscura*). В процессе цветения медуница изменяет окраску венчика от красной до голубой, что, видимо, воспринимается шмелями-опылителями.

В бурачниковых были обнаружены фенолокислоты, танниды, нафтохиноны, пирилизидиновые алкалоиды, алантоин.

Хозяйственное и медицинское значение бурачниковых невелико. Из корней алканны красильной (*Alkanna tinctoria*) получают буро-фиолетовую краску, которую можно использовать для окраски пищевых продуктов. К декоративным растениям относят гелиотроп садовый (*Heliotropium arborescens*) родом из Южной Америки. В медицине применяют виды из родов Чернокорень (*Cynoglossum*) и Бурачник, или Огуречная трава (*Borago officinalis*), листья которой обладают запахом свежих огурцов (рис. 8.65).

Порядок Норичникоцветные - Scrophulariales

Порядок объединяет 17 семейств, из которых ниже рассмотрены Норичниковые и Подорожниковые.

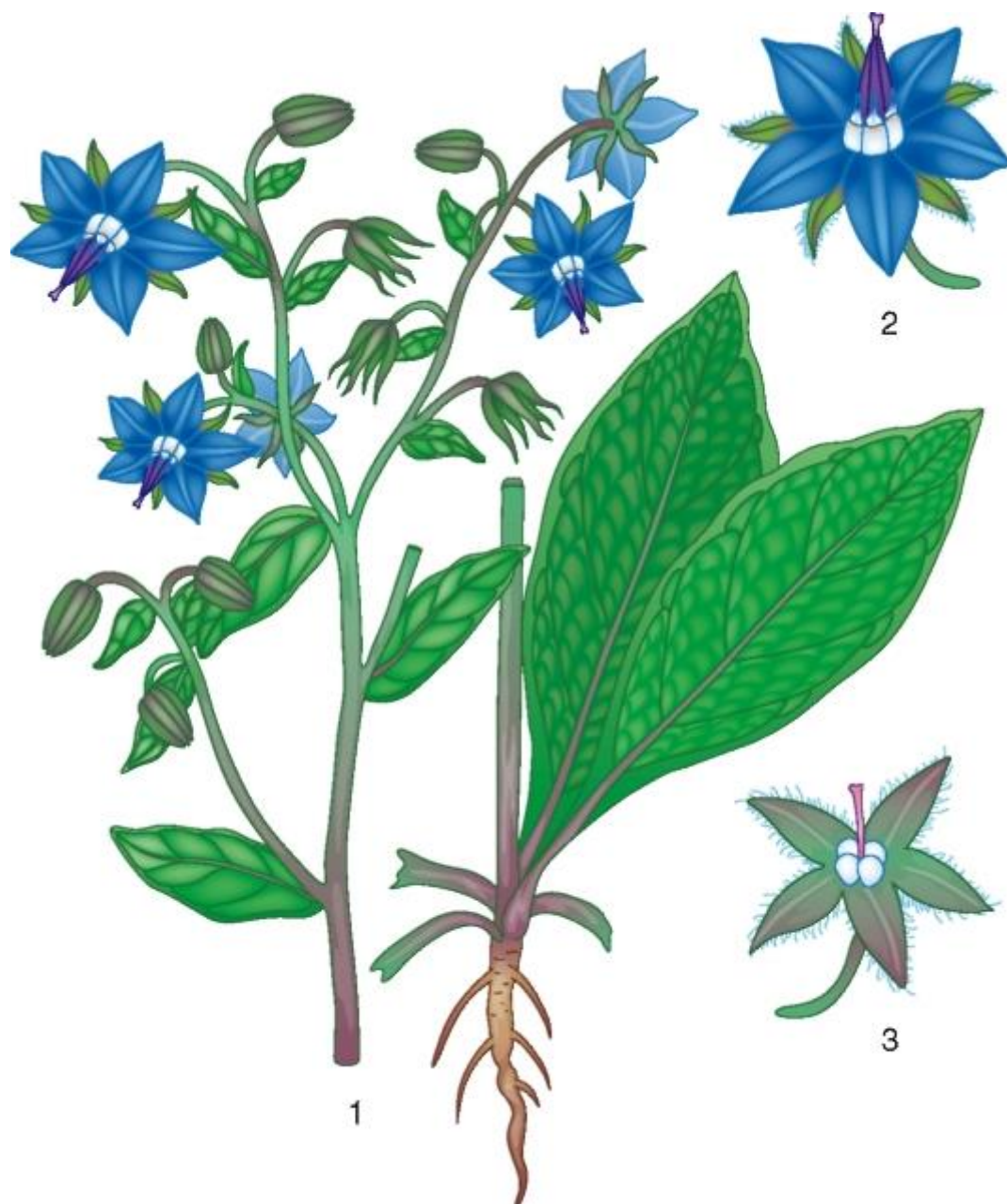


Рис. 8.64. Бурачниковые. Бурачник лекарственный, или огуречная трава (*Borago officinalis*): 1 - общий вид растения; 2 - цветок; 3 - развивающийся плод

Семейство Норичниковые - Scrophulariaceae

Семейство включает не менее 350 родов и около 5000 видов, распространенных по всему миру, но преимущественно в зоне умеренного климата (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА НОРИЧНИКОВЫЕ

Количество родов — 350, видов — около 5000
Формулы цветков: *Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₃ G ₍₂₎ — коровяк обыкновенный (<i>Verbascum thapsus</i>); ↑Ca ₍₄₎ Co ₍₄₎ A ₂ G ₍₂₎ — вероника дубравная (<i>Veronica chamaedrys</i>); ↑Ca ₍₅₎ Co _(2,3) A ₄ G ₍₂₎ — льнянка обыкновенная (<i>Linaria vulgaris</i>)
Распространение — по всему миру
Жизненные формы — преобладают травы, есть кустарники, кустарнички, лианы
Листья — супротивные, очередные или мутовчатые, простые цельные, без прилистников
Соцветия — ботрические, реже цимозные
Плод — вскрывающаяся коробочка
Важнейшие роды — Коровяк (<i>Verbascum</i>), Вероника (<i>Veronica</i>), Наперстянка (<i>Digitalis</i>)

Жизненные формы - травы, иногда полупаразиты, а также лианы, кустарнички и кустарники (рис. 8.66). Листорасположение может быть очередным, супротивным или мутовчатым. Листья простые цельные, без прилистников. Околоцветник двойной, чаще пятичленный, реже четырехчленный. Чашечка сростнолистная, хотя иногда ее доли могут быть почти свободными (коровяк, вероника). Венчик может быть правильным - коровяк (*Verbascum*); с неравными лопастями и трубкой - вероника (*Veronica*); двугубым без шпорца - марьянник (*Melampyrum*); двугубым со шпорцем - льнянка (*Linaria*). Некоторые виды обладают крупными, яркоокрашенными прицветниками, например, марьянник иван-да-марья. Чаще имеется андроцей, состоящий из 4 тычинок, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика, две из них длиннее других; может быть из 5 тычинок, как у коровяка. Иногда цветки имеют только 2 тычинки, например, у вероники. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, 2-гнездная, с многочисленными семязачатками. Столбик заканчивается головчатым или двулопастным рыльцем. Плод - вскрывающаяся коробочка. Семена с эндоспермом. Соцветия ботрические, реже цимозные. Норичниковые - энтомофильные растения. Особенно приспособлен к опылению крупными насекомыми двугубый венчик цветков льнянки. Насекомые своей тяжестью отгибают нижнюю губу и получают доступ к нектару на дне трубки венчика.

Около 60 родов этого семейства - полупаразиты лугов, степей и саванн, так как питательные вещества и воду получают из корней растений-хозяев, к которым присасываются, несмотря на то что способны осуществлять фотосинтез. Такие растения - представители из родов Погремок (*Rhinanthus*), Очанки (*Euphrasia*). Настоящий паразит норичниковых отечественной флоры - петров крест (*Lathraea squamaria*). Он имеет толстые ветвящиеся корневища, покрытые мясистыми чешуями, паразитирует на орешнике и зацветает весной грязновато-красными цветками, собранными в однобокие кисти. После цветения вся надземная часть отмирает.

Среди норичниковых есть декоративные растения, например, львиный зев садовый (*Antirrhinum majus*) родом из Испании.

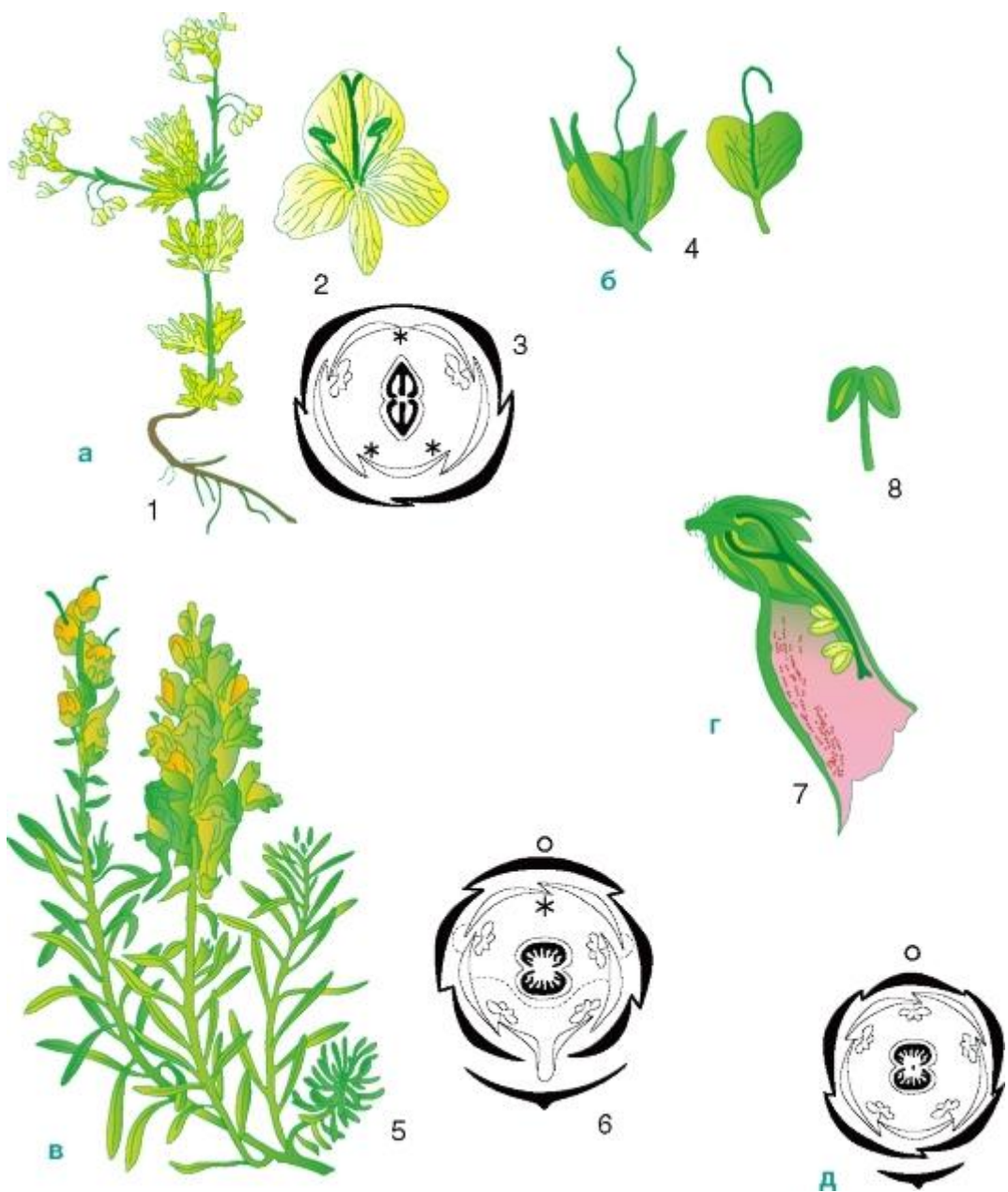


Рис. 8.65. Норичковые: а - вероника кавказская (*Veronica caucasica*): 1 - общий вид; 2 - венчик с тычинками; 3 - диаграмма цветка; б - вероника нителистная (*Veronica filifolia*): 4 - коробочка; в - льнянка (*Linaria vulgaris*): 5 - общий вид; 6 - диаграмма цветка; г - наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea*): 7 - цветок в продольном разрезе (видны 2 тычинки из 4); 8 - тычинка; д - коровяк (*Verbascum*), диаграмма цветка

Согласно греческому мифу, цветок с необычным названием «львиный зев» создала Флора по воле богов в память о первом подвиге Геракла - победе над Немейским львом. Под жарким солнцем цветок открывает свой зев с ярко-красным пятном и становится похожим на окровавленную пасть льва.

Среди биологически активных веществ в норичниковых обнаружены сердечные гликозиды (наперстянка), цианогенные гликозиды (льнянка), стероидные и тритерпеновые сапонины, нафтохиноны, антрахиноны, ауруны и иридоиды.

Известное лекарственное растение, содержащее сердечные гликозиды, - наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea*). Растение широко используют в медицине при

серьезных нарушениях сердечной деятельности. Лекарственными являются и другие виды этого рода.

Семейство Подорожниковые - Plantaginaceae

Небольшое семейство объединяет 3 рода и 270 видов. Подорожники, будучи сорняками, распространены по всему земному шару (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ПОДРОЖНИКОВЫЕ
Количество родов — 3, видов — 270
Формула цветка: $*C_{(4)}C_{(4)}A_4G_{(2)}$ — подорожник ланцетный (<i>Plantago lanceolata</i>)
Распространение — повсеместное
Жизненные формы — многолетние или однолетние травы, изредка кустарники
Листья — простые цельные, без прилистников, обычно очередные, реже супротивные, очень часто собранные в прикорневую розетку
Соцветия — боковые, реже пазушные
Плод — вскрывающаяся крышечкой коробочка
Важнейший род — Подорожник (<i>Plantago</i>)

Жизненные формы - многолетние или однолетние травы, изредка кустарники. Листорасположение очередное, реже супротивное. Очень часто листья собраны в прикорневую розетку. Листья простые цельные, цельнокрайние, без прилистников.

Цветки небольшие, обоеполые, актиноморфные. Околоцветник двойной, чаще всего 4-членный. Чашечка сростнолистная, четырехлопастная или четырехраздельная. Венчик сростнолепестный, четырехлопастный, окрашенный или пленчатый. Тычинок обычно 4, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, 2-гнездная или 1-гнездная. Семязачатки немногочисленные. Столбик с небольшим головчатым рыльцем.

Соцветия верхушечные колосовидные или головки. Растения ветроопыляемые, но иногда встречаются насекомоопыляемые виды. Плод ценокарпный - коробочка, вскрывающаяся крышечкой. Семена мелкие, с мясистым эндоспермом.

Химический состав подорожников представлен флавоноидами, фенолокислотами, полисахаридами в виде слизи, иридоидами и сахарами.

Подорожники широко известны в медицине. Их используют в качестве ранозаживляющих, противовоспалительных и противоязвенных средств. В основном это препараты из подорожника большого (*P. major*) (рис. 8.67) и подорожника блошного (*P. psyllium*).

Порядок Яснотковые - Lamiales

Порядок объединяет 3 семейства: Вербеновые, Губоцветные и Болотниковые. Ниже рассмотрено наиболее важное в хозяйственном отношении семейство - Губоцветные.

Семейство Яснотковые, или Губоцветные, - Lamiaceae, или Labiatae

Семейство объединяет 200 родов и около 5500 видов, распространенных очень широко, но наиболее богато представлены в Средиземноморье (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЯСНОТКОВЫЕ

Количество родов — 200, видов — около 5500

Формула цветка: $\uparrow C_{a(3)} C_{o(2,3)} A_4 G_{(2)}$ — душица обыкновенная (*Origanum vulgare*)

Распространение — многие регионы, но в основном Средиземноморье

Жизненные формы — травы, полукустарники и кустарнички

Листья — супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников

Соцветия — дихазии в пазухах листьев

Плод — ценобий

Важнейшие роды — Шалфей (*Salvia*), Тимьян (*Thymus*), Лаванда (*Lavandula*), Мята (*Mentha*)

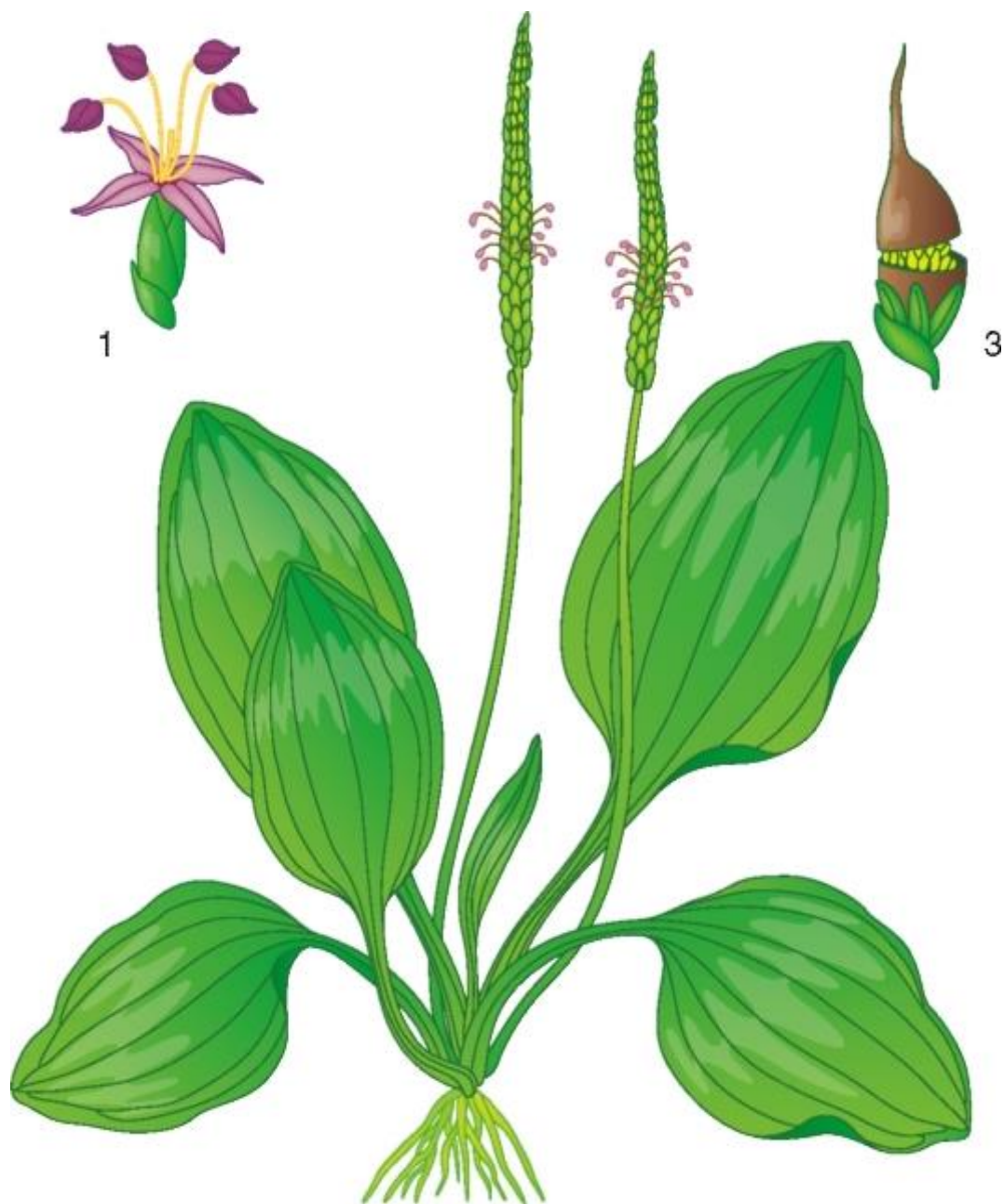


Рис. 8.66. Подорожниковые. Подорожник большой (*Plantago major*): 1 - общий вид растения; 2 - цветок; 3 - раскрывающаяся коробочка

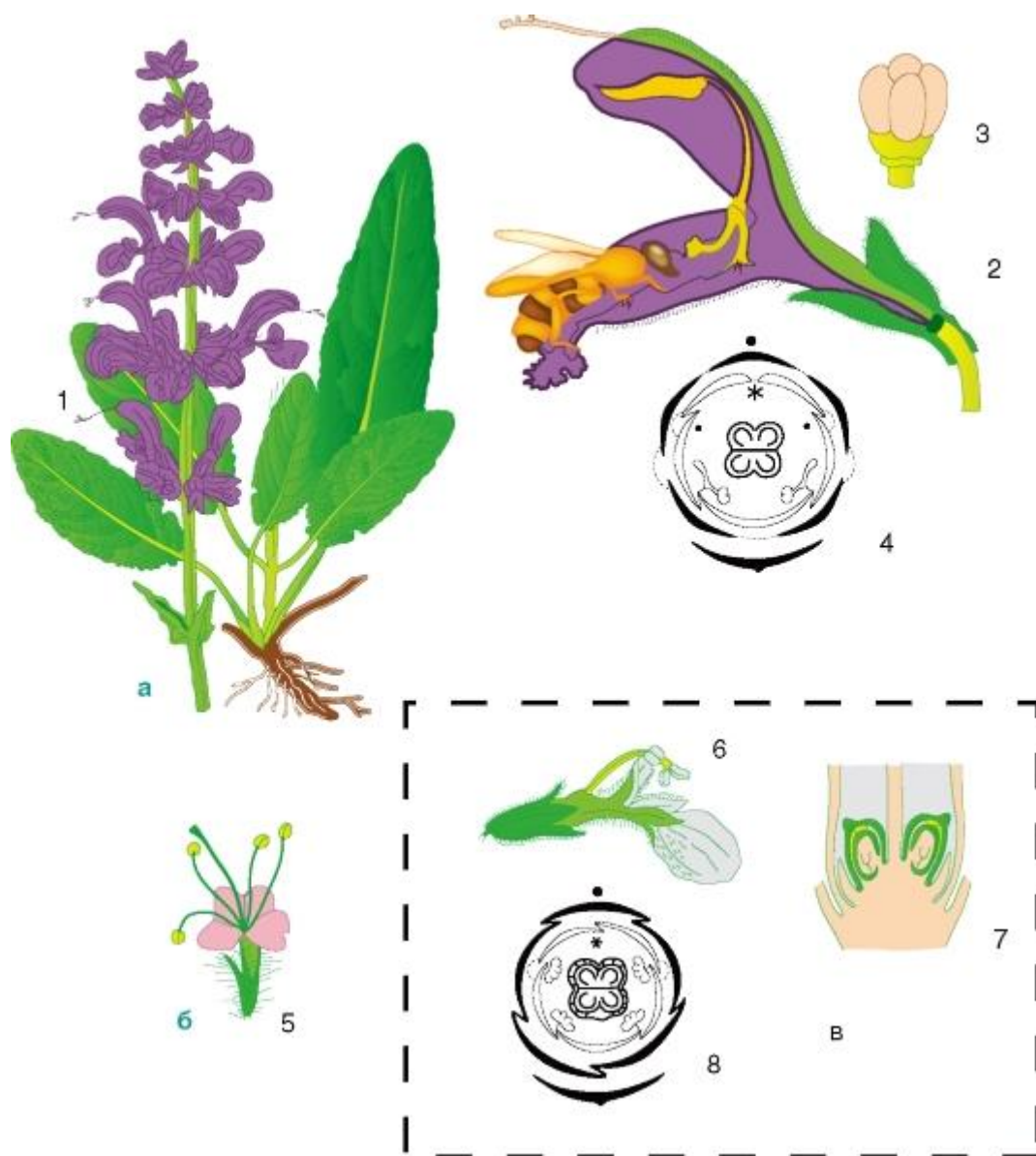


Рис. 8.67. Губоцветные: а - шалфей луговой (*Salvia pratensis*): 1 - внешний вид; 2 - продольный разрез цветка с насекомым нажимающим на стерильное гнездо пыльника; 3 - плод - ценобий; 4 - диаграмма цветка; б - мята перечная (*Mentha piperita*); 5 - цветок мяты; в - глухая крапива, или яснотка белая (*Lamium album*): 6 - цветок; 7 - цветок в продольном разрезе; 8 - диаграмма цветка

Жизненные формы - травы, полукустарники и кустарнички (рис. 8.68). Для всех губоцветных характерны четырехгранный стебель и супротивное листорасположение. Листья, как правило, простые цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, зигоморфные. Околоцветник всегда двойной. Чашечка сростнолистная, пятизубчатая, правильная или неправильная. Венчик сростнолепестный, обычно двугубый. Лишь немногие губоцветные имеют почти правильный венчик (например, мята). Крупная средняя доля нижней губы служит своеобразной посадочной площадкой для насекомых-опылителей. Андроцей состоит обычно из 4 тычинок, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика. Пара задних тычинок в основном короче пары передних. Иногда задние тычинки редуцированы (стаминодии), и тогда их число в цветке равно 2 (шалфей). Внутри трубки венчика обычно имеется волосистое кольцо - приспособление для защиты нектара. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 сросшихся плодолистиков. Плодолистики разделяются пополам продольными перегородками, за счет чего верхняя завязь становится четырехгнездной и четырехлопастной. В каждом гнезде находится по одному

семязачатку. От оснований лопастей завязи отходит один столбик с раздвоенным рыльцем. При основании завязи есть нектароносный диск. Плод губоцветных - ценобий, распадающийся на 4 орешковидные доли (эремы). Чашечка всегда остается при плодах, а иногда даже разрастается. Семена чаще без эндосперма. Соцветия сложные, цимозные.

Губоцветные - перекрестноопыляемые энтомофилы. У некоторых представителей есть специальные приспособления для перекрестного опыления. Наиболее совершенны эти приспособления у шалфеев, специализированные тычинки которых имеют особое рычажное устройство: когда насекомое (пчелы, шмели) просовывает голову в трубку венчика, гнездо пыльника ударяет по спинке, при этом на нее высыпается пыльца. Далее насекомое переносит пыльцу на рыльце пестика другого цветка.

Для растений семейства губоцветных характерно наличие эфирных масел, накапливающихся в различных желёзках. Строение желёзок (рассматривают под микроскопом) служит диагностическим признаком сырья. У губоцветных найдены также ди- и тритерпеноиды, сапонины, полифенолы, иридоиды, хиноны, кумарины.

Род Мята (Mentha). Дикорастущие виды мяты характерны для умеренного климата и обычны во влажных местообитаниях.

Аромат мяты ценился в Древней Греции и Древнем Риме. Перед приемом гостей столы натирали листьями мяты, а залы опрыскивали водными настоями из мяты. Считалось, что мятный аромат создает доброе и жизнерадостное настроение, а также возбуждает деятельность мозга, поэтому рекомендовалось носить венки из мяты. Поверье это сохранялось со Средневековья, когда студенты, готовясь к экзаменам и диспутам, украшали свои головы венками из мяты.

Мята перечная (*M. piperita*) представляет важнейшую культуру, содержащую в составе эфирного масла ценный терпеноид ментол. Ментол входит в состав многих лекарственных препаратов, его широко используют в пищевой промышленности.

Род Шалфей (Salvia) насчитывает около 700 видов. Его представители распространены в относительно сухих местообитаниях. Культивируют шалфей блестящий (*S. splendens*) с огненно-красными цветками как декоративный, украшающий клумбы. В медицине применяют шалфей лекарственный (*S. officinalis*): его эфирное масло обладает бактерицидным действием.

В старинных легендах о шалфее говорится как о растении, продлевающим жизнь. В Англии рассказывают о человеке, который питался только хлебом, маслом и шалфеем и прожил 150 лет. Шалфеем врачевали еще в Древнем Египте. А Плинию Старшему приписывают слова: «Как может умереть человек, если в саду у него растет шалфей?» Хорошо известно, что полоскание рта настоем шалфея помогает от болезней зубов, десен, горла. Однако даже в наше время открываются новые тайны этого растения.

В Республике Молдова, где выращивают мускатный шалфей (*Salvia sclarea*) (именно он придает неповторимый запах одеколону «Шипр»), произошел такой случай. Две заболевшие туберкулезом лошади, на которых ветеринарные врачи уже махнули рукой, без присмотра паслись на поле, куда вывозились остатки после переработки шалфея. Даже лужи на этом поле были темно-зелеными от его настоя. И лошадям полегчало, а когда ветеринар осмотрел их - туберкулеза как не бывало... Так было открыто еще одно целебное свойство шалфея. Среди семейства губоцветных есть и широко распространенные сорняки, например, очень известное растение глухая крапива, или яснотка белая (*Lamium album*), листья которой похожи на листья крапивы двудомной из семейства крапивных. К полевым сорнякам относят чистец однолетний (*Stachys annua*), пикульник ладанниковый (*Galeopsis ladanum*).

Кроме мяты, в культуре возделывают такие пряные губоцветные, как Melissa (*Melissa officinalis*), душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.) (рис. 8.69),

тимьян (*Thymus vulgaris*), базилик (*Ocimum basilicum*) и эфирномасличное растение лаванда (*Lavandula angustifolia* - *L. vera*) - важный компонент ряда духов и одеколонов.

Среди губоцветных, имеющих лекарственное значение, находит применение пустырник сердечный (*Leonurus cardiaca*), из травы которого получают препараты седативного действия и понижающие артериальное давление. Гипотензивным действием обладают корни шлемника байкальского (*Scutellaria baicalensis*), а кровоостанавливающим - цветки зайцегуба опьяняющего (*Lagochilus inebrians*) из Средней Азии.



Рис. 8.68. Губоцветные. Душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.): 1 - цветущая часть побега; 2 - корневая система; 3 - диаграмма и формула цветка; 4 - цветок

Подкласс Астериды - Asteridae

Подкласс включает 5 порядков, 13 семейств, около 1400 родов и 30 000 видов. Наиболее многочисленное семейство - Сложноцветные, включает 90% всех растений порядка Астровые. Это высокоспециализированная группа двудольных растений со сrostнолепестным венчиком, нижней завязью из 2 сросшихся плодolistиков.

Порядок Колокольчиковые - Campanulales

Порядок включает 7 семейств, наиболее распространенное в России - семейство Колокольчиковые.

Семейство Колокольчиковые - Campanulaceae

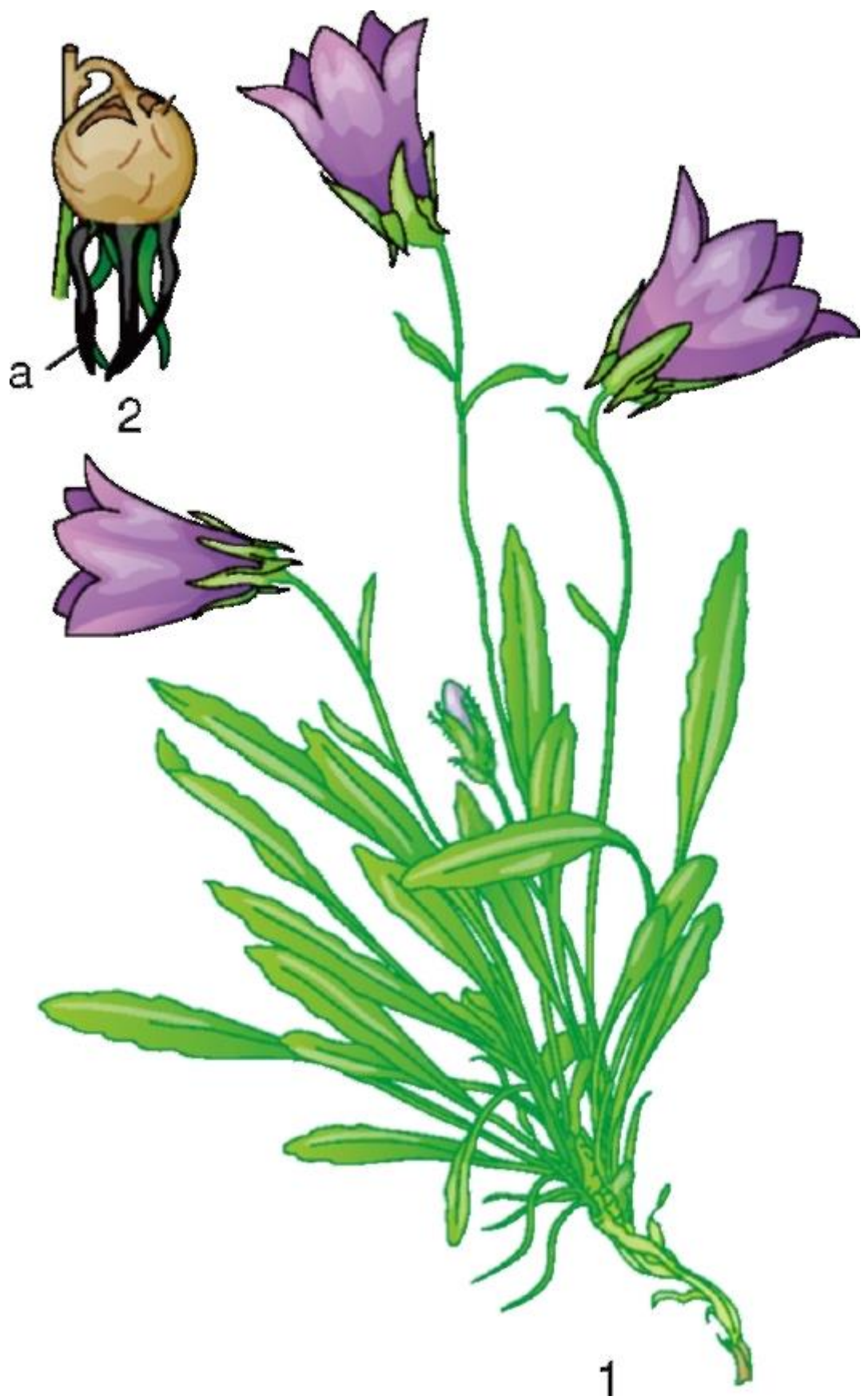
Семейство включает 50 родов и около 1000 видов, широко распространенных на всех материках, но преобладающих в северном полушарии. Многие виды колокольчиков - обычные луговые растения всей территории России. Встречаются на открытых пространствах: лугах, скалах, осыпях и в светлых лесах (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ	
Количество родов — 50, видов — около 1000	
Формула цветка: $*C_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(5)}$ — колокольчик круглолистный (<i>Campanula rotundifolia</i>)	
Распространение — умеренные и субтропические области, тропики	
Жизненные формы — травы или кустарники	
Листья — очередные, простые цельные, без прилистников	
Соцветия — кисти, тирсы или головчатые, реже цветки одиночные верхушечные или расположенные в пазухах листьев	
Плоды — коробочка, реже ягода	
Важнейший род — Колокольчик (<i>Campanula</i>)	

Жизненные формы - многолетние корневищные травы или полукустарники, редко деревянистые растения. Листорасположение очередное; листья простые цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, 5-членные, актиноморфные или слабо зигоморфные. Чашечка сrostнолистная, венчик сrostнолепестный, редко раздельнолепестный. Пять тычинок обычно прикрепляются к трубке венчика или к верхушке завязи. Иногда могут срастаться и пыльники. Часто имеется нектарный диск. Гинецей ценокарпный, состоит из 3, реже из 2 или 5 плодolistиков. Завязь нижняя, 2-, 10-гнездная, со множеством семязачатков. Столбик с лопастным рыльцем. Опыляются цветки перепончатокрылыми и двукрылыми насекомыми. Пыльца скапливается на рыльце пестика еще в бутоне, облегчая доступ насекомым к нектарному диску. Плоды ценокарпные - разнообразно вскрывающиеся коробочки, реже ягоды. Семена без эндосперма. Цветки обычно собраны в кисти, тирсы или головчатые соцветия, реже цветки одиночные верхушечные или расположенные в пазухах листьев (рис. 8.70).

Ряд представителей семейства содержит латекс (обычно млечники), а в качестве запасного вещества в корневищах откладывается полисахарид инулин. Характерны и полифенольные соединения.

Хозяйственное значение колокольчиковых невелико. В основном это декоративные, красиво цветущие растения: колокольчик персиколистный (*Campanula persicifolia*), к. широколистный (*C. latifolia*), к. средний (*C. medium*), к. карпатский (*C. carpatica*), к. крупноцветковый (*Platicodon grandiflorum*).



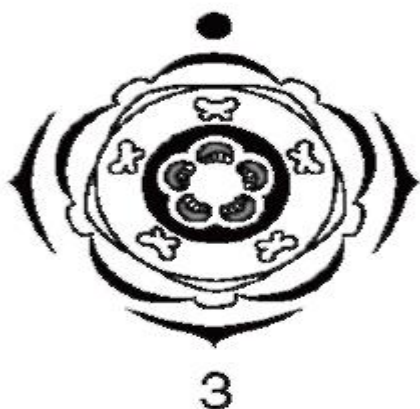


Рис. 8.69. Колокольчиковые: 1 - колокольчик пушистоцветковый (*Campanula dasyantha*); 2 - колокольчик широколистный (*C. latifolia*), вскрывшаяся коробочка (а - остающаяся чашечка); 3 - колокольчик средний (*C. media*), диаграмма цветка

Бубенчик дангшен (*Adenophora dangshen*) считают заменителем женьшеня в китайской медицине.

Порядок Астровые, или Сростнопыльниковые, - Asterales, или Synandreae

Порядок включает только одно семейство - Сложноцветные. В зависимости от характера цветков в корзинках и образования млечного сока в семействе выделяют два подсемейства (рис. 8.71):

- Язычковоцветные (*Lactucoideae*, *Cichoroideae*, или *Liguliflorae*), у которых все цветки в корзинках язычковые; имеется млечный сок;
- Трубочаткоцветные (*Asteroideae*, или *Tubuliflorae*) - в корзинках цветки только трубчатые, трубчатые и ложноязычковые, трубчатые и воронковидные; млечный сок отсутствует.

Семейство Сложноцветные - Compositae, или Астровые - Asteraceae

Это огромное семейство включает более 24 000 видов, объединяемых примерно в 1200 родов. По количеству видов уступает лишь орхидным. Его представители распространены по всему земному шару, во всех климатических зонах вплоть до тропических. Относительно немного сложноцветных во влажных лесах, а также в гидро- и гигрофильных местообитаниях (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ
Количество родов — 1200, видов — более 24 000
Формулы цветков: — трубчатый: $*C_0 Co_{(5)} A_{(5)} G_{\overline{2}}$ — пижма обыкновенная (<i>Tanacetum vulgare</i>); — язычковый: $\uparrow C_{\infty} Co_{(5)} A_{(5)} G_{\overline{2}}$ — одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i>); — краевой ложноязычковый: $\uparrow C_{0 \text{ или } (2) \text{ или } \infty} Co_{(3)} A_0 G_{\overline{2}}$ — ромашка лекарственная (<i>Chamomilla recutita</i>); — краевой воронковидный: $\uparrow C_{0 \text{ или } \infty} Co_{(6-9)} A_0 G_0$ — василек синий (<i>Centaurea cyanus</i>)
Распространение — повсеместное
Жизненные формы — травы, полукустарники, кустарники, иногда лианы, редко деревья
Листья — очередные, реже супротивные, простые цельные или рассеченные, без прилистников
Соцветие — корзинка
Плод — семянка
Важнейшие роды — Ромашка (<i>Matricaria</i>), Подсолнечник (<i>Helianthus</i>), Хризантема (<i>Chrysanthemum</i>)

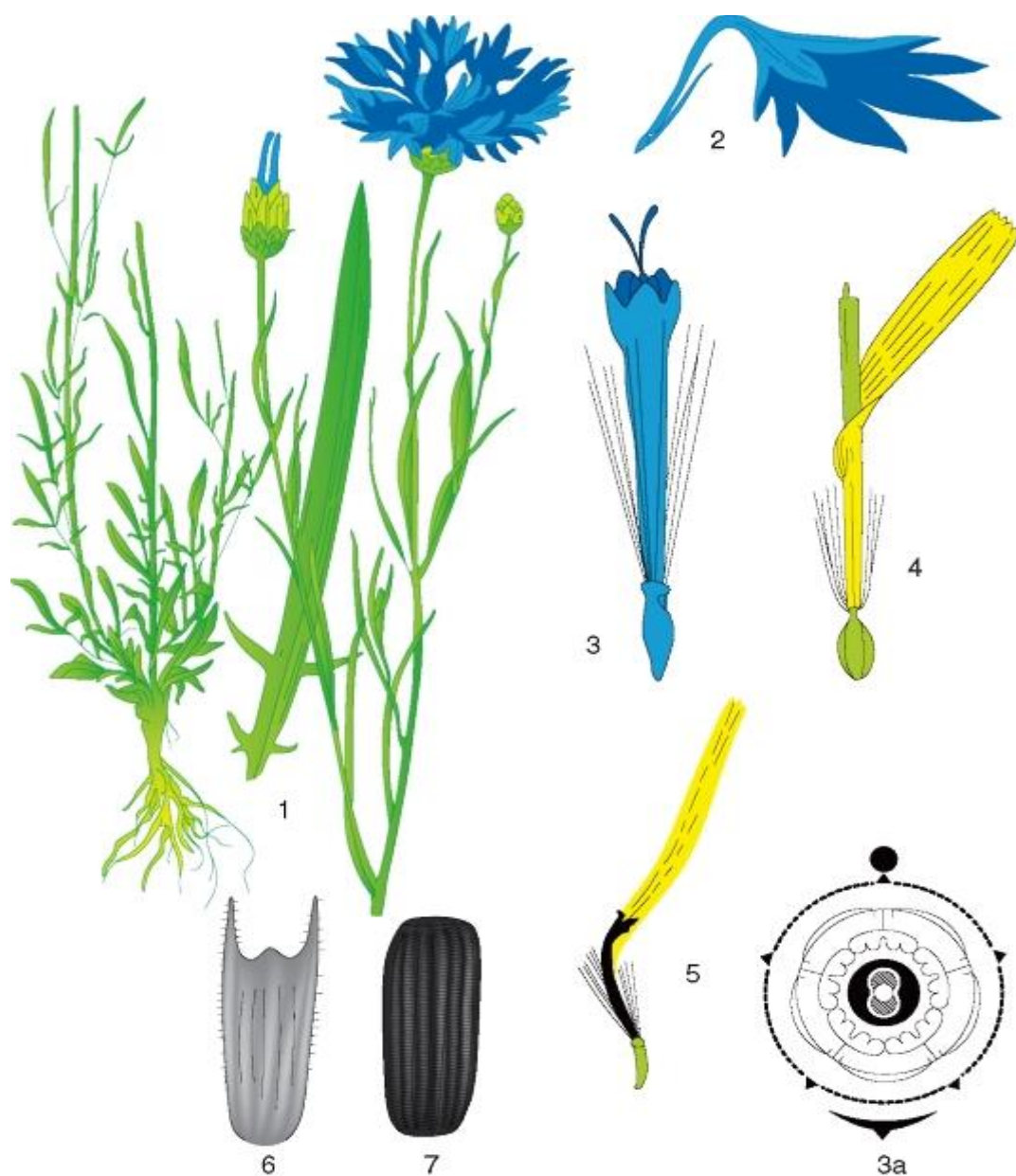


Рис. 8.70. Сложноцветные: 1 - василек синий (*Centaurea cyanus*); 2-5 - цветки: 2 - воронковидный, 3 - трубчатый (3а - его диаграмма), 4 - язычковый (одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale*), 5 - ложноязычковый (мать-и-мачеха *Tusilago farfara*); 6, 7 - плод семянка: 6 - череды, 7 - рудбекии

Жизненные формы - травы, полукустарники, кустарники, иногда лианы, редко деревья. Сложноцветные умеренного климата - в основном травянистые многолетники и полукустарники. Немало среди них однолетников, особенно в эфемеровых пустынях и сухих предгорьях стран Средиземноморья, Крыма, Кавказа, Средней Азии, а также в саваннах. Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья простые цельные или рассеченные, без прилистников.

Цветки обоеполые или раздельнополые, иногда стерильные, актиноморфные или зигоморфные. Чашечка видоизмененная - паппус из зубцов, волосков, щетинок, чешуек и т.п., но может и отсутствовать. Паппус у одуванчика (*Taraxacum*) представляет собой летательный аппарат из множества волосков на вершине вытянутого носика семянки. У череды (*Bidens*) паппус представлен 2-3 щетинками, цепляющимися за одежду человека или шерсть животных. Венчик пятичленный, сростнолепестный, различной формы:

трубчатый, воронковидный, двугубый или в виде язычка. Пять тычинок прикреплены тычиночными нитями к трубке венчика. Пыльники срастаются боковыми краями в трубочку, внутри которой проходит столбик пестика. Гинецей состоит из 2 сросшихся плодолистиков, столбик с 2 рыльцами. Завязь нижняя, одногнездная. Плод - семянка. Семена без эндосперма. Нередко имеются млечники, запасное вещество - инулин. Большинство растений опыляются насекомыми, но распространен и апомиксис. Соцветия - корзинки различного типа. Корзинки - элементарные соцветия сложноцветных, в свою очередь, часто собраны в сложные соцветия.

Существуют 2 типа корзинок:

- из одинаковых цветков, например, только из язычковых (у одуванчика) или только из трубчатых (у пижмы) цветков;
- из разных цветков, например, трубчатых и ложноязычковых (у подсолнечника), трубчатых и воронковидных (у василька синего).

Морфологически корзинка соответствует цветку и окружена оберткой (из большего или меньшего числа листочков). Обертки, образовавшиеся из прицветников, функционально соответствуют чашечке и разнообразны по форме, количеству рядов листочков и т.д. У рода Репейник, или Лопух (*Arctium*), они снабжены крючочками, цепляющимися за одежду человека или шерсть животных, что способствует распространению плодов.

Из сложноцветных растений выделены вещества вторичного метаболизма: сесквитерпены, тритерпеновые сапонины, алкалоиды, кумарины и флавоноиды.

В жизни человека сложноцветные растения находят достаточно широкое применение. Наиболее существенны следующие направления.

- Декоративные растения. Всемирную известность завоевали хризантемы и георгины. Многочисленные виды рода Хризантема (*Chrysanthemum*) еще до нашей эры культивировались в Китае и скоро стали излюбленными цветами. Хризантема - национальный цветок Японии: ее изображение есть на гербах и печатях этой страны. Со времен Великой французской революции хризантемы завоевали Европу, и там ежегодно выводят около 70 новых сортов. Из корзинок хризантемы цинерариелистной (*Ch. cinerariifolium*) изготавливали так называемый далматский порошок, который очень эффективен в борьбе с различными домашними насекомыми. Известный род Георгина (*Dahlia*) насчитывает более 8000 сортов. У махровых форм срединные трубчатые цветки превращены в ложноязычковые. Среди многих других представителей большое значение имеет также астра садовая (*Callistephus chinensis*).

- Лекарственные растения. Наиболее известна ромашка лекарственная (*Matricaria recutita*), препараты из которой обладают бактерицидным и противовоспалительным действием. Сушеницу болотную (*Gnaphalium uliginosum*) применяют при язвенных болезнях желудка. Из ноготков (*Calendula officinalis*) делают популярную настойку для полосканий, а также мазь. Гомеопатическим средством при различных поражениях служит настойка арники, изготавливаемая из корзинок и корневищ горного европейского вида Арника горная (*Arnica montana*). Цитварное семя - мелкие корзинки полыни цитварной (*Artemisia cina*) из полупустынь Средней Азии - богато сапонином и применяется как глистогонное средство. Горечи полыни горькой (*Art. absinthium*) используют в качестве средства, стимулирующего аппетит. Листья мать-и-мачехи (*Tussilago farfara*) известны как активное отхаркивающее средство.

- Овощные и масличные растения. Большое значение имеет подсолнечник (*Helianthus annuus*) североамериканского происхождения. В России впервые научились отжимать масло и вывели многие сорта, разводимые сейчас в Америке. У некоторых отечественных сортов диаметр корзинок может достигать 60-65 см, а

масличность - до 60%. В качестве наиболее известного заменителя кофе или добавления к нему используют измельченные корни цикория (*Cichorium intybus*). Это растение с ярко-голубыми корзинками произрастает обычно на мусорных местах, особенно вдоль железных дорог.

- Каучуконосы. Много каучука содержится в млечном соке коксагыза (*Taraxacum kok-saghyz*) и тау-сагыза (*Scorzonera tau-saghyz*). В Мексике для получения каучука в культуру вводилась гваюла (*Parthenim argentatum*). В настоящее время каучуконосы из семейства Сложноцветные не имеют никакого значения. Продуктивность каучуковых деревьев из семейств тутовых и молочайных намного выше, и, кроме того, хорошо налажено производство синтетического каучука.

КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ - MONOCOTYLEDONES, ИЛИ ЛИЛИОПСИДЫ - LILIOPSIDA

Класс Однодольные подразделяются на 4 подкласса и включает 37 порядков, 122 семейства, около 3100 родов и 63 000 видов.

Подкласс Лилииды - Liliidae

Этот самый крупный подкласс однодольных включает 21 порядок, 96 семейств, около 2700 родов и более 56 000 видов.

Порядок Лилиецветные - Liliales

К порядку относят 9 семейств, из которых наиболее крупные и значимые - Мелантиевые, Ирисовые и Лилейные.

Семейство Мелантиевые - Melanthiaceae

Семейство насчитывает 47 родов и около 400 видов, распространенных по всему земному шару.

Жизненная форма - многолетние корневищные, клубнелуковичные или луковичные травы. Цветки обоеполые, актиноморфные в кистевидных соцветиях, реже - одиночные цветки. Околоцветник простой, листочки околоцветника свободные или частично сросшиеся в короткую трубку. Андроцей обычно состоит из 6 тычинок, а гинецей - из 3 почти свободных плодолистиков. Плоды - многолистовка или коробочка.

Известные представители семейства - чемерица Лобеля (*Veratrum Lobellianum*) (рис. 8.72) и безвременник осенний (*Colchicum speciosum* Stev. *tumnale*) с крупными привлекательными розовыми цветками, появляющимися поздней осенью.

Мелантиевые представляют собой ядовитые растения, так как содержат алкалоиды и могут вызывать отравления у животных. Алкалоид колхицин - митотический яд, поскольку препятствует нормальному расхождению хромосом при делении клеток.

Препараты из безвременника великолепного (*C. speciosum*) способны задерживать рост опухолевых новообразований.

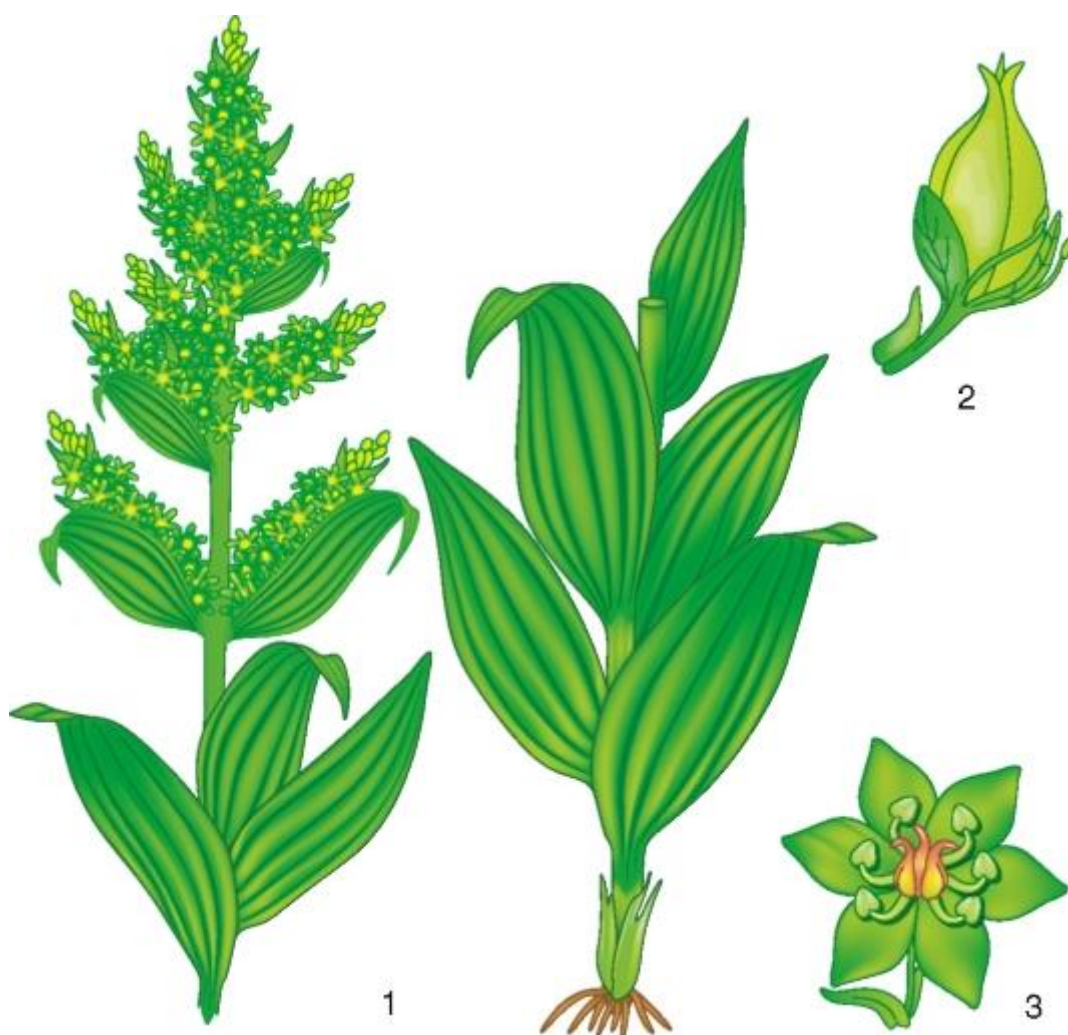


Рис. 8.71. Мелантиевые. Чемерица Лобеля (*Veratrum Lobellianum*): 1 - общий вид растения; 2 - плод; 3 - цветок

Семейство Лилейные - Liliaceae

Семейство насчитывает 10 родов и около 470 видов, распространенных главным образом в умеренных областях Западной и Восточной Азии и в Гималаях (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЛИЛЕЙНЫЕ	
Количество родов — 10, видов — около 470	
Формула цветка: $*P_{3+3} A_{3+3} \underline{G}_{(3)}$ — гусиный лук желтый (<i>Gagea lutea</i>)	
Распространение — умеренные и субтропические области северного полушария	
Жизненная форма — многолетние травянистые луковичные или клубнелуковичные	
Листья — очередные, простые линейные	
Соцветия — кисть, зонтик или одиночные цветки	
Плод — вскрывающаяся коробочка	
Важнейшие роды — Лук (<i>Gagea</i>), Тюльпан (<i>Tulipa</i>), Лилия (<i>Lilium</i>)	

Жизненная форма - многолетние травянистые луковичные растения (рис. 8.73). Лилейные - геофиты, зимующие в стадии подземного органа - луковицы, где находятся почки возобновления. Строение луковиц достаточно разнообразно, они могут быть однолетними или многолетними. У однолетних луковиц в пазухах листьев образуются выводковые луковички. Большинство луковиц имеют особые втягивающие (контрактильные) толстые корни, которые при высыхании укорачиваются и втягивают

луковицу на значительную глубину. Многие представители - эфемероиды. Они быстро проходят фазы вегетации, цветения и плодоношения ранней весной, еще до распускания листьев на деревьях. Листорасположение очередное; листья простые линейные. Соцветия, как правило, - кисти или одиночные цветки. Цветоносные стебли могут быть облиственными или безлистными (цветочная стрелка). Цветки обоеполые, актиноморфные, с простым венчиковидным околоцветником, состоящим из 6 свободных или сросшихся листочков, расположенных в 2 круга. Андроцей состоит из 6 тычинок, расположенных в 2 круга. Гинецей ценокарпный, образован 3 плодолистиками. Завязь верхняя, с многочисленными семязачатками, рыльце трехлопастное. Плод - вскрывающаяся коробочка. Лилейные - насекомоопыляемые растения. Химический состав лилейных небогат: полисахариды, алкалоиды.



Рис. 8.72. Лилейные. Гусиный лук желтый (*Gagea lutea*):

1 - общий вид растения; 2 - цветок; 3 - верхушка листа; 4 - луковица в разрезе

Среди лилейных много культивируемых древнейших декоративных растений, таких как различные лилии (*Lilium*), рябчики (*Fritillaria*), многочисленные сорта тюльпанов (*Tulipa*). Луковицы некоторых лилий и рябчиков используют в качестве овощей в Восточной Азии, а луковицы тюльпанов, богатые сахарами и крахмалом, служат пищей многим диким животным. Цветки и луковицы лилии белой (*L. candidum*) и лилии тигровой (*L. tigrinum*) используют в народной медицине.

В 1554 г. тюльпан попал в Вену из сада турецкого султана и менее чем за 100 лет распространился по Европе. Особенно благодатными для тюльпанов оказались условия Голландии, которую охватила настоящая тюльпаномания. Тюльпаны разводили повсюду, луковицы продавали по баснословным ценам: новый сорт можно было обменять на дом или даже целое имение. Жители Гарлема захотели иметь черный тюльпан, и он был выведен. Гонорар за этот сорт составил 100 тыс. гульденов золотом. Голландские тюльпаны потрясли красотой любителей цветов всего мира. Считают, что за историю их культивирования около 12 000 сортов сменили друг друга и примерно 3000 существуют сейчас.

Древнейшее культурное растение - лук. Египтяне считали лук и чеснок божественными растениями и приносили их луковицы на алтарь богам. Не менее почитаем был лук и в Древней Греции, где его не только приносили в дар богам, но и дарили новобрачным. В Древнем Риме лук входил в обязательный рацион питания солдат. В Средние века лук распространился по всем странам Европы, но особого расцвета луководство достигло в X-XII вв. в Испании, где и по сей день есть сорта с луковицами, превосходящими все прочие по величине и сладости. Целебные свойства лука хорошо отражены в народной поговорке «Кто ест лук, тот избавлен от мук».

Семейство Ирисовые - Iridaceae

Семейство насчитывает 75-80 родов и около 1800 видов, распространенных во всех зонах, но большей частью в засушливых низкогорьях, степных и полупустынных районах, в Южной Африке (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ИРИСОВЫЕ	
Количество родов —	75—80, видов — около 1800
Формула цветка:	*P ₃₊₃ A ₃ G ₍₃₎ — ирис болотный (<i>Iris pseudacorus</i>)
Распространение —	все зоны (кроме холодных), особенно Южная Африка
Жизненная форма —	многолетние травы
Листья —	очередные, сидячие, простые линейные
Соцветия —	ботрические, различного типа
Плод —	многосемянная коробочка
Важнейшие роды —	Ирис (<i>Iris</i>), Крокус (<i>Crocus</i>)

Жизненная форма - многолетние травы с мясистыми корневищами, луковицами или клубнелуковицами. Листорасположение очередное, двухрядное. Листья линейные, сидячие, но иногда могут быть цилиндрическими или даже четырехгранными. Цветки актиноморфные или зигоморфные, с простым околоцветником из 6 листочков, расположенных в 2 круга. Андроцей состоит из 3 тычинок. Завязь нижняя, состоит из 3 сросшихся плодолистиков. Листочки околоцветника обычно свободные и сильно различаются по форме, размеру, окраске, но иногда срастаются в трубку. В основном это насекомоопыляемые растения. Плод - многосемянная коробочка, вскрывающаяся по гнездам. Семена с эндоспермом, часто имеют мясистые придатки, поедаемые муравьями, которые их и разносят. Иногда семена снабжены небольшими крыльями и переносятся ветром.

Среди ирисовых много декоративных культивируемых растений: крокусы, или шафраны (*Crocus*), фрезии (*Freesia*), гладиолусы (*Gladiolus*), ирисы (*Iris*) (рис. 8.74).

Высушенные рыльца шафрана посевного (*Crocus sativus*) с глубокой древности используют как пряность и пищевой краситель, а также в парфюмерии и медицине.



Рис. 8.73. Ирисовые. Ирис болотный (*Iris pseudacorus*): 1 - общий вид растения; 2 - плод

Порядок Амариллисовые - Amaryllidales

Порядок включает до 15 семейств. В России встречаются главным образом представители семейств Асфodelовые, Гиацинтовые, Луковые, Амариллисовые. В Закавказье из семейства Агавовые культивируют виды родов Агава (*Agave*) и Юкка (*Yucca*).

Семейство Асфodelовые - Asphodelaceae

Семейство насчитывает около 50 родов и почти 1500 видов, распространенных преимущественно в засушливых областях Старого Света (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА АСФОДЕЛОВЫЕ	
Количество родов — около 50, видов — почти 1500	
Формула цветка: $*P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$ — для всех представителей	
Распространение — засушливые области Старого Света	
Жизненные формы — многолетние травы и кустарники, суккуленты	
Листья — очередные, простые цельные, без прилистников	
Соцветие — кисть	
Плод — коробочка	
Важнейшие роды — Алоэ (<i>Aloe</i>), Хлорофитум (<i>Chlorophytum</i>)	

Жизненные формы - многолетние травы и кустарники, а также суккуленты. Листорасположение очередное; листья простые цельные, без прилистников. Околоцветник простой, венчиковидный, состоит из 6 листочков, расположенных в 2 круга. Шесть тычинок расположены в 2 круга; тычиночные нити густо опушены длинными волосками. Гинецей состоит из 3 сросшихся плодолистиков; завязь верхняя. Соцветия - кисти желтых или оранжевых цветков. Плод - в основном коробочка.

Наиболее известный представитель - алоэ, или столетник (*Aloe*), виды которого часто выращивают в домашних условиях. Еще одно известное домашнее растение - хлорофитум (*Chlorophytum*). Некоторые представители асфodelовых культивируются как декоративные, очень красивые растения: эремурус (*Eremurus*) (рис. 8.75), асфodelус (*Asphodelus*). В медицине используют алоэ древовидное (*Aloe arborescens*). Одним из известных лекарственных средств является сабур - выпаренный сок листьев алоэ.

Семейство Гиацинтовые - Hyacinthaceae

Семейство включает 40 родов и более 900 видов, распространенных на всех материках, в основном в засушливых областях Евразии и Южной Африки (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ГИАЦИНТОВЫЕ	
Количество родов — 40, видов — более 900	
Формула цветка: $*P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$ — для всех представителей	
Распространение — засушливые области всех материков	
Жизненные формы — многолетние луковичные травы, иногда эфемероиды	
Листья — очередные, простые, без прилистников	
Соцветие — кисть	
Плод — коробочка	
Важнейшие роды — Сцилла (<i>Scilla</i>), Гиацинт (<i>Hyacinthus</i>)	

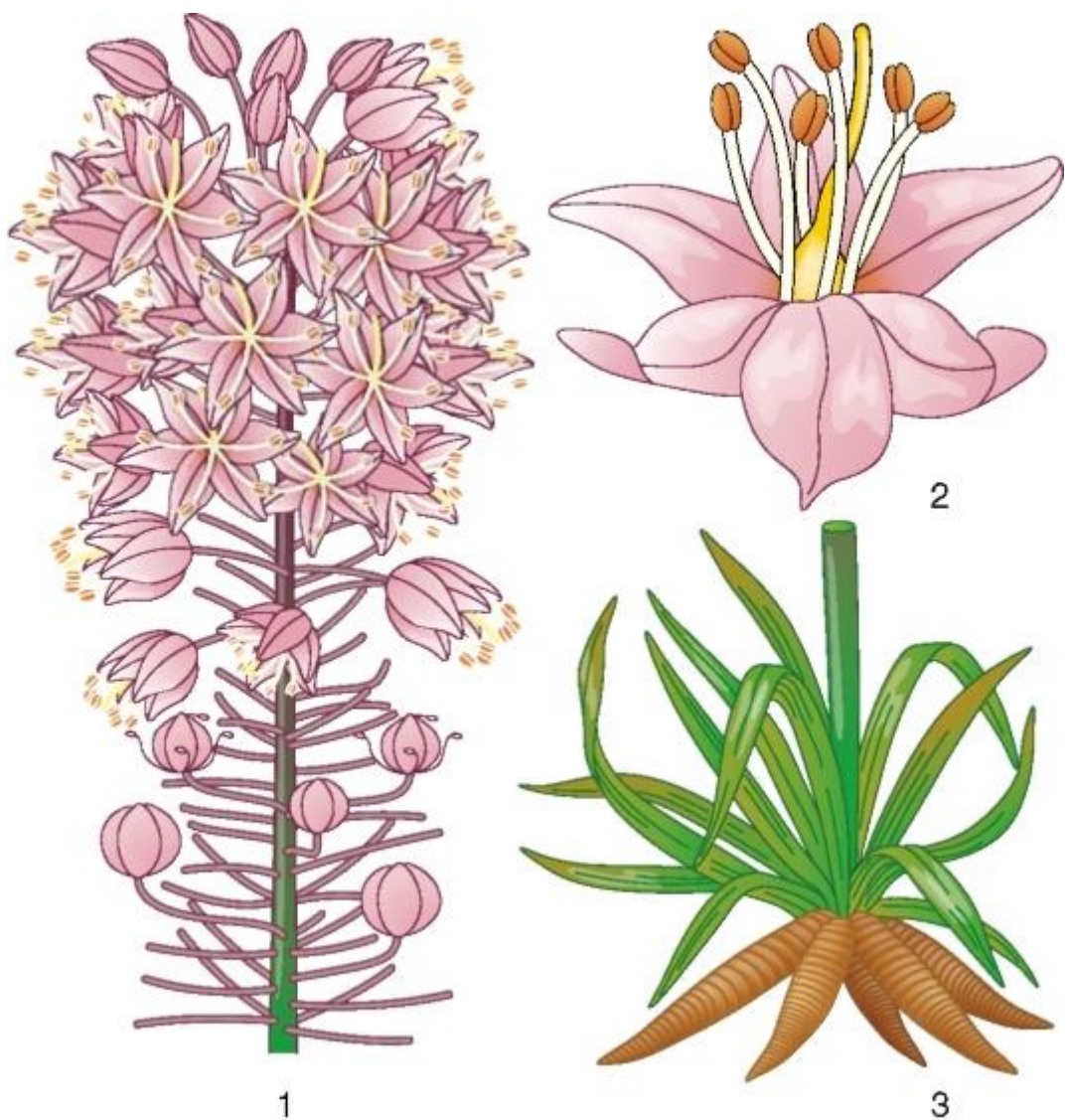


Рис. 8.74. Асфodelовые. Эремурус Ольги (*Eremurus Olgaе*): 1 - верхняя часть соцветия; 2 - цветок; 3 - нижняя часть растения с розеткой листьев и утолщенными корнями

Жизненная форма - многолетние луковичные травы. Листья очередные простые, без прилистников. Корни гиацинтовых, как и лилейных, контрактильные, способны втягивать луковицу растения в почву. Многие представители - раннецветущие растения широколиственных лесов, эфемероиды. Цветки обоеполые, актиноморфные, с простым околоцветником, состоящим из 6 листочков, расположенных в 2 круга. Шесть тычинок расположены в 2 круга. Генеций состоит из 3 полностью сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя. Плод - сухая или мясистая коробочка с многочисленными семенами, имеющими сочные придатки; именно они привлекают муравьев, что способствует распространению семян.

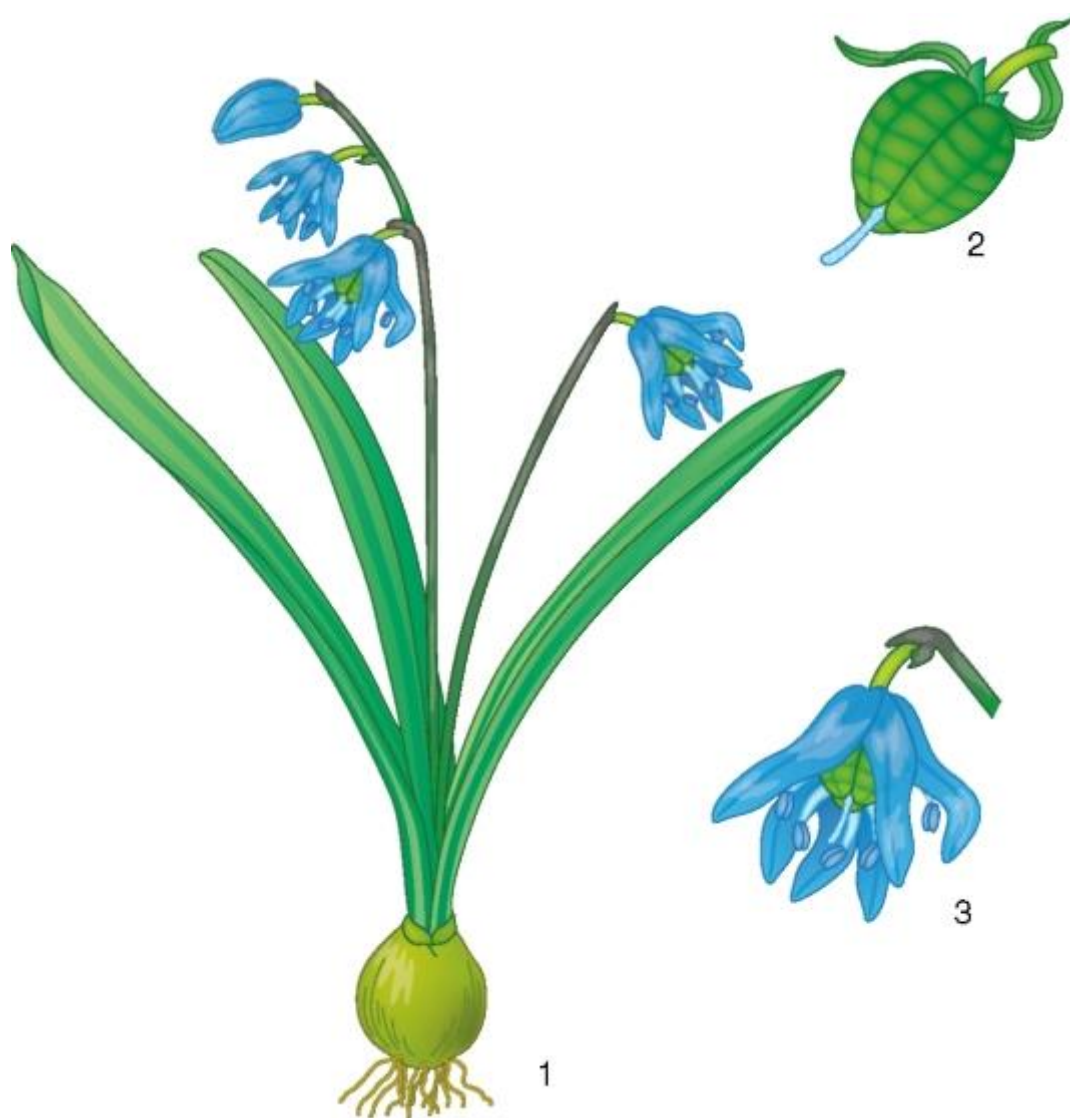


Рис. 8.75. Гиацинтовые. Пролеска сибирская (*Scilla sibirica*): 1 - общий вид растения; 2 - плод; 3 - цветок

Типичное раннецветущее растение - пролеска сибирская (*Scilla sibirica*) (рис. 8.76) с цветками, собранными в кисть на безлистом цветоносе. Многие растения культивируют как декоративные: сциллу, гиацинт, пушкинию (*Puschkinia*).

Луковицы морского лука (*Urgenia maritima*) содержат крысиный яд, неопасный для человека.

Семейство Луковые - Alliaceae

Семейство насчитывает 32 рода и примерно 750 видов, наиболее распространенных в северном полушарии (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЛУКОВЫЕ	
Количество родов — 32, видов — около 750	
Формула цветка: $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(2)}$ — лук репчатый (<i>Allium cepa</i>)	
Распространение — засушливые области всех материков	
Жизненные формы — травянистые луковичные или корневищные многолетники, иногда эфемероиды	
Листья — прикорневые, простые линейные или дудчатые без прилистников	
Соцветие — зонтиковидное	
Плод — коробочка	
Важнейший род — Лук (<i>Allium</i>)	

Жизненные формы - травянистые луковичные или корневищные многолетники, иногда эфемероиды. Листья обычно собраны в прикорневую розетку, бесчерешковые, узкие, линейные или дудчатые. Околоцветник простой венчиковидный или чашечковидный (пленчатый), шестичленный, расположен в 2 круга. Тычинок 6, обычно сросшихся с околоцветником. Гинецей ценокарпный, состоит из 3 сросшихся плодolistиков. Завязь верхняя, 3- или 1-гнездная, с несколькими семязачатками. Столбик один, рыльце цельное. Плод ценокарпный - чаще всего вскрывающаяся коробочка. Семена мелкие, с эндоспермом. Цветки до цветения заключены в пленочный чехол. Соцветие зонтиковидное, расположенное на верхушке безлистного побега - цветочной стрелки. Цветки могут выделять нектар для привлечения насекомых, что способствует перекрестному опылению. Для луковых характерно «живорождение», когда в соцветиях при основании цветоножек образуются небольшие луковички. Опадая и укореняясь, они дают нормально развитые растения. Такое «живорождение» очень характерно, например, для чеснока (*Allium sativum*), который почти не размножается семенами.

Характерным признаком луковых служит наличие членистых млечников с млечным соком - латексом в зеленых листьях и чешуях луковиц. Многие луковые содержат во всех тканях летучее чесночное масло (или близкое к нему) с серосодержащими соединениями: диаллилдисульфидом и диаллилтрисульфидом, определяющими специфический луковый или чесночный вкус и запах, а также витамины, особенно витамин С. Кроме того, в луковых растениях найдены стероидные сапонины.

Многие виды лука (рис. 8.77) культивируют с глубокой древности в качестве пищевых и лекарственных растений: лук репчатый (*A. cepa*), чеснок (*A. sativum*), лук-порей (*A. porrum*), лук-батун (*A. fistulosum*).

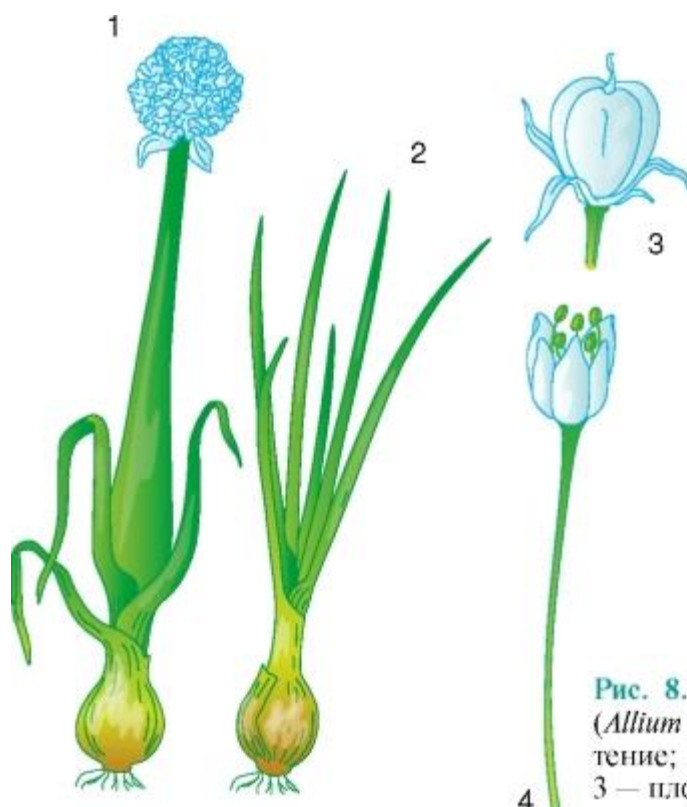


Рис. 8.76. Луковые. Лук репчатый (*Allium cepa*): 1 — цветущее растение; 2 — нецветущее растение; 3 — плод; 4 — цветок

Семейство Амариллисовые - Amaryllidaceae

Семейство насчитывает около 65 родов и примерно 900 видов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА АМАРИЛЛИСОВЫЕ	
Количество родов — около 65, видов — около 900	
Формула цветка: $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ — галантус снежный (<i>Galanthus nivalis</i>)	
Распространение — тропики, субтропики	
Жизненные формы — многолетние луковичные или корневищные травы	
Листья — прикорневые, простые линейные, без прилистников	
Соцветия — зонтиковидные	
Плоды — коробочка или ягода	
Важнейшие роды — Нарцисс (<i>Narcissus</i>), Галантус (<i>Galanthus</i>)	

Жизненные формы - многолетние луковичные или корневищные травы (рис. 8.78). Листья простые линейные, собраны в прикорневой розетке. Цветки обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, на длинных безлистных цветоносах. Околоцветник простой, обычно венчиковидный, яркоокрашенный, трехчленный. Свободные или срастающиеся в трубку 6 его листочков расположены в 2 круга. Андроцей состоит из 6 тычинок, расположенных чаще всего в 2 круга, а тычиночные нити прирастают к трубке околоцветника. У некоторых амариллисовых основания тычиночных нитей разрастаются и образуется своеобразная корона над зевом околоцветника. Гинецей ценокарпный, состоит из 3 плодолистиков. Завязь нижняя, 3-гнездная, с несколькими или многими семязачатками. Столбик с головчатым или трехлопастным рыльцем. Соцветия зонтиковидные. Плод ценокарпный - вскрывающаяся коробочка или ягода. Семена с эндоспермом. У представителей семейства найдены алкалоиды.

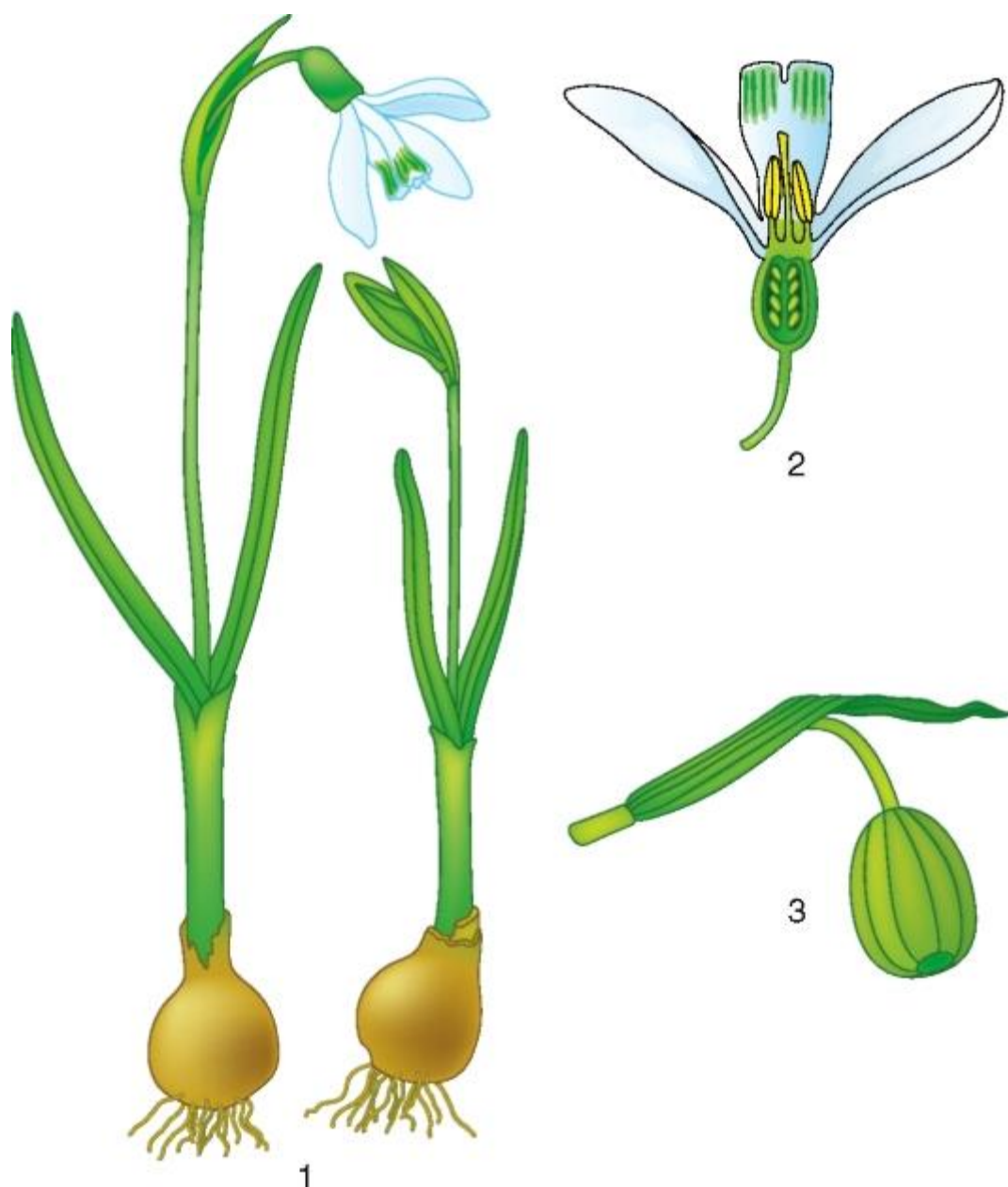


Рис. 8.77. Амариллисовые. Галантус снежный (*Galanthus nivalis*): 1 - общий вид растения; 2 - цветок в разрезе; 3 - плод

Многие амариллисовые культивируют как красиво цветущие декоративные растения: нарциссы (*Narcissus*), галантусы (*Galanthus*). В качестве лекарственного растения используют некоторые виды алкалоидсодержащей унгернии (*Ungernia*).

Семейство Агавовые - Agavaceae

Семейство насчитывает 10 родов и 400 видов, распространенных преимущественно в тропических пустынях Америки.

Жизненные формы очень специфичные: слабоветвящиеся древовидные растения - юкки (*Yucca*) или крупные бесстебельные розеточные листовые суккуленты - агавы (*Agave*). У нас эти растения выращивают на Черноморском побережье, а также в оранжереях и зимних садах.

Из многих видов агавовых получают ценные технические волокна; особо ценное волокно - сизаль - дает, например, агав сизалева (*A. sisalana*). Некоторые агавы и юкки используют в медицине, а в Мексике из их сока получают популярные алкогольные напитки: пульке и текилу.

Порядок Спаржевые - Asparagales

Порядок Спаржевые включает 8 небольших семейств, из которых ниже рассмотрены Ландышевые, Спаржевые и Иглициевые как наиболее известные.

Семейство Ландышевые - Convallariaceae

Семейство насчитывает 23 рода, 230 видов, распространенных главным образом в северном полушарии (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЛАНДЫШЕВЫЕ	
Количество родов — 23, видов — 230	
Формула цветка: $*P_{(3+3)} A_{3+3} \underline{G}_{(3)}$	— ландыш майский (<i>Convallaria majalis</i>)
Распространение — северное полушарие	
Жизненная форма — многолетние корневищные травы	
Листья — простые, с дуговым жилкованием	
Соцветие — кисть	
Плод — ягода	
Важнейший род — Ландыш (<i>Convallaria</i>)	

Жизненная форма - многолетние корневищные травы. Листорасположение очередное. Листья простые, с дуговым жилкованием, могут отходить непосредственно от корневища или располагаться поочередно по всему стеблю. Цветки обоеполые, актиноморфные, обычно некрупные. Околоцветник простой, венчикоили чашечковидный, обычно трехчленный, реже 2- или 4-членный. Доли околоцветника более или менее сросшиеся или почти свободные. Тычинок обычно 6, реже 4. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 3, реже 2 плодолистиков. Завязь верхняя, столбик один. Число гнезд в завязи и количество рылец соответствуют числу плодолистиков. Соцветие кистевидное. Плод - чаще сочная ягода с немногими семенами. Семена с эндоспермом. Часто на семенах заметны образования, привлекающие муравьев. Опыление перекрестное.

Действующие вещества ландышевых представлены сердечными гликозидами из группы карденолидов, а также стероидными сапонинами. Классический представитель семейства - ландыш майский (*Convallaria majalis*) (рис. 8.79) - обычнейшее растение лесов европейской части России. Он находит применение в медицине в качестве кардиотонических (сердечных) средств.

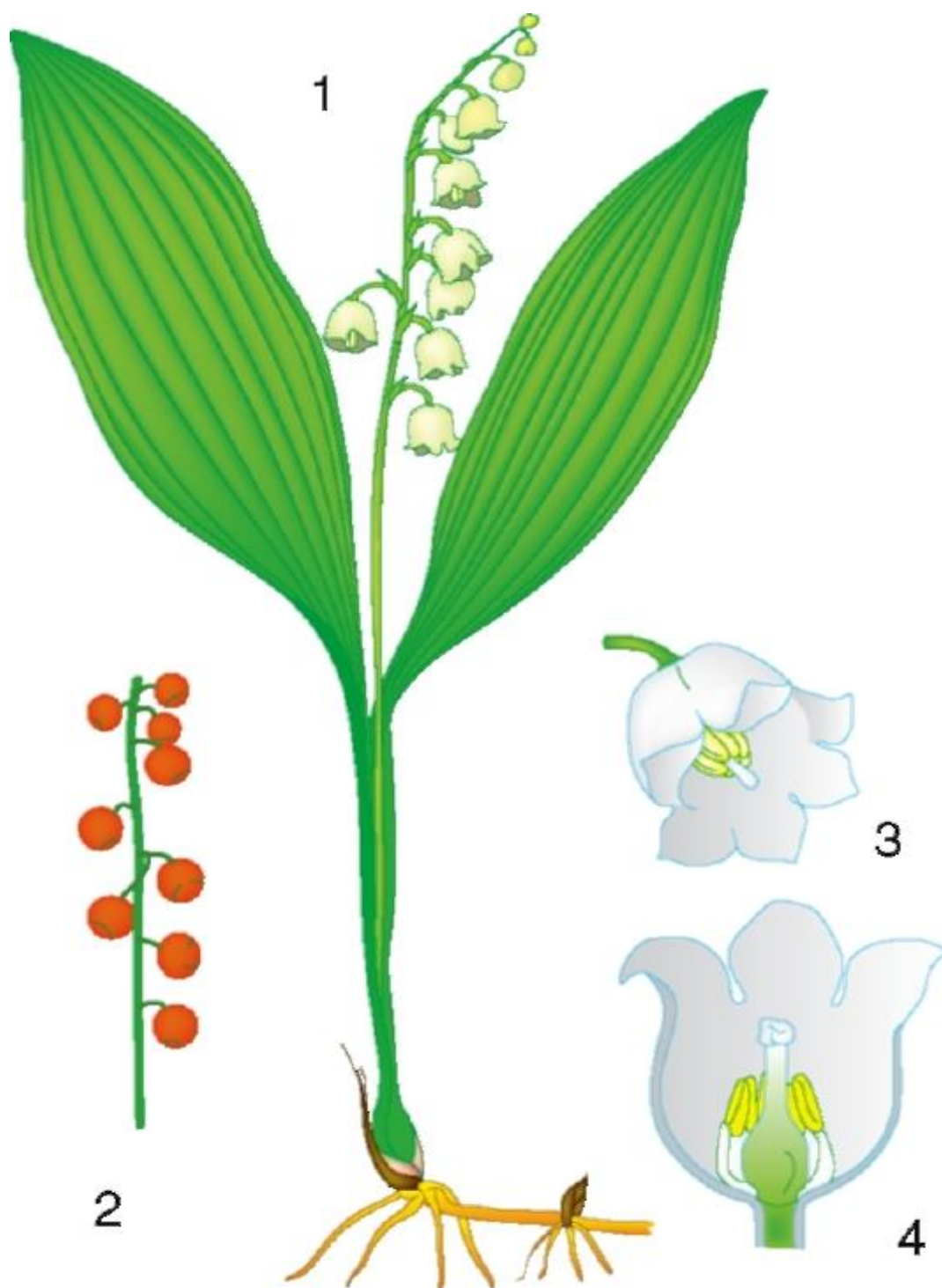


Рис. 8.78. Ландышевые. Ландыш майский (*Convallaria majalis*): 1 - общий вид растения; 2 - плоды - ягоды; 3 - цветок; 4 - цветок в разрезе

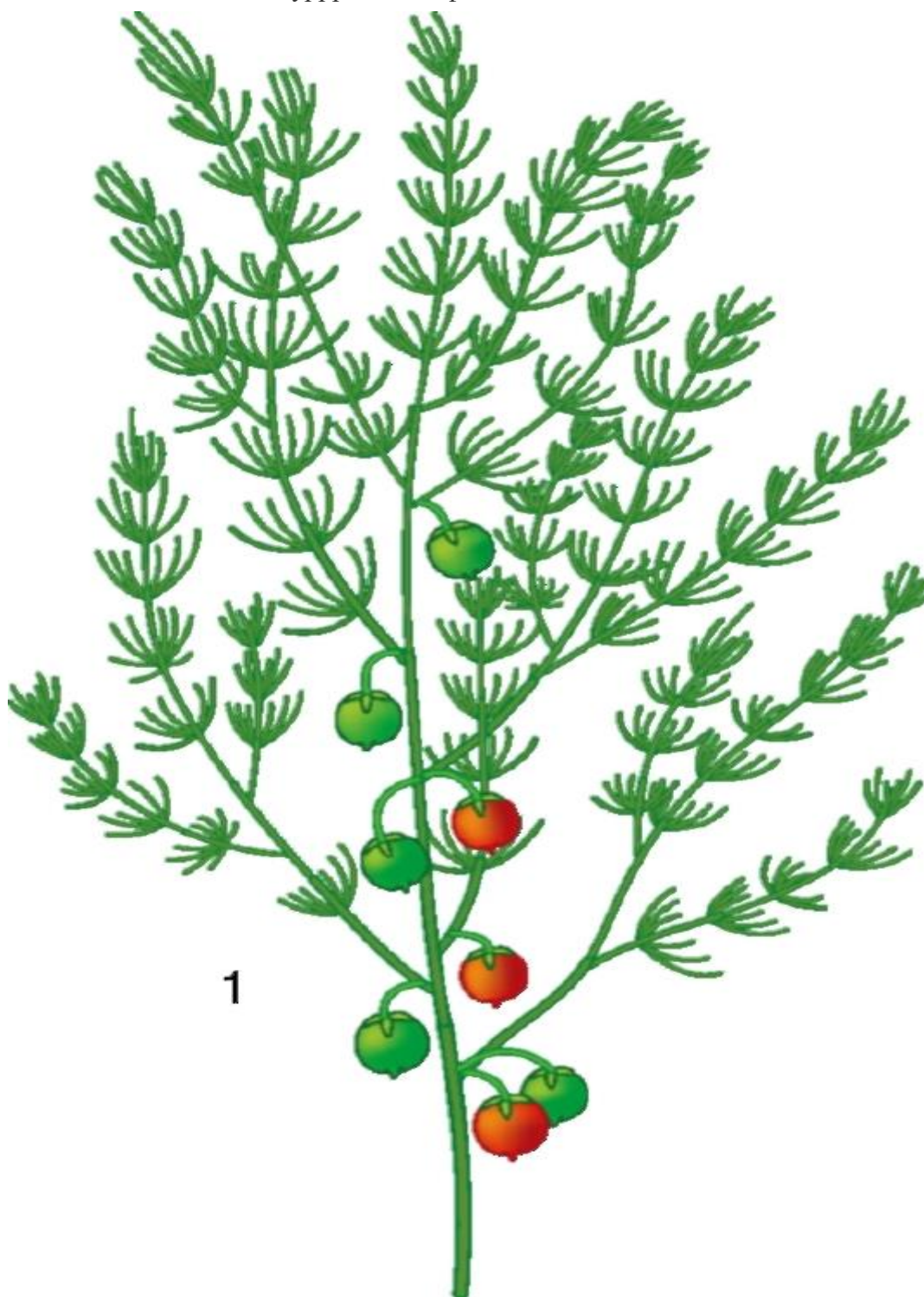
Семейство Спаржевые - Asparagaceae

В семействе 2 рода и примерно 300 видов. В России произрастают представители только одного рода - Аспарагус (*Asparagus*) (рис. 8.80).

Распространены спаржевые главным образом в странах с засушливым климатом. Жизненная форма - многолетние корневищные травы. Листья редуцированы до пленчатых чешуй, а мелкие веточки превращены в филлокладии. Цветки раздельнополые, а растения двудомные. Плод - ягода. Некоторые африканские виды спаржи - обычные комнатные растения. Молодые побеги спаржи лекарственной (*A. officinalis*) в Западной Европе употребляют в пищу как деликатесный овощ.

Семейство Иглициевые - Ruscaceae

К этому немногочисленному семейству относят 3 рода и 13 видов, распространенных большей частью в засушливых областях Средиземноморья; в России они встречаются лишь в Западном Предкавказье. Семейство характеризуется редукцией листьев. На одревесневающих побегах расположены кожистые, с заостренной верхушкой филлокладии, выполняющие функцию листьев (рис. 8.81). На поверхности филлокладиев развиваются однополые цветки. Из женских цветков образуются ярко-красные ягодообразные плоды. Виды родов Иглица (*Ruscus*) и Даная (*Danae*) широко используют как декоративные растения. Молодые побеги и зрелые ягоды иглиц съедобны, а семена применяют для изготовления суррогата кофе.





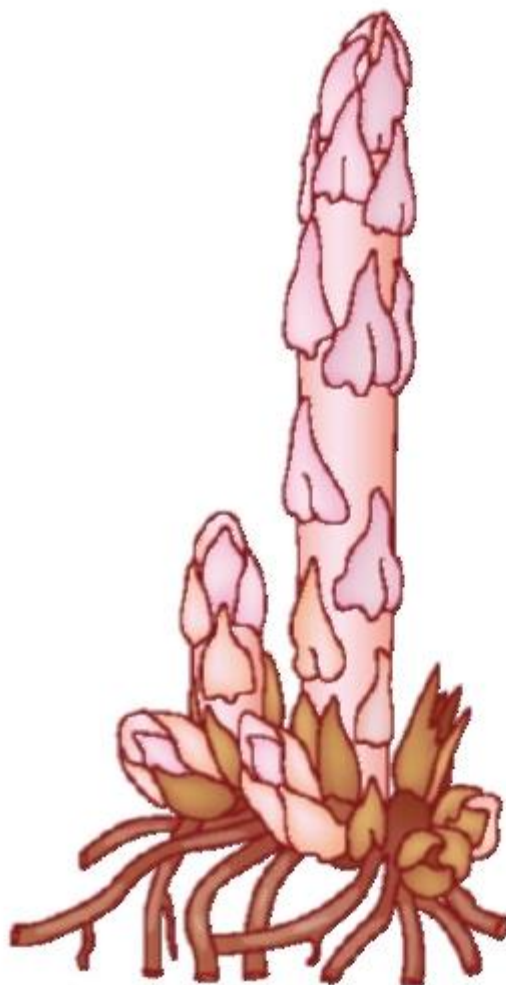
2



3



4



5

Рис. 8.79. Спаржевые. Спаржа лекарственная (*Asparagus officinalis*): 1 - побег с плодами; 2 - пестичный цветок; 3 - зрелые плоды; 4 - тычиночный цветок; 5 - молодой бесхлорофильный побег

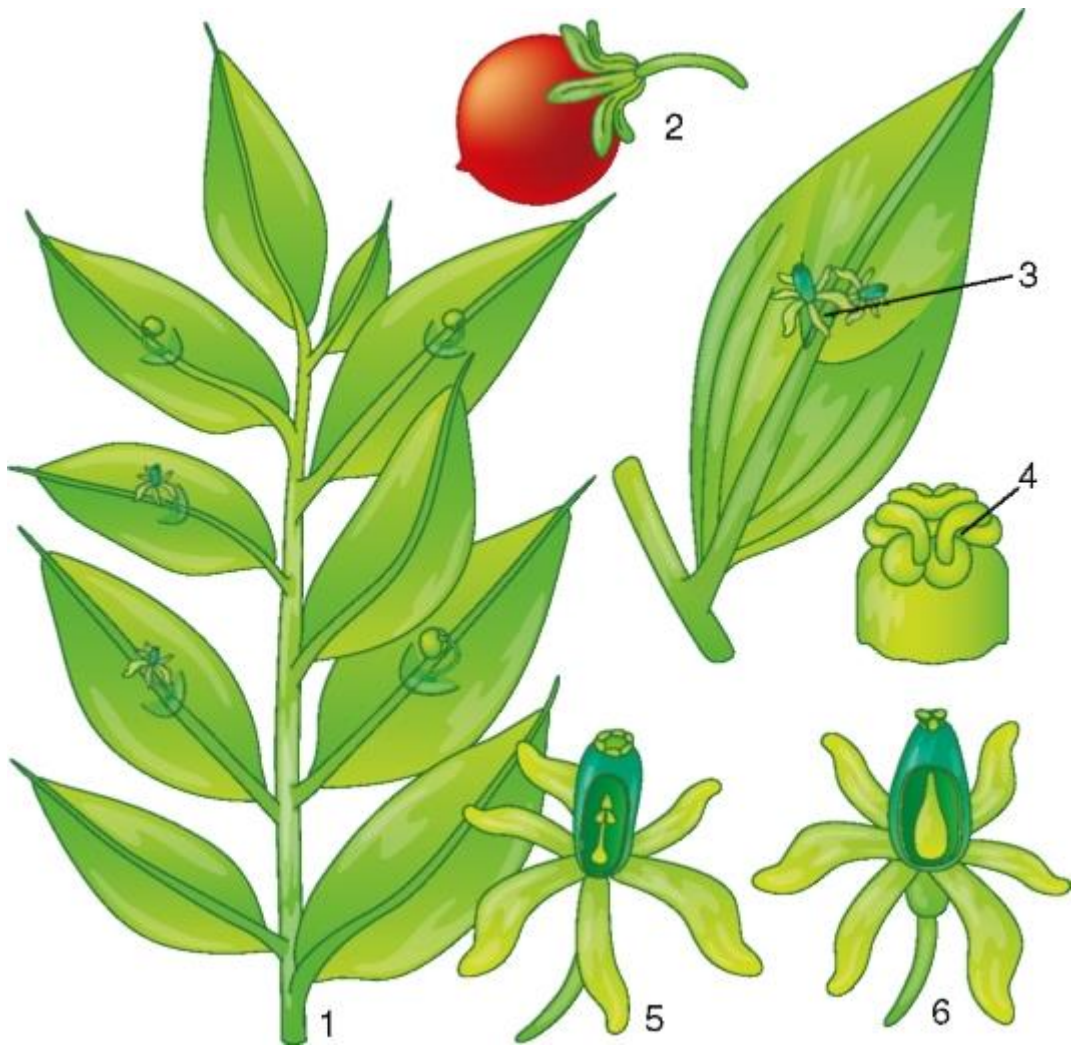


Рис. 8.80. Иглициевые. Иглица понтийская (*Ruscus panticus*): 1 - верхняя часть побега; 2 - плод; 3 - филлокладии; 4 - рыльце женского цветка; 5 - мужской цветок; 6 - женский цветок

Порядок Диоскорейные - Dioscoreales

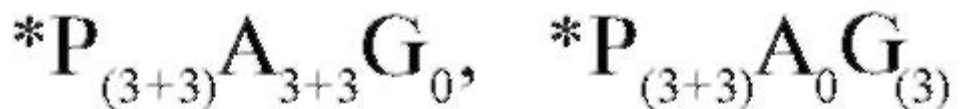
Порядок немногочисленный, насчитывает несколько семейств, распространенных по всему земному шару. Ниже рассмотрены представители семейств Диоскорейные и Триллиевые.

Семейство Диоскорейные - Dioscoreaceae

Семейство включает 5 родов и 650 видов, большая часть которых входит в род Диоскорея (*Dioscorea*) (рис. 8.82). Представители семейства распространены преимущественно в тропиках и субтропиках. Российские диоскорейные произрастают на Кавказе и Дальнем Востоке.

Жизненные формы - многолетние травы и кустарники, часто растения, вьющиеся или лазящие. Подземными органами могут быть хорошо развитые клубни, реже - корневища. Листорасположение очередное. Листья простые цельные, нередко сердцевидные при основании, иногда лопастные.

Цветки



раздельнополюе:

(тогда растения двудомные) и реже обоеполюе. Околоцветник простой, состоит из 6

сросшихся в короткую трубку листочков, расположены в 2 круга. Тычинок в мужских и обоеполых цветках 6, расположены в 2 круга и прикреплены тычиночными нитями к трубке околоцветника. Гинецей ценокарпный, состоит из 3 плодолистиков. Завязь нижняя, 3-гнездная.

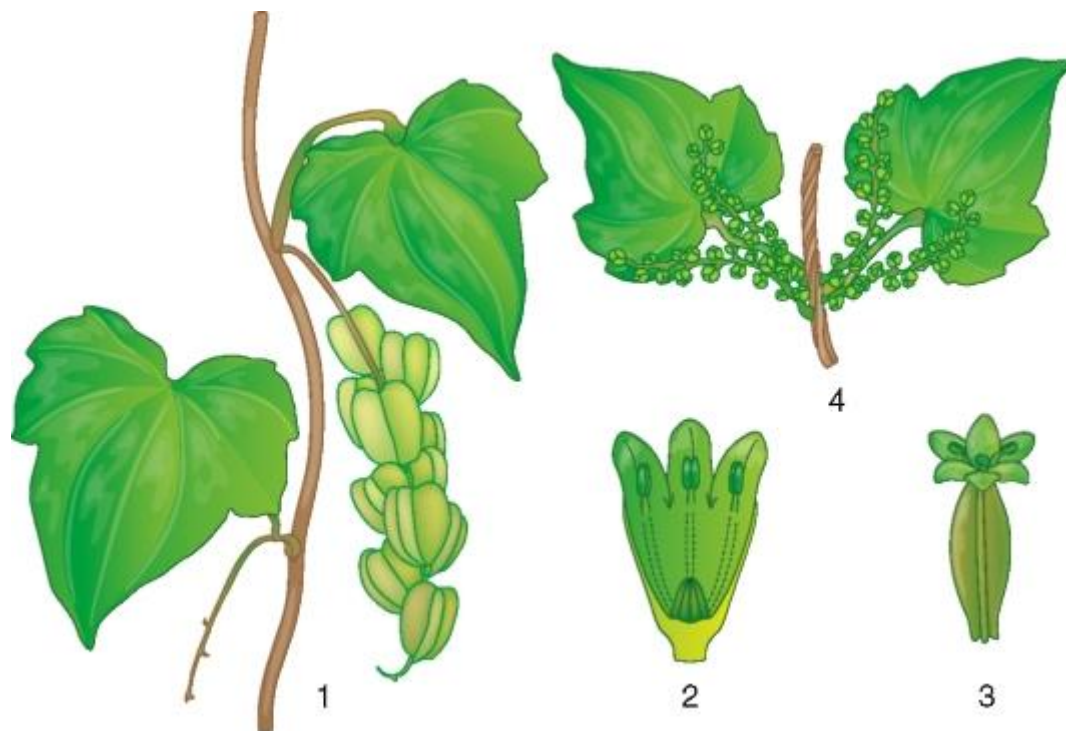


Рис. 8.81. Диоскорейные: 1-3 - диоскорея японская (*Dioscorea nipponica*): 1 - ветвь женского растения с плодами, 2 - мужской цветок в продольном разрезе, 3 - женский цветок; 4 - батат (*Dioscorea batutus*), часть ветви мужского растения

Столбик один, заканчивающийся трехлопастным рыльцем. Плоды ценокарпные - крылатые вскрывающиеся коробочки, содержащие, как правило, крылатые семена. У видов рода Тамус (*Tamus*) плод - ягода. Соцветия цимозные, мелкие. Основные активные вещества диоскорейных - стероидные сапонины. Из извлекаемых сапонинов синтезируют гормоны, с чем связано их применение в медицине. В России используют корневища диоскореи японской (*D. japonica*), произрастающей на Дальнем Востоке, и диоскореи кавказской (*D. caucasica*), применяемых для изготовления антисклеротических препаратов.

Семейство Триллиевые - Trilliaceae

Семейство включает 4 рода и около 60 видов, распространенных в основном в северном полушарии.

Жизненная форма - многолетние невысокие травы. Цветки обоеполые, актиноморфные. Классический представитель семейства - вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia*) (рис. 8.83). Растение имеет верхушечную мутовку из 4



листьев, 4-членный цветок, и иссиня-черную крупную ягоду. Из рода Триллиум (*Trillium*) известны декоративные растения с белыми крупными цветками, произрастающие на Дальнем Востоке.

Порядок Орхидные - Orchidales

К порядку относят единственное семейство - Орхидные.

Семейство Орхидные - Orchidaceae

Орхидные - крупнейшее семейство, объединяющее 750 родов и около 25 000 видов, распространенных повсеместно, но в основном в тропических странах (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ОРХИДНЫЕ	
Количество родов — 750, видов — около 25 000	
Формула цветка: $\uparrow P_{3+3} A_1 G_{(3)}$	— ятрышник пятнистый (<i>Orchis maculata</i>)
Распространение — повсеместное, в основном тропики	
Жизненные формы — многолетние наземные или эпифитные травы, лианы	
Листья — простые сидячие, обычно очередные	
Соцветия — колосовидные, кистевидные, метельчатые, одиночные цветки	
Плоды — коробочка, редко ягода	
Важнейшие роды — Ятрышник (<i>Orchis</i>), Любка (<i>Platanthera</i>), Ваниль (<i>Vanilla</i>)	

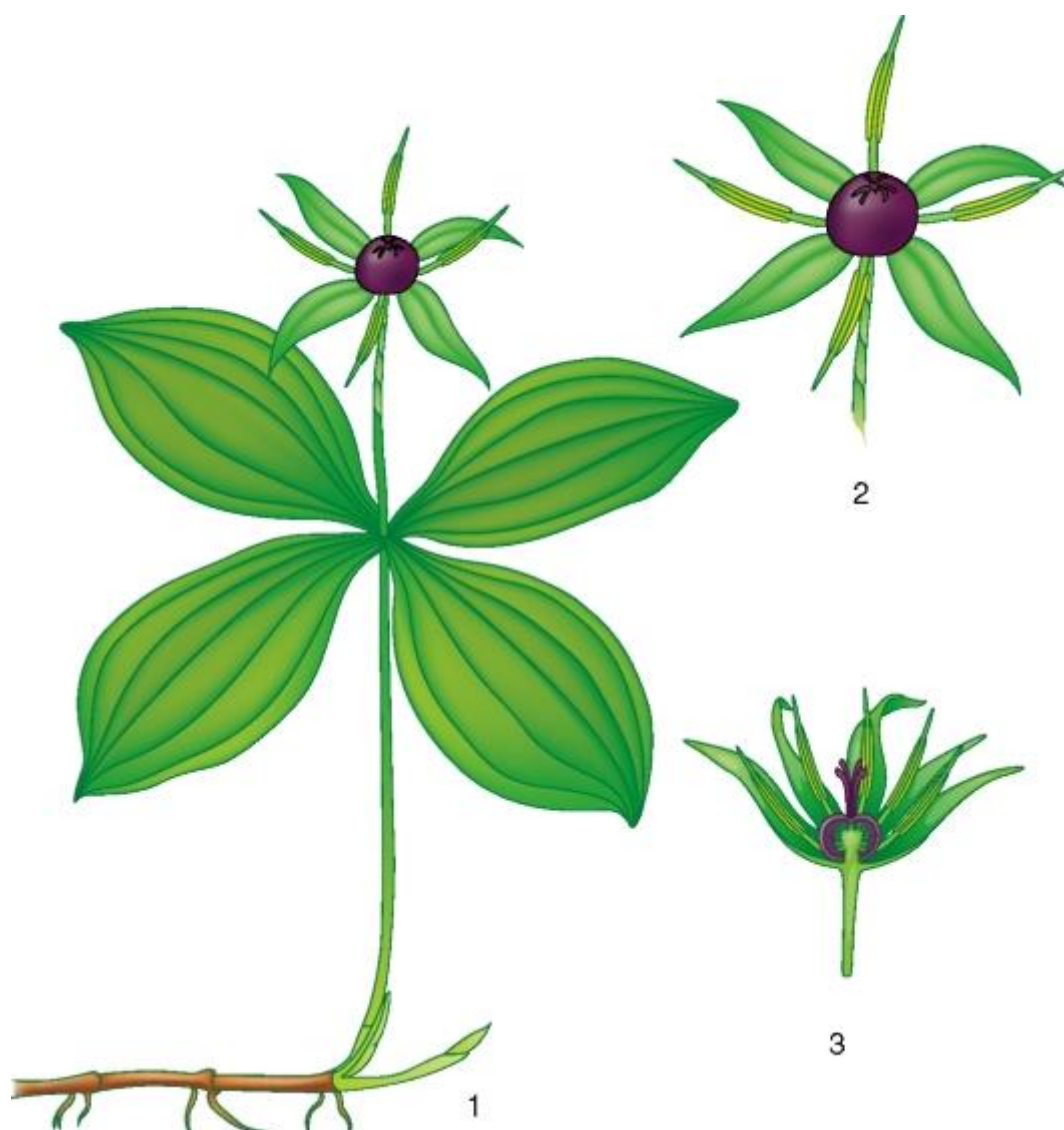


Рис. 8.82. Триллиевые. Вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia*): 1 - общий вид растения; 2 - плод; 3 - цветок

Жизненная форма - многолетние наземные или эпифитные травы (рис. 8.84). Эпифиты - растения тропиков. Эпифитные орхидные накапливают воду в воздушных

корнях, имеющих толстый слой гигроскопической ткани. Однако основными запасниками воды служат особые луковичеобразные утолщения стебля - псевдобульбы, или туберидии.

Наземные орхидные умеренных широт имеют обычно два клубня с запасными питательными веществами. Прошлогодний клубень питает развивающийся стебель и к концу сезона отмирает, а второй разрастается и будет питать растение на следующий год.

Листорасположение очередное, чаще двухрядное, редко супротивное или мутовчатое. Листья разнообразны по морфологическому строению: прикорневые и стеблевые, сидячие и черешковые, мясистые, часто с влагалищем. Иногда могут быть редуцированными.

Цветки внешне необычайно разнообразны, сложно устроены. Они почти всегда обоеполые, зигоморфные, с простым околоцветником, состоящим из 6 листочков, расположенных в 2 круга. Наружные листочки часто более или менее одинаковых размеров и неяркие по окраске. Внутренние листочки яркоокрашенные, различаются по величине и форме. Средняя доля обычно крупнее, окрашена ярко и образует так называемую губу, которая служит посадочной площадкой для насекомых. Андроцей редко состоит из 3 или 2 тычинок. Чаще всего тычинка одна, и она объединена со столбиком и рыльцем в единую структуру - колонку (гипостегий). Пыльца в пыльниках сливается в округлые тела (от 2 до 8) - поллинии. Консистенция поллиний бывает от мучнистой до совершенно твердой. Гинецей ценокарпный, состоит из 3 плодolistиков. Завязь всегда нижняя, обычно 1-, очень редко 3-гнездная. Соцветия в основном колосо-, кистевидные или метельчатые, но иногда развивается только один крупный цветок. У тропических орхидей длина соцветий может достигать нескольких метров. Для цветков орхидных характерно опыление насекомыми, но нередко встречается и самоопыление. Плоды орхидных ценокарпные - коробочки, вскрывающиеся 3 (6) щелями, крайне редко встречаются ягоды. Семена очень мелкие, многочисленные, разносятся ветром. Они не содержат никаких пищевых запасов, поэтому семенное прорастание возможно только при симбиотическом взаимодействии семени с определенными почвенными грибами.

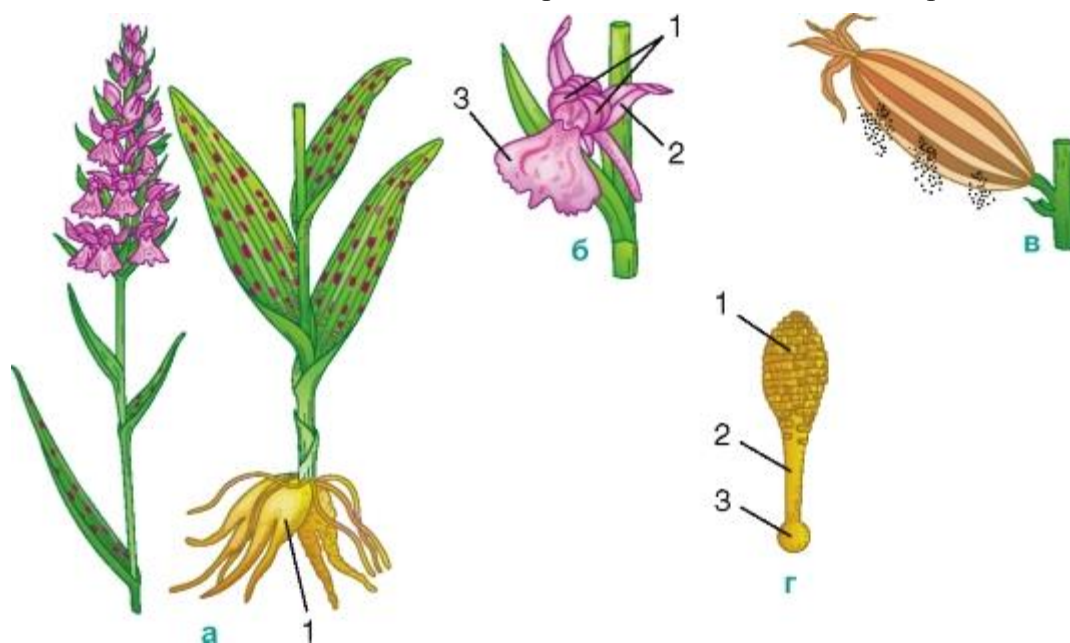


Рис. 8.83. Орхидные. Пальцекорник пятнистый (*Dactylorhiza maculata*): а - цветущее растение: 1 - пальчато-рассеченный корнеклубень; б - цветок: 1 - листочки внутреннего круга околоцветника; 2 - листочки наружного круга околоцветника; 3 - губа; в - раскрывшаяся коробочка; г - поллинарий: 1 - поллиний; 2 - ножка поллиния; 3 - прилипальце

У орхидных в корнеклубнях найдены полисахариды; в мясистых плодах центральноамериканской лианы ванили плосколистной (*Vanilla plantifolia*) содержится ванилин - ароматическое вещество фенольной природы; у многих обнаружены алкалоиды необычного строения. Найдены также фенолокислоты, таниды, флавоноиды, кумарины и терпеноиды.

Многие орхидные культивируют в качестве декоративных растений: дендробиум (*Dendrobium*), цимбидиум (*Cymbidium*), ванду (*Vanda*). В настоящее время разработано и широко применяется выращивание орхидных с помощью культуры тканей. В отечественной флоре наиболее обычны виды родов Любка (*Platanthera*), Пальцекорник (*Dactylorhiza*), Кокушник (*Gymnadenia*), Ятрышник (*Orchis*) и др.

В медицине используют салеп - клубни корневого происхождения ятрышников, содержащие около 50% слизистых веществ, 5-15% белков и др. Слизь ятрышников применяют как очень хорошее обволакивающее противовоспалительное средство при заболеваниях желудочнокишечного тракта и верхних дыхательных путей.

Порядок Осоковые - Cyperales

К порядку относится только одно семейство - Осоковые.

Семейство Осоковые - Cyperaceae

Семейство достаточно обширное, включает около 120 родов и 5600 видов (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ОСОКОВЫЕ	
Количество родов — 120, видов — 5600	
Формулы цветков: ♂*P ₀ A ₃ G ₀ ; ♀P ₀ A ₀ G _{(1) или 1} — осока пузырчатая (<i>Carex vesicaria</i>); *P ₀ A ₃ G _{(3) или 2} — камыш озерный (<i>Scirpus lacustris</i>)	
Распространение — повсеместное	
Жизненная форма — многолетние корневищные травы	
Листья — очередные, простые, узкие, сидячие, с листовым влагалищем	
Соцветия — простые головчатые, зонтиковидные, метельчатые, кистевидные, сложные колосовидные	
Плод — орех	
Важнейшие роды — Сыть (<i>Cyperus</i>), Пушица (<i>Eriophorum</i>), Камыш (<i>Scirpus</i>)	

Жизненная форма - многолетние корневищные травы, реже однолетние. Распространены по всему земному шару, но более широко представлены в умеренном климате. Играют существенную роль в формировании растительного покрова заболоченных территорий всех климатических зон. Стебли чаще трехгранные, но могут быть и округлыми. Листорасположение трехрядное (рис. 8.85). Листья, как правило, линейные, сидячие, с плотно охватывающими цветоносный побег замкнутыми влагалищами. Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые или однополые (при этом растения могут быть одноили двудомными).



Рис. 8.84. Осоковые: а - камыш озерный (*Scirpus lacustris*): 1 - общий вид растения; 2 - колосок; 3 - цветок; б - осока пупырчатая (*Carex vesicaria*): 1 - общий вид растения; 2 - тычиночный цветок с кроющим листом; 3 - пестичный цветок с продольно срезанным мешочком; 4 - пестичный цветок с кроющим листом

Околоцветник, если имеется, простой, состоит из 6 или 3 чешуй; часто видоизменен и превращен в щетинки или волоски. Тычинок в обоеполых и мужских цветках обычно 3, но может быть больше или меньше. Гинецей состоит из 3, реже из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, с одним семязачатком. Столбик один, с 2-3 довольно длинными рыльцами. У осок женский цветок заключен в мешочек, представляющий собой колбовидное образование (из-за срастания краев прицветника), открытое сверху. Плод осоковых псевдомонокарпный - орех, заключенный в мешочек. Мешочки - специализированные образования для защиты завязи и плода, а также для распространения плодов на большие расстояния. Мешочки с плодами заполняются воздухом и хорошо сплавляются по воде, разносятся ветром в условиях пустынь, например, у осоки вздутой (*Carex rostrata*). Семя одно, с обильным эндоспермом. Почти все осоковые - ветроопыляемые растения.

Соцветия - простые головчатые, зонтиковидные, метельчатые, кистевидные или сложные колосовидные.

Многие осоковые растения богаты кремнеземом, поэтому малопригодны в качестве корма для животных.

В химическом составе представителей осоковых были обнаружены эфирные и жирные масла, таниды, фенолокарбоновые кислоты, флавоноиды, сесквитерпеноиды. Из осоки парвской (*C. brevicollis*) был выделен алкалоид бревиколлин, который некоторое время применяли в медицине в качестве маточного средства. Сейчас осоки медицинского значения не имеют. Многие пушицы (*Eriophorum*), обильно встречающиеся на болотах, - важнейшие торфообразователи. Из стеблей нильского папируса (*Cyperus papyrus*) много веков получали первую бумагу - папирус.

Порядок Злаки, или Чешуецветные, - Poales

Порядок включает единственное семейство - Злаки.

Семейство Злаки - Gramineae, или Мятликовые, - Poaceae

Это достаточно большое семейство включает 900 родов и около 11 000 видов, распространенных по всему земному шару, но господствующих на лугах, в степях, прериях и саваннах (см. ниже паспорт семейства).

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ЗЛАКИ	
Количество родов — 900, видов — около 11 000	
Формула цветка: $\uparrow P_{(2)+2} A_3 G_{(2) или (3)}$, где $G_{(2)}$ — рожь, $G_{(3)}$ — бамбук	
Распространение — повсеместное	
Жизненная форма — многолетние, реже однолетние травы	
Листья — очередные, простые сидячие, линейные или узколанцетные, с листовым влагалищем	
Соцветия — метелки, кисти, початки или колосья	
Плод — зерновка	
Важнейшие роды — Рис (<i>Oryza</i>), Пшеница (<i>Triticum</i>), Кукуруза (<i>Zea mays</i>), Рожь (<i>Secale</i>)	

Жизненная форма - многолетние и реже однолетние травы, но преобладают многолетние корневищные виды. Есть растения (например, бамбук) с одревесневающим стеблем (достигающим 20-40 м в высоту), но без вторичного роста, поскольку у всех однодольных отсутствует камбий. Стебель почти всех представителей семейства - цилиндрическая соломина. Соломина имеет хорошо выраженные узлы и полые междоузлия с интеркалярной меристемой при их основании. Междоузлия и сердцевина междоузлий редко выполнены паренхимой (кукуруза, сахарный тростник). Листорасположение очередное, двух-, редко трехрядное. Листья простые сидячие, линейные или узколанцетные, с листовым влагалищем. При основании листовой пластинки очень часто имеется перепончатый вырост, называемый язычком, или лигулой. Влагалище защищает интеркалярную меристему, а язычок препятствует затеканию воды.

Цветки мелкие, невзрачные, сильно редуцированные, обычно обоеполые, редко раздельнополые, например, у кукурузы (*Zea*). Околоцветник простой, чашечковидный, у большинства злаковых наружный круг околоцветника состоит из 2 сросшихся листочков. Внутренний круг состоит из 2 несросшихся пленочек (лодикул), которые во время цветения набухают и раздвигают нижнюю и верхнюю чешуи, вызывая этим распускание цветка. Полагают, что это остатки околоцветника. Для андроцея однодольных характерно наличие 2 кругов тычинок; у ржи, как правило, сохраняются 3 тычинки наружного круга. Тычинок может быть и меньше (1 - у цинны, 2 - у душистого колоска). У бамбука и сахарного тростника тычинок 6, и тогда они располагаются в 2 круга. Гинецей состоит из 2, реже из 3 сросшихся плодolistиков. Столбик один, рыльце перистое, чаще двухлопастное (у бамбука - трехлопастное). Завязь верхняя, одногнездная, с одним семязачатком. Злаки - ветроопыляемые растения, причем опыление перекрестное.

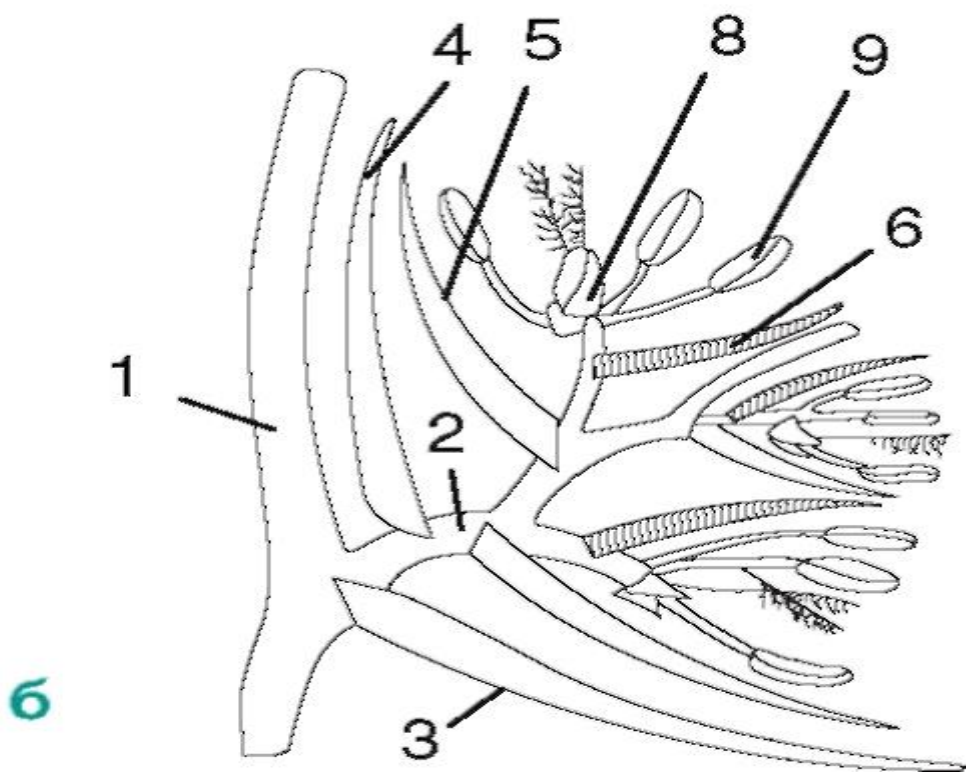
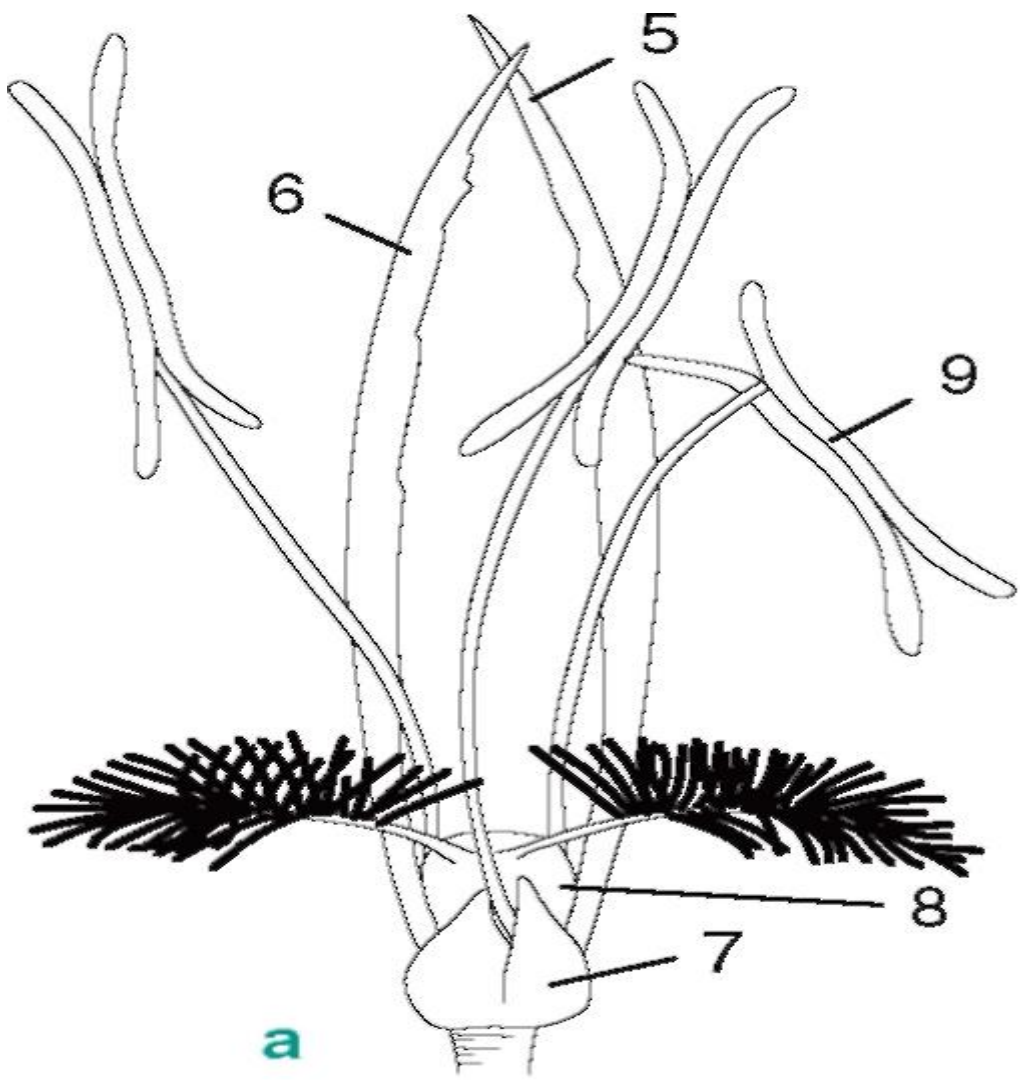
Цветки собраны в очень характерные для всего семейства элементарные соцветия - колоски, составляющие основу сложных ботрических соцветий различного типа, таких как метелки, кисти, початки или сложные колосья. Каждый элементарный колосок может содержать от одного до многих цветков. Он состоит из оси, у основания которой расположены 2 чешуи: верхняя и нижняя колосковые. Нередко чешуя заканчивается щетинистым выростом - *остью*. *Колосковые чешуи* - видоизмененные листья. Выше колосковых чешуй на оси расположены цветки, количество которых имеет большое систематическое значение. У ржи колоски трехцветковые, но верхний цветок редуцирован. Плод злаков псевдомонокарпный - зерновка, у которой пленчатый околоплодник обычно плотно прилегает к семенной кожуре или срастается с ней (рис. 8.86). У некоторых тропических бамбуков плод ягодовидный, с мясистым околоплодником и сильно редуцированной семенной кожурой, или ореховидный с

одревесневающим перикарпием. Большую часть семени составляет эндосперм. Зародыш сравнительно небольшой.

Для представителей семейства характерно вегетативное размножение с помощью ползучих корневищ или укореняющихся побегов.

Химический состав злаков достаточно разнообразен. Прежде всего, следует отметить наличие в зерновках трех основных компонентов пищи: белков, жиров, углеводов. Именно эти вещества обеспечивают исключительное значение злаков в питании человека (хлеб, крупа, сахар). В первую очередь к таким растениям относят рис (*Oryza*), ежегодные сборы которого приблизились к 500 млн тонн; пшеницу (*Triticum*), дающую больше 400 млн тонн зерна; кукурузу (*Zea mays*) - ежегодно около 150 млн тонн зерновой продукции. Далее за ними следуют рожь (*Secale*), ячмень (*Hordeum*), овес (*Avena*), просо (*Panicum*), сахарный тростник (*Saccharum*).

В злаках также обнаружены сапонины, цианогенные гликозиды, фенолокислоты, кумарины, флавоноиды и терпеноиды, изредка встречаются алкалоиды. Среди злаков есть очень важные кормовые растения: пырей (*Agropyron*), овсяница (*Festuca*), мятлик (*Poa*); за ними следуют лисохвост (*Alopecurus*), тимофеевка (*Phleum*) и др. В медицине при производстве разнообразных лекарственных форм важную роль играет крахмал злаков, главным образом пшеницы, риса и кукурузы; в качестве желчегонного средства употребляют столбики с рыльцами цветков кукурузы.



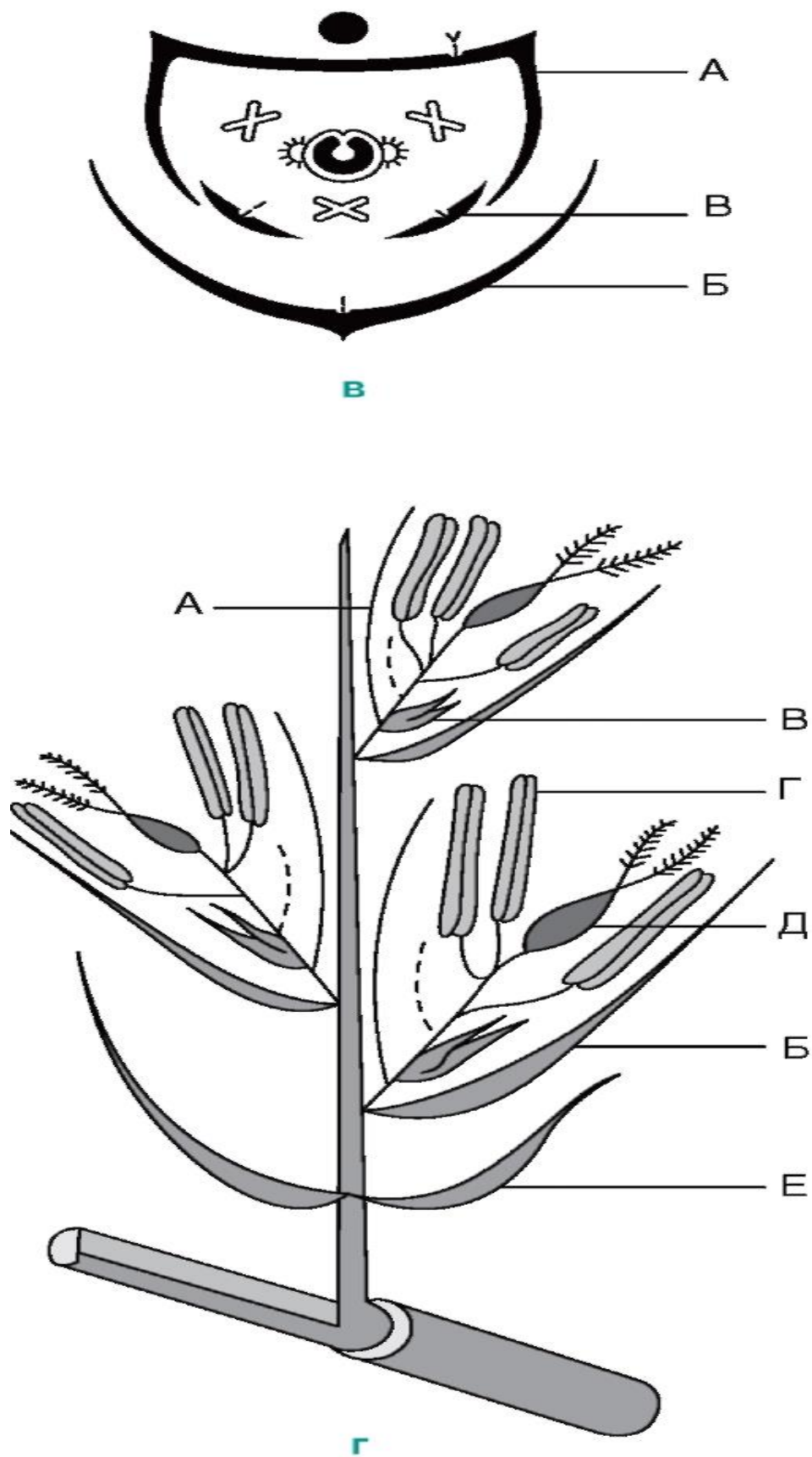


Рис. 8.85. Цветок и колосок злака (схема): а - цветок; б - трехцветковый колосок: 1 - ось сложного соцветия (колос, метелка и т.п.); 2 - ось колоска; 3 - нижняя колосковая

чешуя; 4 - верхняя колосковая чешуя; 5 - нижняя цветковая чешуя; 6 - верхняя цветковая чешуя; 7 - лодикулы; 8 - гинецей; 9 - тычинка; в - диаграмма цветка; г - схема строения трехцветкового колоска фестукоидного злака (А - верхняя цветковая чешуя; Б - нижняя цветковая чешуя; В - лодикулы; Г - тычинки; Д - пестик; Е - колосковые чешуи)

Подкласс Арециды - Arecidae

Арециды включают 4 порядка, 7 семейств, 344 рода и около 6500 видов. Очень древняя линия эволюции однодольных, характеризующаяся постепенным упрощением цветка, имевшего то же строение, что и у большинства представителей подкласса лилии. Почти всегда этот процесс сочетается с образованием сложных соцветий, имеющих сильно развитый кроющий лист, или покрывало. Наблюдается переход к вторично древесным формам (пальмы, панданусы), к эпифитному (ароидные) и свободно плавающему образу жизни (рясковые). Одна из значительных особенностей арецид - наличие древовидных форм с крупными листьями, дифференцированными на ясно выраженные черешок и пластинку.

Порядок Пальмы - Arecales

Порядок включает единственное семейство - Пальмы.

Семейство Пальмы - Arecaceae, или Palmae

Семейство объединяет около 210 родов и 3000 видов.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА ПАЛЬМЫ
Количество родов — около 210, видов — 3000
Формулы цветков: $\sigma^*P_{0^1}A_{3+3}G_{(0)}$, $\varphi^*P_{3+3^0}A_0G_{(3)}$ или 1
Распространение — тропики, субтропики
Жизненные формы — вечнозеленые деревья, реже кустарники и лианы
Листья — очередные, перисто- или пальчато-веерорассеченные
Соцветия — метельчатые
Плоды — костянка, ягода
Важнейшие виды — Кокосовая пальма (<i>Cocos nucifera</i>), Финиковая пальма (<i>Phoenix dactylifera</i>), Масличная пальма (<i>Elaeis guineensis</i>)

Пальмы - семейство древовидных однодольных, жизненные формы которых представлены вечнозелеными деревьями с колонновидными стволами и пучком листьев на верхушке, реже кустарниками и лианами (рис. 8.87). Пальмы распространены преимущественно в тропических и субтропических областях мира. Листорасположение очередное. Листья очень крупные, до 14 м в длину (самые крупные из известных), влагалищные, ясно расчлененные на черешок и пластинку. В почке листья цельные, позже расщепляются и становятся перистоили пальчато-веерорассеченными. Они собраны в виде пучка на верхушке ствола, причем для каждого вида характерно определенное количество листьев. Цветки пальм раздельнополые, реже обоеполые. Нередко наблюдается двудомность. Околоцветник простой, трехчленный, расположен в 2 кругах. Андроцей состоит из 6 тычинок (в 2 кругах), реже из 3 или множества. Гинецей ценокарпный, состоит из 3 плодолистиков. Завязь верхняя. Плоды - сухие или мясистые костянки, реже ягодообразные. Обычно они односемянные, но иногда 2-, 3-, 10-семянные. Соцветия метельчатые, часто собранные из початков или реже колосьев. При основании метельчатого соцветия имеется один или несколько кроющих листьев (покрывало).

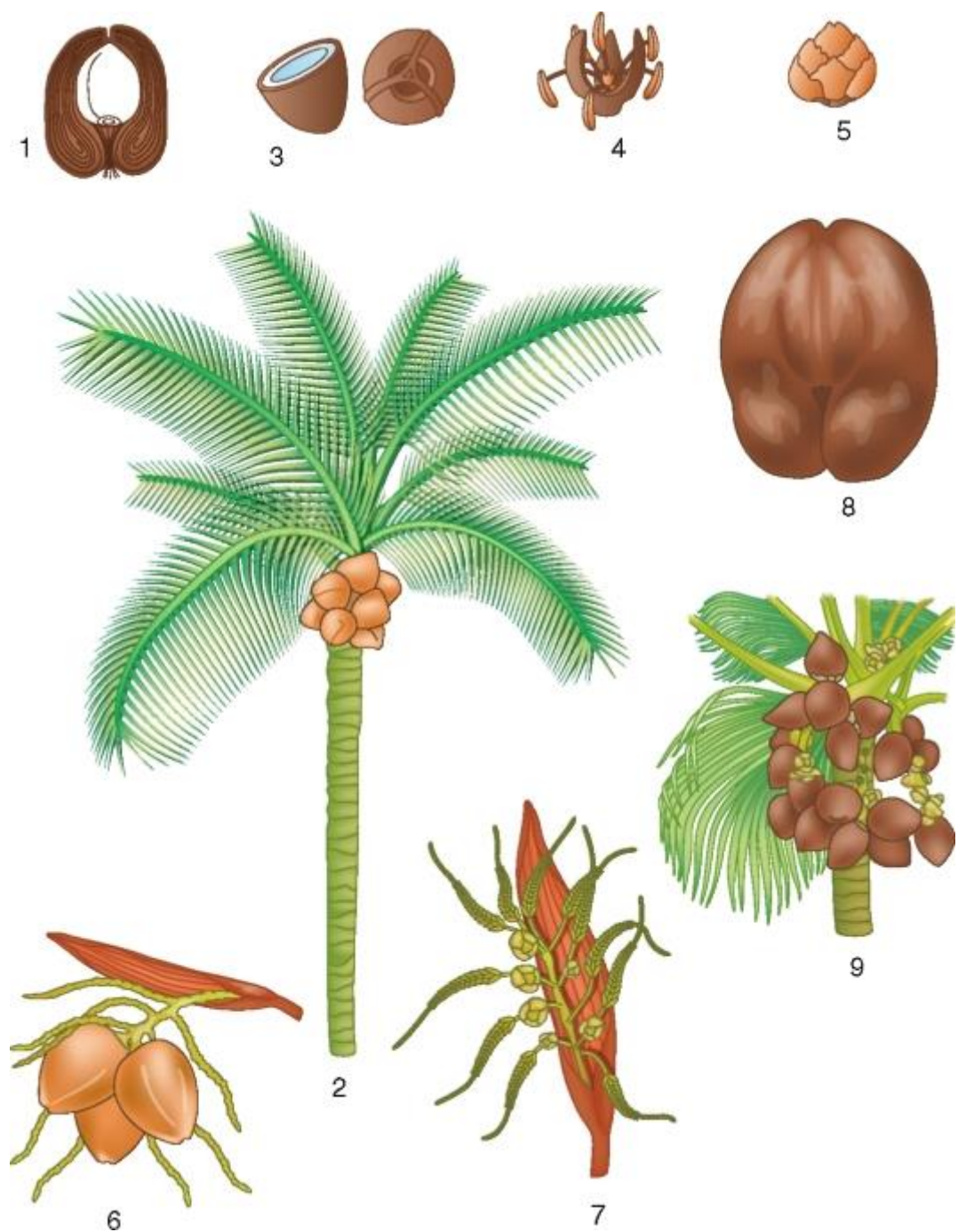


Рис. 8.86. Пальмы: 1-7 - кокосовая пальма (*Cocos nucifera*): 1 - плод в разрезе; 2 - общий вид растения; 3 - семя со стороны проростковых пор и его разрез; 4 - тычиночный цветок; 5 - пестичный цветок; 6 - плоды; 7 - соцветие; 8, 9 - сейшельская пальма (*Lodoicea maldivica*): 8 - плод; 9 - часть женского растения с плодами

Для некоторых пальм характерна монокарпия, когда величественные деревья после единственного цветения и плодоношения полностью отмирают. Пальмы - насекомоили ветроопыляемые растения.

По значению в жизни человека пальмы уступают лишь злакам, бобовым и пасленовым. Пальмы дают пальмовые жирные масла, съедобные плоды и семена, крахмал из стеблей (так называемое саго), сахар, древесину для строительства, разнообразное техническое сырье и т.д. Важнейший представитель семейства - кокосовая пальма (*Cocos nucifera*), широко распространенная в культуре во всех тропических зонах. Плоды на ее плантациях собирают несколько раз в год, через 2-3 мес. Финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*) в диком виде не встречается, ее широко культивируют в Северной Африке.

Она дает известные плоды - финики, а ее листья используют как кровельный материал, для изготовления плетеных изделий и т.д. Масличную пальму (*Elaeis guineensis*) культивируют в основном в Африке, а также в Южной Америке. Плод - костянка с оранжевой мякотью мезокарпа, в котором содержится до 70% жирного масла, идущего на технические нужды. Из семян получают пищевое масло, а жмых семени богат протеином.

Порядок Аронниковые - Arales

Порядок объединяет 2 семейства: Аронниковые и Рясковые. Здесь рассмотрим только семейство Аронниковые.

Семейство Аронниковые, или Ароидные, - Araceae

Крупное семейство, объединяющее около 110 родов и около 2500 видов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках обоих полушарий (см. ниже паспорт семейства). Встречаются весьма широко по низинным болотам и по прибрежным местообитаниям: у озер, ручьев и рек.

ПАСПОРТ СЕМЕЙСТВА АРОННИКОВЫЕ	
Количество родов — около 110, видов — около 2500	
Формула цветка: $*P_{3+3}A_6G_{(3)}$ — аир обыкновенный (<i>Acorus calamus</i>)	
Распространение — тропики и субтропики	
Жизненные формы — водные травы или древовидные растения	
Листья — очередные, простые, обычно черешковые, с листовой пластинкой очень разнообразной формы, с влагалищами	
Соцветие — початок	
Плоды — одно- или многосемянные, обычно яркоокрашенные ягоды, собранные в плотное соплодие	
Важнейший род — Аир (<i>Acorus</i>)	

Жизненные формы - болотные травы или древовидные растения. Характерны толстые корневища и клубни. Среди тропических форм встречаются вьющиеся и лазающие формы с многочисленными воздушными корнями, всасывающими атмосферную влагу с помощью особых гигроскопических мертвых клеток, например, виды рода Монстера (*Monstera*). Листорасположение очередное, часто двухрядное. Листья простые, обычно черешковые, с влагалищем, с более или менее широкой листовой пластинкой, реже - узкой.

Цветки актиноморфные, обоеполые или раздельнополые, невзрачные, с простым 4-, 6-членным околоцветником, расположенным в 2 кругах. Андроцей состоит из 6 или 4 тычинок, расположенных в 2 круга, свободных или сросшихся. Гинецей состоит из 2-3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, 1-, 3-гнездная, с различным количеством семязачатков. Рыльце, как правило, сидячее. Семена с эндоспермом. Плоды - чаще ягоды, собранные в плотное соплодие. Соцветие - початок, у которого мужские цветки занимают верхнюю часть, а женские - нижнюю. В основании початка часто расположено яркоокрашенное покрывало разнообразнейшей формы. Оно образует скользкую трубку, играющую роль ловушки для падальных насекомых-опылителей, привлекаемых специфическим запахом (иногда даже фекальным). Реже цветки аронниковых обладают приятным ароматом и опыляются нектарособирающими перепончатокрылыми. Многие представители семейства имеют млечники, содержащие латекс.

Химический состав аронниковых представлен сапонинами, таннидами, фенолокислотами, терпеноидами, эфирными маслами. Присутствие аминов и цианогенных гликозидов делает представителей семейства аронниковых ядовитыми. К важнейшим крахмалоносным растениям тропиков относят таро (*Colocasia esculenta*), которое используют наряду с картофелем; его крупные клубни имеют массу до

4 кг. Соплодия монстеры деликатесной (*Monstera deliciosa*) обладают превосходными вкусовыми качествами и приятным ароматом.

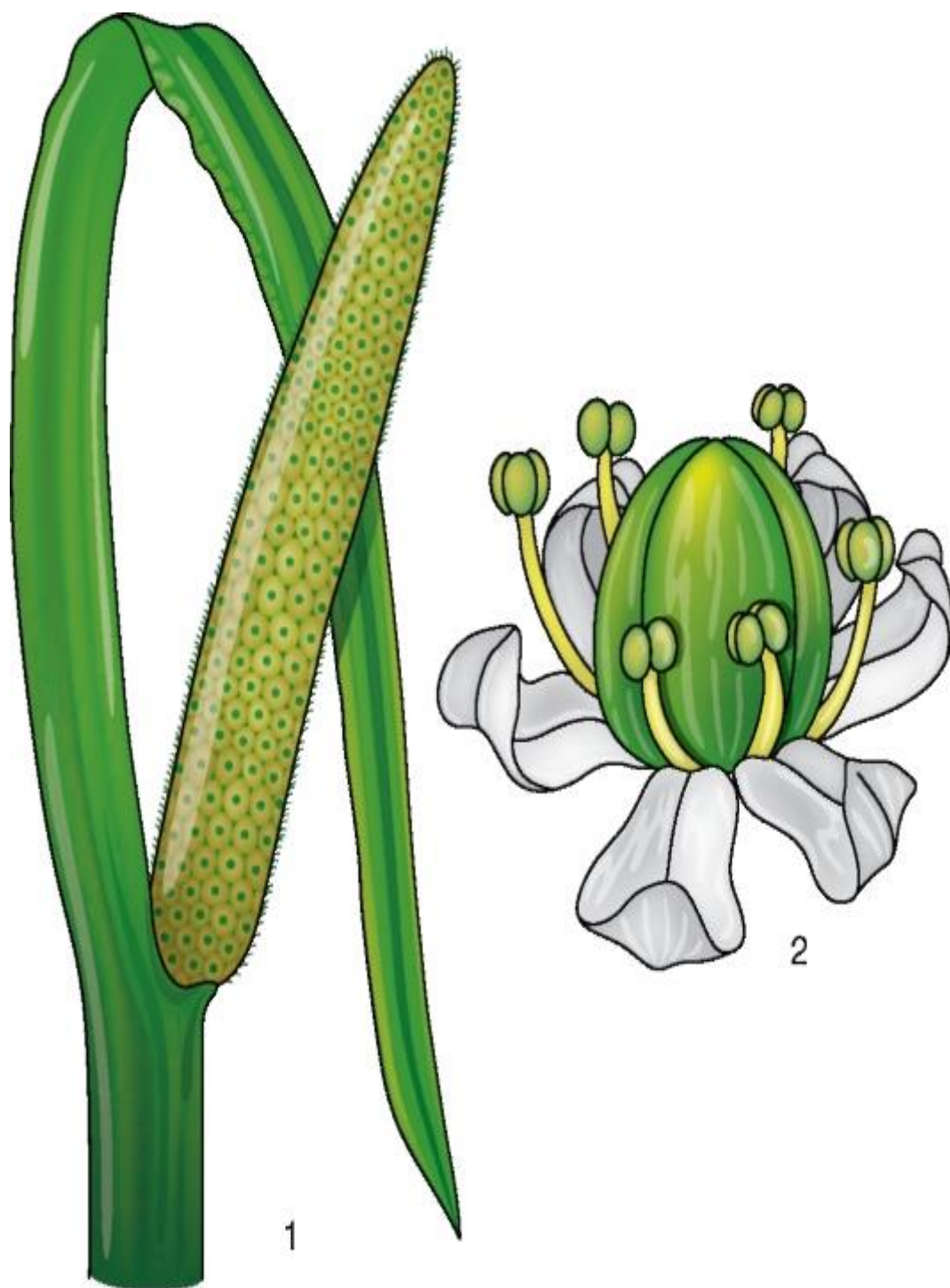


Рис. 8.87. Аронниковые. Аир обыкновенный (*Acorus calamus*): 1 - соцветие (початок) на верхушке побега (соцветию противостоит покрывало); 2 - цветок

Наиболее широко распространенные растения болот - белокрыльник (*Calla palustris*) и аир обыкновенный (*Acorus calamus*) (рис. 88). Из корневищ аира получают лекарственные препараты, применяемые при заболеваниях желудочно-кишечного тракта. Корневища криптокорины спиральной (*Cryptocoryne spiralis*), или индийской ипекакуаны, используют в качестве рвотного средства.

Глава 9. ОСНОВЫ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

Ботаническая география - наука о растительном покрове Земли, распространении и закономерностях размещения в нем различных растительных сообществ (фитоценозов). Появление ее как науки связано с трудами Александра Гумбольдта и относится к 1807 г., когда ученый опубликовал свою работу «Идеи о географии растений».

При изучении ботанической географии можно выделить следующие разделы: флористическую географию, экологию растений, геоботанику.

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ

География растений занимается изучением закономерностей размещения растений по земной поверхности. Каждый растительный вид находится на земной поверхности в огромном количестве особей, обитающих на определенной площади, представляющей *ареал* вида. Площади ареалов (то есть области распространения видов) могут варьировать очень широко. Так, виды, встречающиеся на большей части обитаемых областей Земли, называют растениями-космополитами. Таковыми являются, например, водные (тростник, частуха подорожниковая, виды рдеста) и сорные (мокрица, осот, одуванчик) растения. Растения, встречаемые лишь на какой-то определенной площади, называют *эндемиками*. К эндемикам относят, например, ряд меловых видов: линарию меловую, силену меловую, полынь белую. Замечательный каучуконос тау-сагыз - эндемик Сырдарьинского Каратау и Туркестанского хребта.

Ареалы по своим очертаниям независимо от размеров имеют различные типы строения. Различают ареалы сплошные и разорванные. Сплошной ареал представляет собой целостную площадь обитания вида. В случае разорванного ареала площадь обитания вида распадается на несколько отдельных частей, удаленных друг от друга.

Ареалы видов бывают *устойчивыми*, если вид во всех направлениях достиг своих границ, и *неустойчивыми*, если он находится в состоянии расселения и границы его еще не определились. Причины неустойчивости ареалов могут быть различными:

- вид не достиг своих климатических границ;
- вид не достиг своих почвенных границ;
- вид в результате угасания сокращает площадь ареала;
- вид изменяет ареал в связи с геологическими причинами;
- вид сокращает или расширяет свой ареал в результате воздействия человека.

Совокупность видов растений, которые населяют или населяли данные территории, по определению А.И. Толмачева, называется *флорой*. Группы видов с более или менее совпадающим ареалом представляют собой определенные элементы флоры, причем каждая группа есть особый элемент (имеется в виду географический элемент).

Если флору анализируют по тому, откуда и когда пришли виды на данную территорию, то в таких случаях говорят об исторических элементах флоры.

Основные географические элементы флоры

Эти элементы представлены 9 группами видов.

1. *Арктический* - группа видов, ареалы которых находятся на Крайнем Севере (береза карликовая, ива полярная, багульник болотный, шикша, лишайники).

2. *Северный*, или *бореальный*, - группа видов с ареалами в области северной части лесной зоны (ель, сосна, рябина, осина, брусника, кислица).

3. *Среднеевропейский* - группа видов с ареалами в Средней Европе (дуб, клен, ясень, бук, граб и травянистые виды: копытень, петров крест, медуница). Эта группа растений более теплолюбива по сравнению с предыдущей.

4. *Атлантический* - группа видов с ареалами в западных районах европейской части России (бересклет, воскочник).

5. *Понтический* - группа видов южнорусских степей, встречаемых также в румынских и венгерских степях (горичвет весенний, коровяк фиолетовый, ракичник).

6. *Средиземноморский* - группа видов, распространенных в сухих областях, окружающих Средиземное море, а на востоке растущих в Кры-

му и на Кавказе. Это в основном вечнозеленые деревья и кустарники (самшит, мирт).

7. *Центральноазиатский* - группа видов с ареалами по горным цепям Средней Азии, Тянь-Шаня, Памира, Алтая (грецкий орех, арча, тау-сагыз, эремурус, мак, ирисы).

8. *Туранский* - группа видов с ареалом в Туранской низменности Средней Азии. Это элемент пустынного характера, типичный представитель - полынь.

9. *Маньчжурский* - группа видов с ареалом в Маньчжурии (маньчжурский орех, разнолистная лещина).

Флористические области

На основании современного распределения семейств и родов растений на континентах земной шар поделен на ряд флористических областей. Флора каждой из них внутри себя сравнительно однообразна по происхождению. Большинство авторов подразделяют флору суши Земли на 6 царств (некоторые выделяют еще особое - *Океаническое царство*, охватывающее весь Мировой океан).

1. *Голарктическое царство* - занимает всю Европу и Азию (без Индостана и Индокитая), Северную Америку и Северную Африку, Китай и Японию, всю Арктику, умеренные и субтропические широты до тропика Рака. Общие черты флоры Голарктического царства говорят о едином материке, некогда существовавшем на месте Европы, Азии и Северной Америки.

2. *Палеотропическое царство* - занимает тропическую Африку, субтропическую Южную Африку до Капской провинции, Аравию, Индостан, Индокитай, Индонезию, Филиппинские острова, острова Полинезии, Меланезии, Северную Австралию. Сходство их флоры говорит о том, что некогда эти территории были также в общем массиве.

3. *Неотропическое царство* - занимает большую часть Мексики, Центральную Америку до 40° южной широты и острова Тихого океана. Название царства соответствует его расположению в тропиках Нового Света.

4. *Австралийское царство* - занимает Австралию и Тасманию. Из 12 тыс. видов 9 тыс. составляют эндемики.

5. *Капское царство* - занимает Капскую провинцию Южно-Африканской Республики.

6. *Голантарктическое царство* - занимает южную оконечность Южной Америки, Огненную Землю и острова Антарктики.

Современная флористика считает, что любая флора состоит из видов, относящихся к трем основным категориям:

- возникших и сформировавшихся на данной территории - *автохтонных видов*;
- сформировавшихся в других местах и проникших на данную территорию в процессе расселения - *аллохтонны видов*;
- остатков флор минувших геологических эпох - *реликтовы видов*. Любая флора представляет собой исторически сложившийся комплекс видов, включающий элементы разного происхождения и разного возраста.

Флора - динамическое образование, изменяющееся во времени и пространстве.

Историческая география изучает историю формирования и развития флоры как результат развития в прошлом, особенно со времен появления цветковых растений.

Знания о флоре необходимы для поиска диких сородичей культурных растений, а также для рационального использования и сохранения растительного мира.

ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Экология - наука о взаимоотношениях живых организмов друг с другом и с окружающей средой. Термин «экология» был впервые предложен немецким биологом Эрнстом Геккелем в 1866 г. Как самостоятельная биологическая дисциплина экология выделилась в начале XX в. Современную экологию можно охарактеризовать как междисциплинарную область, развивающуюся на стыке биологии, физики, химии и общественных наук.

Экология растений изучает влияние среды обитания на растительные объекты. Растение, как и всякий другой организм, неотделимо от внешних условий, в которых оно существует. Особенно сильно проявляется эта зависимость вследствие малой подвижности растений и большой поверхности соприкосновения надземной его массы с воздухом, а подземной - с почвой.

Между растениями и средой существует постоянное взаимодействие. Экология изучает не только влияние отдельных факторов среды на растения, но и воздействие растений на климат, почву (на почвообразовательные процессы, структуру почвы, ее химизм, микрофлору, режим грунтовых вод).

В экологических исследованиях выделяют два направления: аутэкологию и синэкологию. Аутэкология изучает отдельное растение, его взаимоотношения с другими организмами и окружающей средой, тогда как *синэкология* рассматривает растительные сообщества.

Для того чтобы правильно оценить экологическую обстановку, требуется учет всех взаимодействующих факторов. Для этого используют несколько видов исследований. В популяционных исследованиях прибегают к математическим моделям роста, саморегулирования и уменьшения численности тех или иных видов. При исследовании сообществ особое внимание уделяют определению и описанию растений, их взаимодействию друг с другом. При экосистемных исследованиях изучают поток энергии и круговорот веществ между живыми и неживыми компонентами экосистемы.

Эволюционная экология рассматривает изменения, связанные с общим развитием нашей планеты, и позволяет понять процессы, которые способствовали возникновению той или иной экосистемы. При проведении этих исследований применяют самые разнообразные методы, по преимуществу количественные.

Главнейшие понятия экологии - «популяция», «сообщество», «экосистема» и, конечно же, «биосфера».

Характеристика экосистемы

Любую совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может поддерживаться круговорот веществ, называют экосистемой. Экосистема обеспечивает круговорот вещества только в том случае, если включает необходимые для этого четыре составные части:

- 1) запасы биогенных элементов;
- 2) продуценты;
- 3) консументы;

4) редуценты.

Экосистемы состоят из живого (биотического) и неживого (абиотического) компонентов.

Абиотический компонент экосистемы можно рассматривать как состоящий из двух слагаемых: биотопа и экотопа. *Биотоп* - участок водоема или суши с однотипными условиями рельефа, климата и прочих абиотических факторов, занятый определенным сообществом. *Экотоп* - совокупность элементов и свойств абиотической среды, не измененных биотическими компонентами экосистемы.

Совокупность живых организмов биотического компонента называют *сообществом*. Биотический компонент разделяют на автотрофные (растения и некоторые виды бактерий) и гетеротрофные (животные) организмы. *Автотрофы* синтезируют необходимые им органические вещества из простых неорганических веществ и делают это (за исключением некоторых бактерий) с помощью фотосинтеза, поглощая энергию света. *Гетеротрофы* питаются готовым органическим веществом, используя химическую энергию пищи. Гетеротрофы в своем существовании зависят от автотрофов, с которых начинаются пищевые цепи. Автотрофы, создающие первичную продукцию, потребляемую консументами (животными) и редуцентами (грибами и бактериями), являются продуцентами.

Сообщество состоит из популяций разных организмов. *Популяция* - совокупность разновозрастных организмов одного вида, занимающих определенную территорию и способных обмениваться генетической информацией. Главные характеристики любой популяции - численность, плотность и возрастная структура, а также рождаемость и смертность. В сообществе выделяют также и такое экологическое понятие, как местообитание. *Местообитание* - участок суши или водоема, занятый частью популяции и обладающий всеми необходимыми для их существования условиями (климатом, рельефом, почвой, питательными веществами и др.).

Любые свойства или компоненты внешней среды, оказывающие влияние на организмы, называют *экологическими факторами*. Свет, тепло, концентрация солей, ветер, град, возбудители болезней - все это экологические факторы. Среди них различают *абиотические факторы*, относящиеся к неживой природе, и *биотические факторы*, связанные с влиянием организмов друг на друга.

Экологические факторы чрезвычайно разнообразны, и каждый вид, испытывая их влияние, отвечает на них по-разному. Тем не менее существуют общие законы, которым подчиняются ответные реакции организмов на любой фактор среды.

Главный из них - закон оптимума. Он отражает то, как переносят живые организмы разную силу действия экологических факторов. Сила воздействия каждого из них постоянно меняется. Согласно закону оптимума, любой экологический фактор имеет определенные пределы положительного влияния на живые организмы (рис. 9.1). На графике он выражается симметричной кривой (синусоидой), показывающей, как изменяется жизнедеятельность вида при постепенном увеличении меры фактора. В центре под кривой - *зона оптимума*.

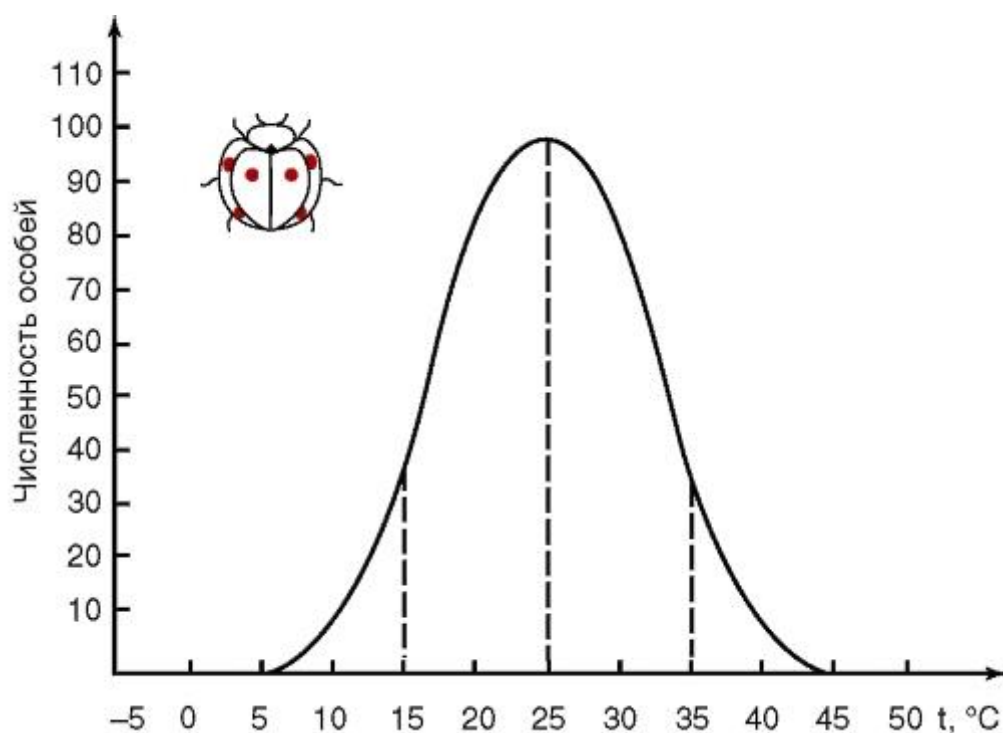


Рис. 9.1. Кривая закона оптимума

Для понимания связи видов со средой не менее важен закон ограничивающего фактора. В природе на организм влияет целый комплекс факторов среды в различных комбинациях и с разной силой. Закон ограничивающего фактора гласит, что наиболее значим тот фактор, который больше всего отклоняется от значений, оптимальных для организма. Именно от него и зависит в данный конкретный период выживание особей. В другие отрезки времени ограничивающими могут стать иные факторы, и в течение жизни организмы встречаются с самыми разными ограничениями своей жизнедеятельности.

Правило ограничивающих факторов очень важно в агрономии. Немецкий химик Ю. Либих установил, что растения не могут дать урожай сверх того, что позволяет это сделать главный ограничивающий фактор.

Влияние *экологических факторов* на организм очень сложно и выражается в изменении как физиологических процессов у растений, так и внутреннего и внешнего строения.

Все перечисленные *абиотические факторы* можно объединить в несколько групп:

- климатические - температурные условия, почвенная и атмосферная влага, световые условия и др.;

- эдафические (почвенные) - свойства почвы, особенности ее физического и химического состава;

- топографические - особенности рельефа. *Биотические факторы* делят на три основные группы:

- 1) фитогенные - влияние растений-сообитателей;

- 2) зоогенные - влияние животных;

- 3) антропогенные - влияние деятельности человека.

Помимо абиотических и биотических факторов, следует также учитывать исторические - факторы времени, в течение которого сообщества складывались и приспосабливались к условиям окружающей среды.

Факторы среды

Все перечисленные факторы тесно взаимосвязаны и составляют комплекс экологических условий, которые и определяют развитие тех или иных растений. Трудно сказать, какие из экологических факторов оказывают большее влияние на жизнь растений. Первостепенное значение имеют вода и свет. Только при наличии света и воды осуществляются все основные жизненные процессы у растений. Условия водоснабжения в значительной степени влияют на внешний облик растений и их внутреннюю структуру. Другие факторы также воздействуют на жизнь растений, но их влияние может осуществляться и опосредованно, т.е. изменяя первые два фактора - водоснабжение и освещение. Так, различия в морфологической структуре растений, произрастающих на южной и северной экспозиции склонов, оказываются в конечном итоге связанными с приспособлением этих растений к различным условиям водоснабжения и освещения.

Вода. Вода необходима для жизни и служит одним из важных лимитирующих факторов в наземных экосистемах. Она поступает из атмосферы в виде осадков: дождя, снега, града, росы. Наземные растения поглощают воду главным образом из почвы.

Вода составляет до 90% массы растения. Она входит в состав коллоидов цитоплазмы, обеспечивая протекание всех биохимических процессов в организме. Представляя важнейшую составляющую часть растения, вода обуславливает тургорное давление и, таким образом, участвует в поддержании внешней формы наземных растений.

По способности регулировать содержащуюся влагу в организме растения делят на две группы:

1) *пойкилогидротермные* - неспособные активно регулировать свой водный баланс (наземные водоросли и некоторые тропические папоротники);

2) *гомеогидротермные* - регулирующие потерю влаги с помощью устьиц (большинство наземных растений).

По связи местообитания с водой различают *водные*, постоянно живущие в воде, и *наземные* - сухопутные растения. Последние всегда в определенной степени испытывают недостаток воды в почве и атмосфере, но они приспособились активно добывать воду и задерживать ее в своем теле.

В конце XIX в. ботаники Шимпер и Варминг предложили выделять три группы растений по отношению к воде: гидрофиты, мезофиты и ксерофиты. В настоящее время в зависимости от потребности в воде растения подразделяют на 4 основные экологические группы: гидрофиты, гигрофиты, мезофиты, ксерофиты.

1. *Гидрофиты* - растения водных и излишне увлажненных мест обитания. Обилие воды, недостаток кислорода и света, более или менее низкая температура без резких колебаний в течение суток - вот условия, в которых развиваются гидрофиты. В связи с этим у них выработались и соответствующие черты внешнего и внутреннего строения.

- Большинство водных растений, погруженных или плавающих на поверхности воды, имеют очень большую поверхность тела по отношению к его общей массе. Это связано с тем, что они поглощают воду вместе с растворенными минеральными солями и газами всей поверхностью тела. У таких растений множество тонких и длинных стеблей, листья их также тонкие и удлиненные (валлиснерия, рдесты) или рассечены на мелкие доли (водяной лютик, роголистника), лишены волосков, воскового налета и кутикулы.

- Большинство водных растений имеют недоразвитую или даже редуцированную корневую систему. Корни выполняют лишь функцию прикрепления к субстрату. У многих из них (роголистники, элодеи, пузырчатки) корни вообще не развиваются.

- Многие растения имеют систему ползучих побегов, корневищ, которые выполняют функции запаса питательных веществ и вегетативного размножения.

Таковы корневища рдестов, сусака зонтичного и толстые корневища кувшинок, богатые запасом крахмала.

- Водные растения также обладают высокой способностью к вегетативному размножению: они размножаются участками корневищ или с помощью особых зимующих почек, как у водокраса и рдестов.

- У всех водных растений чрезвычайно развита система межклетников, которые представляют собой полости, окруженные живыми клетками паренхимы; образуется воздухоносная ткань - аэренхима. Сильно развитые межклетники обеспечивают запас газов, образующихся в процессе дыхания и фотосинтеза.

- Механические ткани у водных растений развиты слабо, поскольку их тело поддерживает сама вода. Лишь у некоторых кувшинок в клетках мезофилла листа встречаются единичные механические клетки - идиобласты звездчатой формы.

- Важной особенностью гидрофитов служит низкое осмотическое давление клеточного сока, не превышающее обычно 10 атм. К осени, при накоплении в клеточном соке растворимых углеводов, оно несколько повышается.

2. *Гигрофиты* - наземные растения, занимающие влажные или избыточно увлажненные местообитания. К ним относят травянистые растения влажных тропических лесов, болотные растения, а также прибрежные виды (например, калужница болотная, камыш, осоки, пушица, рис). У гигрофитов нет приспособлений, ограничивающих расход воды, для них характерна высокая кутикулярная транспирация. У этих растений почти не развита механическая ткань, корневая система слабая, многие имеют тонкие, слабоопушенные или голые листья с небольшим количеством устьиц.

3. *Мезофиты* - растения, живущие в условиях умеренного (достаточного) увлажнения. К ним относят большинство луговых и лесных растений. Мезофиты представляют собой очень разнородную группу, включающую растения различных жизненных форм. Среди них встречаются как виды, близкие к береговым гидрофитам, но приспособленные к условиям среднего водоснабжения, так и виды с типичными признаками ксерофитов. Переходная форма от гидрофитов к мезофитам - гигрофиты. Это обитатели сырых лугов и тенистых лесов, где почва и атмосфера содержат много влаги (кислица, недотрога, адокса, папоротники). Мезофиты подразделяют на следующие группы:

- *вечнозеленые* растения влажных тропических лесов - деревья и кустарники, вегетирующие круглый год без резкого сезонного перерыва (фикус, монстера);

- *зимнезеленые* деревянистые мезофиты - растения континентальных частей тропической зоны, где более выражена смена сухих и влажных периодов года; они сбрасывают листву летом и развивают ее к зиме;

- *летнезеленые* деревянистые мезофиты - представители лесной зоны с теплым летом;

- *летнезеленые* многолетние травянистые мезофиты - большинство растений лугов и лесов;

- *эфемеры* и *эфемероиды* - растения с коротким периодом вегетации; эфемеры - однолетники с коротким жизненным циклом; эфемероиды - многолетники, заканчивающие вегетационный период в течение весны.

4. *Ксерофиты* - растения сухих мест обитания, обладающие высокой засухоустойчивостью. Растения, входящие в группу ксерофитов (сухолобов), способны жить при достаточно низком содержании воды в почве и атмосфере. В течение эволюции эти растения выработали ряд морфологических и физиологических приспособлений,

направленных либо на уменьшение испарения влаги и экономное ее расходование, либо на поглощение воды из глубоких почвенных горизонтов.

Ксерофиты многообразны по внешнему облику и по своим приспособлениям к перенесению недостатка влаги. Различают две группы ксерофитов: суккуленты и склерофиты.

Суккуленты - главным образом обитатели пустынь. Представляют собой сочные, мясистые многолетние растения, обычно с сильно видоизмененными побегами. К ним относят кактусы, опунции, филлокактусы, агавы и алоэ. Суккуленты могут переносить длительную засуху благодаря большому запасу воды в стебле или листьях. Стебли суккулентов голые, покрытые толстым слоем кутикулы; под эпидермой проходит несколько слоев склеренхимных клеток. Устьица погружены в бороздки. Вся толща ствола заполнена водоносной тканью. Накопление воды обусловлено особым типом обмена веществ: в клетках образуется большое количество пентоз, увеличивающих водоудерживающие свойства клеточного сока. Корни суккулентов очень тонкие, ветвистые, отмирающие в сухое время года и быстро растущие во влажный период.

Склерофиты по внешнему виду представляют собой полную противоположность суккулентам - это суховатые, твердые, жесткие растения с малой оводненностью тканей. Без вреда для себя они могут терять до 25% содержащейся в них воды. Наряду с засухоустойчивостью их клетки обладают высоким осмотическим давлением (до 40-60 атм), что позволяет быстро высасывать воду из сухой почвы. Склерофиты - в основном многолетние растения, такие как саксаул, эфедра, полынь.

Выделяют две разновидности склерофитов: безлистные, листья у которых редуцированы или рано опадают, и олиственные - часто вечнозеленые, различной формы растения с мелкими листьями. Для *безлистных* склерофитов характерны погруженные устьица, мощное развитие кутикулы и механических тканей. У *олиственных* склерофитов листья мелкие, кожистые, листовая пластинка часто заворачивается краями внутрь, лист покрыт толстой кутикулой. Нередко у них образуется большое количество эфирных масел, которые, испаряясь, создают защитную атмосферу вокруг листа, также предохраняя его от испарения.

Свет. Несомненно, свет необходим для жизни, поскольку это источник энергии - интенсивность света, его качество (длина волны или цвет) и продолжительность освещения (фотопериод). На интенсивность света влияет угол падения солнечных лучей на земную поверхность. Она изменяется в зависимости от широты, сезона, времени дня и экспозиции склона. Продолжительность дня (фотопериод) на экваторе более или менее постоянная, но в более высоких широтах она изменяется в зависимости от времени года. Для растений таких широт характерна реакция на фотопериод, которая синхронизирует их активность с временами года. Типичные примеры - цветение и прорастание семян у растений.

В северном полушарии на юге летний день значительно короче, чем на севере. Именно поэтому южные и северные виды растений поразному реагируют на одну и ту же величину изменения дня: южные приступают к размножению при более коротком дне, чем северные. По типу фотопериодической реакции виды называют длиннодневными и короткодневными. Так, рожь, пшеница, шпинат - *длиннодневные* растения, поскольку для перехода в фазу цветения им нужно более 12 ч действия света в сутки; фасоль, соя, хлопчатник - *короткодневные* растения, так как у них максимальный прирост и цветение наблюдаются уже при 8-часовом дне.

Свет существенно влияет также на структуру сообщества. Распространение водных растений ограничено поверхностными слоями воды. В наземных экосистемах в процессе конкуренции за свет у растений выработались определенные стратегии, например:

быстрый рост в высоту, использование других растений в качестве опоры, увеличение поверхности листьев. В лесах это приводит к ярусной структуре сообщества.

По *восприимчивости к свету* среди растений выделяют 3 группы: светолюбивые (гелиофиты), теневыносливые (сциофиты), тенелюбивые растения.

Гелиофиты - растения открытых мест обитания (подорожник, акация, кувшинка), не выносящие длительного затенения. Имеют относительно толстые листья с мелкоклеточной столбчатой и губчатой паренхимой и большим количеством устьиц. Клетки листа содержат значительно большее количество хлоропластов, чем у теневыносливых растений. Для гелиофитов характерна высокая интенсивность фотосинтеза.

Сциофиты - растения, хорошо развивающиеся на прямом солнечном свете, но выносящие легкое затенение. У листьев наблюдаются слабая дифференциация столбчатой и губчатой паренхимы, небольшое количество хлоропластов в клетках и, как следствие, относительно невысокая интенсивность фотосинтеза.

Тенелюбивые растения - к этой группе принадлежат растения сильно затененных мест обитания, не выносящие сильного освещения. Они занимают нижние ярусы сложных растительных сообществ.

Температура. Главным источником тепла для растений служит солнечный свет. Растение может выжить только в определенных температурных пределах, к которым приспособлены его метаболизм и структура. Температура, так же как интенсивность света, в большой степени зависит от географической широты, сезона, времени суток и экспозиции склона. В зависимости от потребностей растения в тепле различают *теплолюбивые (термофильные) и холодостойкие (криофильные)* виды.

От экватора до полюса выделяют 4 основные *климатические зоны*: тропическую, субтропическую, умеренную и зону холодного климата. *Тропическая* зона характеризуется обильными осадками, высокой температурой и крайне незначительным колебанием среднемесячных температур. *Субтропическая* зона включает территории с малым количеством осадков и минимальной влажностью воздуха - зона пустынь. Для зоны с *умеренным климатом* характерны обильные осадки в течение всего года. В зависимости от территориальной близости к океану здесь имеются районы с относительно теплыми, почти безморозными, и районы с холодными, но не слишком продолжительными зимами. Зона *холодного климата* характеризуется сравнительно теплым летом и продолжительной, суровой зимой.

В зависимости от приспособлений растений к условиям обитания выделяют их жизненные формы (биоморфы), которые характеризуются совокупностью наиболее бросающихся в глаза внешних приспособительных признаков. Одну из наиболее распространенных и универсальных *классификаций жизненных форм растений* предложил в 1903 г. датский ботаник К. Раункиер (рис. 9.2). Он взял за основу такой важный приспособительный признак, как *положение и способ защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода* (холодного или сухого). По способу перезимовывания почек возобновления все высшие растения (по Раункиеру) имеют определенную жизненную форму.

- *Фанерофиты* - почки возобновления этих растений зимуют достаточно высоко над землей (деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты или полупаразиты типа омелы).

- *Хамефиты* - почки расположены чуть выше уровня почвы на высоте 20-30 см; зимой они присыпаются снегом (кустарнички, полукустарники, многие стелющиеся растения).

- *Гемикриптофиты* - травянистые многолетние растения с розеточной формой листьев и сильно укороченными побегами; их почки возобновления находятся на одном уровне с поверхностью почвы или погружены не очень глубоко, главным образом в подстилку.

- *Криптофиты (геофиты)* - почки расположены в почве на глубине от одного до нескольких сантиметров (корневищные, клубневые, луковичные растения) либо зимуют под водой.

- *Терофиты* - однолетники, у которых к концу сезона все вегетативные части отмирают и зимующих почек не остается. Растения возобновляются на следующий год из семян, перезимовывающих или переживающих сухой период на почве или в почве.

Эдафические факторы

Уже в ранних работах по почвоведению подчеркивалось значение почвы как источника питательных веществ для растений. Почвой называют слой вещества, лежащий поверх горных пород земной коры. Рост растений зависит от содержания нужных питательных веществ в почве и от ее структуры. В состав почвы входят 4 важных структурных компонента:

- минеральная основа (50-60% общего состава почвы);
- органическое вещество (до 10%);
- воздух (15-20%);
- вода (25-35%).

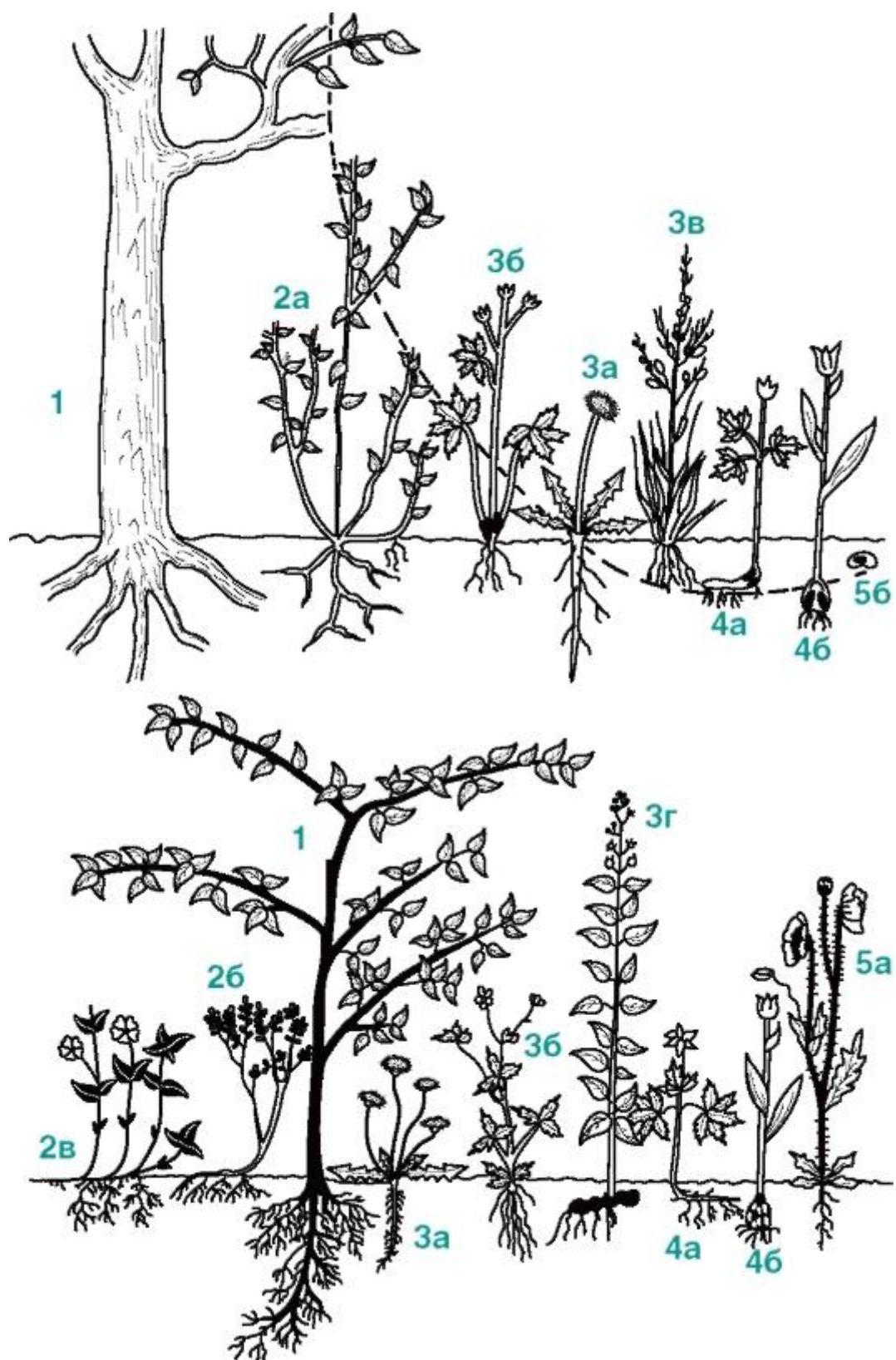


Рис. 9.2. Жизненные формы по К. Раункиеру (схема): 1 - фанерофиты (тополь); 2 - хамефиты (2а - брусника; 2б - черника; 2в - барвинок); 3 - гемикриптофиты (3а - одуванчик; 3б - виды лютиков; 3в - кустовой злак; 3г - вербейник обыкновенный); 4 - геофиты (4а - ветреница - корневищное растение; 4б - тюльпан - луковичное растение); 5 - терофиты (5а - мак-самосейка; 5б - семя с зародышем). Вверху черным показаны зимующие почки возобновления (пунктир - линия их расположения), внизу - соотношение

перезимовывающих и отмирающих частей (черным показаны остающиеся части, белым - отмирающие на зиму)

Минеральная основа почвы - неорганический компонент, который образовался из материнской породы в результате выветривания. Структура почвы определяется относительным содержанием в ней песка, глины и ила. Идеальная почва должна содержать приблизительно равное количество глины и песка в сочетании с частицами промежуточных размеров. Такие почвы называют *суглинками*. Из всех почвенных элементов для растений главнейшую роль играют азот и кальций.

Органическое вещество почвы образуется при разложении мертвых организмов, их частей, экскретов и фекалий животных. Не полностью разложившиеся органические остатки называют *подстилкой*, а конечный продукт разложения - *гумусом*, в котором уже невозможно распознать первоначальный материал. В химическом плане это очень сложная смесь изменчивого состава, образованная органическими молекулами различных типов. Одновременно с процессом гумификации жизненно важные элементы переходят из органических соединений в неорганические. Например, азот переходит в ионы аммония, фосфор - в ортофосфат-ионы, сера - в сульфат-ионы. Этот процесс называют *минерализацией*.

Для того чтобы формировался гумус того или иного типа, необходим достаточный дренаж почвы. В условиях переувлажнения разложение идет очень медленно, поскольку нехватка кислорода ограничивает рост аэробных редуцентов. Почвенный воздух находится в порах между частицами почвы. Кислород необходим для корней растений. Между почвой и атмосферой происходит свободный газообмен, но в почве несколько ниже процент кислорода и выше количество углекислого газа из-за дыхания организмов, населяющих почву. Если идет процесс заболачивания, то почвенный воздух вытесняется водой и условия становятся анаэробными. Вследствие этого увеличивается кислотность почвы.

Вода необходима как растворитель для питательных веществ и дыхательных газов, поглощаемых из водного раствора корнями растений. Почвенные частицы удерживают вокруг себя некоторое количество воды. Часть ее свободно просачивается вниз сквозь почву, вымывая различные минеральные вещества. По мере накопления воды вокруг почвенных частиц она начинает заполнять все поры между этими частицами - такую воду называют *капиллярной*. Растения легко поглощают капиллярную воду, которая играет наибольшую роль в регулярном снабжении их водой.

Помимо перечисленных групп растений, выделяют и другие специфичные группы. *Психрофиты* - растения, живущие на влажных холодных почвах, где водоснабжение часто небольшое вследствие низких температур и повышенной кислотности почвы. Развиваясь в условиях постоянного водного голодания, психрофиты проявляют черты растений-ксероморфитов, обитающих в засушливом климате. Психрофиты приспособились к продолжительной зиме, короткому вегетативному периоду, сильным ветрам и пониженному снабжению питательными веществами. У них преобладает вегетативное размножение. К психрофитам относят некоторые водоросли, лишайники, а из высших растений - например, кедровый стланик, рододендрон камчатский и растения болот.

Можно выделить также группу *галофитов* - растений, произрастающих на сильно засоленных почвах, *ипсаммофитов*, живущих на подвижных песках.

Биотические факторы

Ни один организм в сообществе не существует изолированно от своего окружения. Среди видов влияния на растение биотических факторов обычно выделяют:

- взаимодействие с другими растениями сообщества;

- влияние животных;
- воздействие человека.

Растения получают энергию только за счет фотосинтеза. Следовательно, у растений, живущих рядом, возникает конкуренция за свет. Важную роль играет также конкуренция за воду и питательные вещества, но конкуренция за свет гораздо сильнее. Различия по высоте, форме кроны, листорасположению, способу достигнуть света - основные факторы, позволяющие растениям адаптироваться к разным местообитаниям в сообществе.

Некоторые виды растений выделяют химические вещества, которые подавляют рост особей либо своего, либо другого вида. Однако виды, довольно долго существующие вместе, вырабатывают способы снижения конкуренции. Например, они могут занимать различные микроэкотопы и постоянно сменяют друг друга в соответствии с изменениями микросреды. Помимо конкуренции, растения испытывают и другие виды воздействия со стороны членов сообщества, такие как паразитизм, симбиоз.

Животные для растений выступают в основном как потребители зеленой массы (фитофаги). Как кратковременное, так и долговременное влияние фитофагов на растения очень велико. В ходе эволюции у растений выработался широкий спектр защитных приспособлений. Так, некоторые растения вырабатывают и накапливают в своих тканях токсины, обычно называемые вторичными растительными метаболитами. Когда растения поражаются грибами или бактериями, они часто защищаются, вырабатывая антибиотики - фитоалексины. Другие растения вырабатывают танины и прочие фенольные соединения для борьбы с личинками насекомых. Вместе с тем с некоторыми животными у разных видов растений сложились взаимовыгодные связи. Так, животные - опылители растений, собирая нектар, непроизвольно опыляют растения, вследствие чего в ходе эволюции у растений выработались механизмы для привлечения этих животных.

Наиболее сильное влияние на растительный мир оказывает человек, который прямо (вырубка лесов) или косвенно (изменение гидрологического режима) может вызвать изменения структуры сообщества. Тысячелетиями все активные действия человечества были направлены на преобразование природы. Человек так и не создал механизма, который позволил бы ему вписаться в природу, а, наоборот, делает все, чтобы подняться над нею, победить ее. Ведется хищнический промысел всех недревесных полезных растений леса. Очень резко подорваны запасы лекарственных и других ценных трав, местами (например, под Москвой) почти исчезли такие растения, как молодило. До сих пор не осознается, что акклиматизация полезных видов антиэкологична. Пустующих экологических ниш в природе просто не существует. Растения-пришельцы составляют 10% флоры Австралии, 11% флоры Калифорнии, интродуцированные виды образуют 11-13% флоры Польши.

Огромный поток литературы в защиту лесов - глас вопиющего в пустыне. Их площадь, особенно тропических и сибирской тайги, катастрофически сокращается (тропических - примерно на 11-12 млн гектаров в год, тайги - точно неизвестно, но, по-видимому, на 2-3 млн гектаров в год). Лучшие лесопромышленные технологии (например, скандинавские) сохраняют лесопокрытую площадь, дают большой прирост древесины, но резко омолаживают лес и превращают его в парковые насаждения. В результате лес не достигает экологической зрелости, пустиет от многих видов, деградирует как экосистема.

В целом взаимоотношения организмов в сообществе предельно сложны. Растения, встречаемые вместе, влияют друг на друга бесконечно разнообразными путями. Эти взаимоотношения складывались на протяжении всей эволюции и привели к формированию современных растительных сообществ.

ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОБОТАНИКИ

В природе растения живут не одиночно, а входят в состав особых комплексов - растительных сообществ (фитоценозов). В состав фитоценоза входят как автотрофные, так и гетеротрофные организмы. Это высшие и низшие растения, бактерии, водоросли, грибы. Растительное сообщество представляет собой взаимодействующий комплекс растений, находящихся в сложных биотических связях. Живя совместно, растения приспособляются к влиянию друг на друга, и эта адаптация отражается в ряде морфологических и физиологических признаков.

Экологическая геоботаника (фитоценология) рассматривает зависимость растительных сообществ от условий среды и взаимоотношения между собой растений, образующих эти сообщества, а также классификацию и организацию фитоценозов, их сменяемость во времени и закономерность распределения в пространстве. В задачу фитоценологии входит изучение не только природных, но и созданных человеком фитоценозов, например *агрофитоценозов* (*агроценозов*).

Фитоценоз - наиболее существенная часть любой экосистемы, поскольку растения играют важнейшую роль в усвоении и консервации солнечной энергии. Фитоценоз способен к самовоспроизведению, если не происходит существенных изменений среды обитания.

Совокупность растительных сообществ (фитоценозов) Земли или отдельных ее регионов называют *растительностью*. В отличие от флоры, растительность характеризуется не видовым составом растений, а главным образом численностью и сочетанием видов и различных жизненных форм растений, их пространственной структурой и динамикой.

Покрывающая большую часть поверхности материков и присутствующая в океане и других водоемах растительность образует важный компонент биосферы - фитосферу, тесно связанную с особенностями климата, водного режима, почвы, рельефа, а также животным миром, вместе с которым образует различные *биогеоценозы*.

Для характеристики фитоценоза необходимо знать видовой и количественный состав растений, особенности местообитания и взаимоотношения организмов.

Видовая наследственность фитоценозов разных физико-географических регионов неравноценна по своему составу. Своеобразие видового состава растительного сообщества объясняется историческим развитием данной территории, историей расселения и происхождением компонентов флоры (миграцией, вымиранием).

На территории суши виды растений распределены неравномерно. Наиболее богаты видами тропические регионы. Видовое богатство уменьшается от экватора к полюсам. Так, если на островах Индонезии насчитывается 45 тыс. видов, то на Земле Франца-Иосифа - только 45 видов покрытосеменных растений.

Фитоценозы равнинных территорий менее богаты видами, чем горные районы, что связано с большим разнообразием климатических и экологических условий в горах. Видовое разнообразие фитоценоза зависит от ряда факторов: видового богатства флоры района, географического положения местности (где находится сообщество), климата, почвенно-грунтовых условий и возраста фитоценоза.

Количество видов в фитоценозе - еще одна из его характеристик. Виды, входящие в состав фитоценоза, очень неравноценны по численности. Наиболее массовые виды сообщества называют *доминантами* (*эдификаторами*). Виды, которые не доминируют в сообществах, называют *ассектаторами*. Часть эдификаторных видов играет важную средообразующую роль в фитоценозе, сильно влияющую на условия жизни других видов.

К сильным эдификаторам относят такие древесные породы, как ель, дуб, лиственница. Соотношение видов по численности создает видовую структуру фитоценоза.

Для растительного сообщества характерно также закономерное *распределение видов в пространстве*. Различают *вертикальное* и *горизонтальное* сложение фитоценозов. При вертикальном распределении растения создают в фитоценозе *ярусность*, располагая друг под другом листья в соответствии со своей формой роста и светолюбивостью.

Ярус - часть растительного сообщества, в котором расположены ассимилирующие органы. Различают *надземную ярусность* - ее формируют листья и стебли, а также *подземную ярусность*, образованную корнями и запасными подземными органами. Ярусность хорошо выражена в лесах умеренного климата, где может быть до 4-5 ярусов растений. Деревья образуют верхние ярусы, ниже расположен ярус кустарников, затем травянистый ярус, а у самой земли - *приземный ярус* (мхи, лишайники, низкие травы). В травянистых фитоценозах ярусность выражена менее четко, чем в лесных.

Состав видов, входящих в фитоценоз, и условия местообитания влияют на степень развития разных ярусов. Обычно сильно развиты ярусы, образованные доминирующими видами. В один ярус входят растения, нуждающиеся в более или менее сходных условиях жизни. Высоту яруса определяют взрослые растения. Подрост деревьев и кустарников относят к тому ярусу, в котором они находятся в данный момент.

Подземная ярусность связана с глубиной залегания всасывающих частей корней. Благодаря такой ярусности корни различных видов растений поглощают воду с минеральными веществами в разных горизонтах почвы. Подземные ярусы не всегда выражены четко, тем не менее можно выделить 2-3 яруса. Такая вертикальная структура фитоценоза снижает конкуренцию между растениями и позволяет на определенной территории разместиться большему количеству видов.

Помимо вертикальной структуры растительного сообщества, существует и *структура горизонтальная*. Для видового разнообразия растительных сообществ важно также однородное или мозаичное распределение растительности на территории. Нарушение местообитания и взаимодействий растений друг с другом ведет к нарушению пространственной однородности растительного покрова. *Мозаичность* свойственна большинству растительных сообществ. В лесах, где много полян и опушек, видовой состав растений намного богаче, чем в обширных однотонных насаждениях. Это явление называют *опушечным эффектом* и часто используют при создании парков и других искусственных лесных насаждений, где хотят восстановить видовое разнообразие.

Фитоценозы испытывают регулярные циклические изменения, связанные со сменой времен года. Зимой многолетние растения переходят в состояние глубокого покоя, а однолетники отмирают, оставляя семена. От весны к осени закономерно меняется растительный покров, проявляя последовательность в цветении и плодоношении разных видов. На эту регулярную цикличность накладывается изменчивость погодных условий в разные годы. Холодные или жаркие, засушливые или дождливые периоды влияют на численность разных видов, нарушают их правильную цикличность. Фитоценозы, таким образом, находятся в состоянии постоянной изменчивости.

Наряду с изменением состояния растительных сообществ могут происходить и необратимые изменения, получившие название *динамики фитоценозов*. Последовательная смена во времени одних растительных сообществ другими на определенном участке земной поверхности называют *сукцессией*. Различают *первичные* сукцессии, начинающиеся на субстратах, не затронутых почвообразованием, и *вторичные*, которые происходят при нарушении уже сложившихся сообществ. Примерами вторичной сукцессии служат зарастания лесной вырубki, гарей, заброшенных сельскохозяйственных

угодий. Здесь в почве могут сохраняться семена, споры и органы вегетативного размножения.

Сукцессия может происходить как в результате изменения условий произрастания растений под воздействием жизнедеятельности организмов, входящих в состав биоценоза, так и под действием внешних сил. Смена одного фитоценоза другим в ходе сукцессии представляет сукцессионный ряд. При отсутствии нарушений сукцессия завершается возникновением сообщества, находящегося в относительном равновесии со средой. Такое сообщество получило название *климаксного*. Сообщество считается настоящим климаксом, если оно устойчиво в течение длительного периода времени. Любые изменения в нем происходят относительно медленно по сравнению со временем, необходимым для прохождения сукцессии до стадии климакса.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ЗОНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Растительный покров России и сопредельных государств очень разнообразен - от тундры на севере до пустынь и субтропиков на юге. С изменением климата с севера на юг и с запада на восток на равнинной территории России и сопредельных стран прослеживается зональность растительности. Зоны имеют вид более или менее широких полос, вытянутых в западно-восточном направлении. Выделяют следующие основные зоны: тундровую, лесную, степную, пустынную.

Определенным климатическим условиям соответствуют разные растительные зоны. Среди важнейших климатических факторов - общее количество теплоты, количество выпадающих осадков и величина испарения. В зависимости от преобладания в растительном покрове сообществ какого-либо типа растительности каждая территория относится к определенной растительной зоне в соответствии с особенностями климата.

Зона тундр

Для зоны тундр характерны отрицательные среднегодовые температуры, короткое, прохладное (10-14 °С) лето, заморозки возможны во все месяцы вегетационного периода. Осадков выпадает небольшое количество, преимущественно летом. Снежный покров незначительный: в европейских тундрах - около 50 см, в Якутии - около 25 см. В связи с низкими температурами характерна слабая испаряемость, что создает избыточное увлажнение почвы. Часто дуют сильные ветры, сдувая тонкий снеговой покров и вызывая глубокое, особенно в Сибири, промерзание почвы. Летом на небольшой глубине температура почвы едва достигает 10 °С, а на глубине 0,5-2 м залегает вечная мерзлота. Летом в тундре полярный день.

Характерная черта растительности тундры - отсутствие деревьев. Тундровые растительные сообщества малоярусные (1-3 яруса). Первый ярус составляют кустарники, второй - кустарнички и травы, а третий - мхи и лишайники. Растительность тундры обычно низкорослая (15-30 см). Здесь распространены стланиковые, розеточные и подушковидные жизненные формы растений. Корни растений почти не углубляются в почву и располагаются близко к поверхности. Корни, корневища и почки возобновления семенных растений спрятаны в мохово-лишайниковый покров и могут развиваться только под его защитой.

Цветковые растения представлены почти исключительно многолетниками: преобладают *гемикриптофиты* и *хамефиты*. Однолетних растений очень мало, поскольку для прохождения всех фаз развития им не хватает времени и тепла. Во флоре тундры насчитывается около 1000 видов мхов и лишайников и 1300-1500 видов цветковых растений.

Из настоящих кустарников в тундре встречаются багульник (*Ledum palustre*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), ива сизая (*Salix glauca*) и др. Здесь растут и листопадные кустарнички - карликовые ивы: ива полярная (*Salix*

polaris), ива травянистая (*S. herbacea*) и др. На юге тундры можно встретить низкорослые деревья - карликовую березу (*Betula nana*) высотой до 2-3 м.

В тундре хорошо представлены многолетние травы: морошка (*Rubus chamaemorus*), лисохвост альпийский (*Alopecurus alpinus*), мятлик арктический (*Poa arctica*) и др. Важную роль в растительном покрове тундры играют мхи и лишайники, которые не страдают от морозов, высокой влажности и прекрасно зимуют. Среди лишайников преобладают различные виды ягеля - «оленьего мха», а также виды родов: Цетрария (*Cetraria*), Алектория (*Alectoria*), Тамнолия (*Thamnolia*) и др. Мхи представлены зелеными, гипновыми и политриховыми мхами, сфагновые мхи особого распространения не имеют.

Самая северная подзона тундры - *арктическая тундра*, расположенная по берегам Северного Ледовитого океана. Под влиянием сурового климата растительный покров не сплошной: он занимает около 60% площади. Видовой состав очень беден. В травяном покрове много осок, пушицы, злаков, полярных маков (*Papaver radicum*). Среди мхов преобладают дикрановые, политриховые и зеленые. Много лишайников, особенно накипных, покрывающих камни и скалы.

Более южная подзона тундр - *мохово-лишайниковая тундра*. Здесь почва сплошь покрыта мхами и лишайниками, среди которых встречаются и травянистые растения. Еще южнее расположена подзона *кустарниковых* и *кустарничковых тундр*. Для них характерен сомкнутый растительный покров из кустарников и кустарничков. Самая южная подзона тундр - *лесотундра*, где встречаются отдельно стоящие угнетенные деревья. Они представлены видами березы, ели, лиственницы.

Тундра, особенно ее мохово-лишайниковая подзона, служит пастбищем для северных оленей, которые питаются в основном ягелем. В тундре возможны заготовки 2-3 видов лекарственных растений.

Экосистема тундры чрезвычайно уязвима, восстановительные процессы идут очень медленно (ягельники восстанавливаются через десятки лет). К глубоким разрушениям экосистем тундры приводит хозяйственная деятельность человека.

Лесная зона

Эта зона - самая обширная на территории России. Кроме зональной растительности, здесь встречается и интразональная растительность: болотная и луговая. Климат - от умеренно континентального в европейской части России до резко континентального в Восточной Сибири и муссонного на Дальнем Востоке. Средняя температура середины лета - от 14 до 19 °С. Зима сравнительно холодная, с устойчивыми морозами. В средней полосе Нечерноземья зимой бывают частые оттепели. Среднее количество осадков по всей площади зоны, за исключением южных районов, превышает величину испарения, поэтому в летний период растения получают сравнительно много тепла и влаги, что благоприятствует их росту. Такие климатические условия способствовали формированию подзолистых и дерново-подзолистых почв, а на юге и западе лесной зоны встречаются серые лесные почвы.

В лесных фитоценозах господствует древесный ярус, под своим пологом он формирует особую среду и оказывает сильное влияние на все остальные растения. Деревья меньшей высоты и подрастающие образуют подлесок. Следующий ярус представлен кустарниками, он часто бывает многоярусным, как и следующий за ним травянисто-кустарничковый. Все ярусы, начиная с кустарникового, обычно состоят из теневыносливых растений.

В лесной зоне выделяют три подзоны: хвойные, смешанные и широколиственные леса.

Хвойные леса образуют зону *бореальных лесов*, или *тайги*, где господствуют хвойные породы: лиственничные, сосновые, еловые. Границы зоны бореальных лесов обусловлены климатом. Менее 120 дней в году среднесуточная температура держится выше 10 °С и больше полугода продолжается холодный период. Среднегодовое количество осадков составляет менее 300 мм. Почти для всей территории Восточной Сибири характерна многолетняя мерзлота, в Западной Сибири она занимает примерно треть территории, а на севере Европы тянется узкой полоской вдоль северного края хвойных лесов. В зоне бореальных лесов наиболее распространена подзолистая почва. Здесь растут и мелколиственные породы (такие как береза, ольха, ива), но они не играют такой роли, как хвойные породы.

Различают следующие типы тайги: темнохвойную, светлохвойную, горную и болотистую.

Темнохвойная тайга образована елью обыкновенной (*Picea abies*) - в европейской части и елью сибирской (*P. obovata*) - на севере и северо-востоке России и дальше на восток. Вместе с ними часто растут пихта сибирская (*Abies sibirica*) и сосна сибирская, или кедровая (*Pinus sibirica*). Еловые леса образуют три яруса: первый ярус - деревья, второй - травы и третий - мхи. Ярус трав в таких лесах развит слабо из-за высокой затененности. В этом ярусе обычны кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), майник двулистный (*Majanthemum bifolium*), черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*V. vitis-idaea*), виды грушанок (*Pyrola*) и др. Сомкнутость крон достигает 70%, что и объясняет «темный» облик леса. В отличие от яруса трав, ярус мхов в этих лесах развит хорошо и обычно покрывает всю почву, достигая высоты 30-40 см. Он состоит преимущественно из зеленых мхов, относящихся к родам Гипновые (*Hylocomium*), Плевроциум (*Pleurozium*) и Дикранум (*Dicranum*).

Светлохвойная сосновая тайга - сосновые леса или боры, часто встречающиеся в Евразии. Главнейшая древесная порода в сосняках - сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), которая произрастает от Балтики до Тихого океана. В ряде районов Сибири обитает сосна сибирская, которая очень неприхотлива и может развиваться на песчаных и бедных почвах, причем как на очень сухих, так и на переувлажненных. Этим объясняется ее способность занимать те территории, на которых другие хвойные приживаются с трудом. Сосна нередко растет на месте выгоревших еловых лесов, где образует на протяжении нескольких сотен лет промежуточную стадию развития леса.

В классификации сосновых лесов много общего с еловыми лесами. *Боры-зеленомошники*, в которых развиваются полукустарники, также занимают центральное положение. При прогрессирующем заболачивании боры-зеленомошники сменяются *борами-долгомошниками*, которые, в свою очередь, уступают место *сфагновым соснякам*. Во многих типах сосняков хорошо развит травянисто-кустарничковый ярус, где обильно произрастают брусника, черника и голубика. На сфагновых болотах бореальной зоны обычно растет клюква.

При заселении обедненных почв, покрывающих каменистые материнские горные породы, или очень сухих песков растения сталкиваются с другим ограничивающим фактором - почвенной влажностью. Конкуренция здесь оказывается столь острой, что почва бывает покрыта лишь кустистыми лишайниками, довольствующимися атмосферной влажностью. В первую очередь это «олений мох» (*Cladonia rangiferina*), исландский мох (*Cetraria islandica*) и другие виды рода *Cladonia*. Это так называемые *лишайниковые боры* (*сосняки-беломошники*).

Светлохвойная лиственничная тайга в бореальной Евразии покрывает огромные пространства, и прежде всего к востоку от Енисея. Основные лесообразующие породы здесь представлены лиственницей даурской (*Larix dahurica*) и лиственницей сибирской (*L. sibirica*). Они обладают горизонтально разрастающейся корневой системой, которая

хорошо приспособлена к существованию на почвах с многолетней мерзлотой. В лиственничной тайге большую роль играют кустарнички, относящиеся к семейству вересковых, которые произрастают в ней почти повсеместно.

Очень распространены леса с брусникой, а также с толокнянкой обыкновенной (*Arctostaphylos uva-ursi*). В кустарниковом ярусе часто встречаются можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica*) и вьющаяся кустарниковая лиана княжик сибирский (*Atragene sibirica*); местами обильно произрастает рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum*). В сырых лиственничных лесах господствуют полукустарнички: багульник болотный (*Ledum palustre*) либо голубика (*Vaccinium uliginosum*), развивающиеся на плотном покрове из мха.

С севера на юг протяженность подзоны составляет сотни километров, поэтому территория в разных ее местах отличается по климатическим и почвенным условиям. Это можно проследить на примере ельника в европейской части России. К тундре примыкают северотаежные редколесные, сравнительно невысокие леса. В северной тайге преобладают ельники-долгомошники, южнее (в среднетаежных лесах) - ельники-черничники, в южнотаежных лесах - ельники-кисличники.

Наибольшее распространение получили растительные сообщества еловой тайги - ельники-зеленомошники. Все разнообразие таких ельников образует наиболее продуктивные и важные в хозяйственном отношении еловые леса.

Смешанные (хвойно-широколиственные) леса. Эта подзона хорошо выражена в европейской части России и на Дальнем Востоке. Она представлена в основном елово-широколиственными лесами.

В елово-широколиственных лесах из хвойных пород произрастает ель обыкновенная (*Picea abies*), а из широколиственных деревьев преобладают дуб черешчатый (*Quercus robur*), клен платановидный (*Acer platanoides*) и липа мелколистная, или сердцелистная (*Tilia cordata*). В подлеске господствуют кустарники из лещины обыкновенной (*Corylus avellana*), виды бересклета (*Euonymus*), рябины (*Sorbus*), жимолости (*Lonicera*) и крушины (*Rhamnus*). Травянисто-кустарничковый ярус представляют седмичник европейский (*Trientalis europaea*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*), зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum*), осока волосистая (*Carex pilosa*).

На Дальнем Востоке эти леса образованы такими местными видами, как сосна корейская (*Picea koraiensis*), ель аянская (*Picea ajanensis*), дуб монгольский (*Quercus mongolica*), орех маньчжурский (*Juglans mandshurica*), вязы (*Ulmus*), филодендрон амурский (*Phellodendron amurense*). В этих лесах часто встречаются лианы: лимонник китайский (*Schizandra chinensis*), кирказон крупнолистный (*Aristolochia macrophylla*), актинидия полигама (*Actinidia polygama*) и др.

Широколиственные леса. Эти леса расположены на юге лесной зоны, а также на юге Дальнего Востока и представлены широколиственными древесными породами. В европейской части России и на территории сопредельных государств доминируют бук (*Fagus*), дуб (*Quercus*), граб (*Carpinus*), липа (*Tilia*). В некоторых районах среди этих основных древесных пород произрастают клен платановидный (*Acer platanoides*), ясень высокий (*Fraxinus excelsior*), клен полевой (*A. campestre*), вяз гладкий (*Ulmus laevis*) и др. Кустарниковый ярус слагается из лещины (*Corylus*), бузины (*Sambucus*), калины (*Viburnum*), жимолости (*Lonicera*), дерена (*Cornus*), барбариса (*Berberis*).

Для травянистых растений широколиственных лесов характерны широкие листовые пластинки. Из трав здесь встречаются сныть обыкновенная (*Aegopodium*

podagraria), зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), сочевичник весенний (*Orobus vernus*), колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium*) и др.

Встречается большое количество эфемероидов, таких как пролеска сибирская (*Scilla siberica*), чистяк весенний (*Ficaria verna*), виды хохлатки (*Corydalis*), ветреницы (*Anemone*) и др.

В дальневосточных широколиственных лесах лесобразующие породы - дуб монгольский (*Quercus mongolica*), орех маньчжурский (*Juglans mandshurica*), липа амурская (*Tilia amurensis*); иногда к ним примешивается бархатное дерево (*Phellodendron amurense*). Кустарниковый ярус образуют виды родов Жимолость (*Lonicera*), Рододендрон (*Rhododendron*), Бирючина (*Ligustrum*) и Барбарис амурский (*Berberis amurensis*). Кроме того, здесь произрастают и древовидные лианы: кирказон (*Aristolochia*), актинидия (*Actinidia*), лимонник (*Schizandra*).

Вся совокупность растительных сообществ, по происхождению связанная с широколиственными лесами, образует *неморальную растительность*. Она складывается из широколиственных пород (клена, бука, дуба, лещины и др.), хвойных пород (ели, сосны) и травянистых многолетников (копытень, ветреница, медуница и др.).

Первичные, или *коренные*, леса образованы хвойными и широколиственными породами. На нарушенных местообитаниях формируются мелколиственные *вторичные* леса. Они, например, возникают при зарастании пожарищ первичных лесов, вырубок и заброшенных полей. Это березняки, осинники, ольшаники.

Между тайгой и степью от Урала до Алтая протянулась узкая полоса редкостойных березовых лесков (*колков*), образованных на более сухих местах почти исключительно березой поникшей (*Betula pendula*), а на более увлажненных местах - березой пушистой (*B. pubescens*). К березе повсеместно примешиваются тополь дрожащий или осина (*Populus tremula*). В подлеске развиваются ивы, на сухих возвышенных участках растет сосна обыкновенная.

Степная зона

Степь занимает обширные территории умеренного климата. К северу от нее расположена лесостепь, переходящая в летнезеленые лиственные леса, а на юге степь обычно сменяется полупустынями и пустынями. Евросибирская область степей простирается от Восточной Европы до Восточной Азии. В Восточной Сибири степи встречаются отдельными пятнами. Почва степей представлена черноземами различного типа и темно-каштановыми почвами. Эти почвы богаты гумусом и очень плодородны.

Для степей характерны теплое сухое лето (средняя температура - 20-25 °С) и холодная зима с устойчивым снежным покровом. Влага в степях испаряется больше, чем выпадает осадков, часто бывают явно выраженные засушливые годы. Растения не успевают впитывать влагу, и она быстро испаряется. Испарение воды ускоряют и сильные ветры, почти постоянно дующие в степях (иногда суховеи). Зональную растительность степей составляют сообщества травянистых ксерофитов, приспособленных жить в аридных условиях.

Растения степей представлены в основном травянистыми морозоустойчивыми ксерофитами. К ним относятся плотнокустовые злаки таких родов, как Ковыль (*Stipa*), Типчак (*Festuca*), а также некоторые виды бобовых, перекати-поле (*Statice*), полыни (*Artemisia*) и др. Растут в степях и эфемероиды (с многолетними подземными органами), расцветающие ранней весной. К ним относят различные виды осок (*Carex*), тюльпанов (*Tulipa*), луков (*Allium*), мятлик луковичный (*Poa bulbosa*). На границе с лесной зоной в степях можно встретить и кустарники: терн (*Prunus spinosa*), дикий миндаль (*Amygdalus nana*), караганы (*Caragana*).

Степи делят на 3 подзоны:

- 1) северные (луговые);
- 2) разнотравно-типчаково-ковыльные;
- 3) типчаково-ковыльные.

Северные степи характеризуются чередованием дубрав и лесной растительности. Лесные участки встречаются по балкам и низинам, в условиях повышенной влажности. Увлажнение этих степей намного выше, чем в других подзонах, и травяной покров более высокий. Здесь произрастают широколиственные злаки, а узколистных - ковыля и типчака - сравнительно мало. Для луговых степей свойственно большое видовое разнообразие.

В разнотравно-типчаково-ковыльных степях возрастает роль узколистных дерновинных злаков - представителей родов Ковыль (*Stipa*), Типчак (*Festuca*), Тонконог (*Koeleria*) и др. Растения этой подзоны отличаются большей засухоустойчивостью.

Самые южные - типчаково-ковыльные степи характеризуются очень редким и низкорослым травостоем. Здесь преобладают узколистные дерновинные злаки: типчак и ковыль, эфемеры (травянистые однолетние растения, завершающие полный цикл развития за короткий влажный период) и эфемероиды. Видовой состав этих степей весьма бедный.

Разнотравно-типчаково-ковыльные и типчаково-ковыльные степи объединяют под общим названием *-настоящие степи*.

Зона пустынь и полупустынь

Эта зона представлена главным образом в северном полушарии, где она простирается между 15 и 50° северной широты в виде пояса, имеющего разную ширину. Пустыни и полупустыни характерны для аридных областей земного шара. Они характеризуются незначительным количеством выпадающих осадков. Количество влаги, испаряющейся в течение года, превышает количество годовых осадков. В областях с аридным климатом из-за преобладания восходящего тока почвенных вод почвы засоляются, поэтому часто встречаются бессточные озера и русла пересыхающих водоемов.

По температурному режиму различают *жаркие пустыни и полупустыни* - субтропические и *умеренно жаркие* - с холодными зимами, а также *холодные* - высокогорные. Осадки в них могут совсем отсутствовать или быть крайне редкими и нерегулярными; возможны дождливая зима и засушливое лето или наоборот.

И поскольку вода здесь оказывается фактором, ограничивающим развитие растительного покрова, помимо особенностей рельефа не менее важна способность почв к удержанию влаги. Плотность растительного покрова пропорциональна количеству осадков. Там, где влаги недостаточно, на определенной территории существует гораздо меньше растений, чем на территории с большим увлажнением. В направлении от степей и саванн, окружающих пустыни и полупустыни, растительный покров к центру пустынь становится более редким. И если в пустынях растения развиваются в местообитаниях с благоприятным водным режимом (у подножия склонов, в долинах и низинах), то в полупустынях они распределены по поверхности относительно равномерно.

В северной части пустынной области развиваются полупустыни, их климат менее континентальный. Они представляют собой переходную полосу между степями и пустынями. Растительные сообщества полупустынь образованы растениями, характерными для пустынь и степей. На более сухих почвах растут полукустарники пустынь, а на более влажных - дерновинные узколистные злаки степей. Полупустыни представляют пеструю мозаику степной и пустынной растительности.

От междуречья Дона и Волги до границы с Западным Китаем тянутся *песчаные полупустыни* с растительным покровом, представленным в основном полукустарниковыми полынями и злаками. На юго-востоке полупустынной области встречаются *лессовые полупустыни*, где произрастают в основном однолетние эфемеры и эфемероиды. Встречаются также виды лютиковых, крестоцветных, тюльпанов и обильно цветут эфемерные маки.

Зона пустынь расположена южнее полупустынь и занимает территории, наименее благоприятные для жизни растений, - от крайнего юго-востока европейской части страны до восточных пределов Средней Азии и Казахстана.

Климат этих пустынь резко континентальный и еще более засушливый и жаркий, чем в пустынной зоне. Характерны очень высокие колебания годовых и суточных температур.

В пустынях отсутствуют леса, хотя здесь и встречаются кустарники. Растения не образуют сплошного растительного покрова: он или отсутствует, или крайне разрежен. Преобладают наиболее засухоустойчивые ксерофиты.

В пустынях выделяют две основные экологические группы растений: одна состоит из растений, приспособившихся к перенесению неблагоприятных условий (*ксерофиты*), а другая (*эфемеры*) приспособилась заканчивать вегетацию до наступления засухи. Растения-ксерофиты выработали ряд приспособлений, которые помогают им переносить засуху и уменьшать испарение. Типичные примеры - безлистность (афилия), как у саксаула, у которого функцию фотосинтеза выполняют зеленые побеги, а также растения-суккуленты, которые накапливают влагу в особой водоносной ткани листьев и побегов.

Эфемероиды и эфемеры пустынь успевают до засухи пройти все фенологические фазы. По своей природе они представляют собой растения-мезофиты.

В пустынях обитают и растения-«насосы», у которых корни уходят до глубинных грунтовых вод - на 10-15 м вглубь [например, верблюжья колючка (*Alhagi pseudalhagi*)].

По *характеру субстрата* различают песчаные, глинистые, солончаковые и каменистые пустыни. Для России и сопредельных государств наиболее характерны глинистые и песчаные пустыни.

- *Глинистые* пустыни характеризуются разреженным растительным покровом с преобладанием полукустарников из полыней и маревых. Виды семейства маревых называют солянками. К ним относят лебеду белую (*Atriplex cana*), анабазис солончаковый (*Anabasis salsa*) и др. В южной части глинистых пустынь лето жаркое, осадки выпадают весной, поэтому здесь господствуют низкорослые эфемероиды, такие как мятлик луговой (*Poa pratensis*) и осока короткостолбиковая (*Carex pachystylis*).

- *Песчаные* пустыни представляют собой барханы, покрытые кустарниками. Максимум осадков выпадает здесь весной. Песчаные пустыни отличаются большим богатством растительного покрова, чем глинистые, поскольку пески удерживают больше влаги. Среди трав выделяют осоку вздутую (*Carex physodes*), ферулу (*Ferula*) и злак селин (*Aristida karelini*). Из кустарников для пустынь характерны джугун (*Calligonum*), акация песчаная (*Ammodendron*), тамарикс (*Tamarix*) и др. Растет здесь и настоящее дерево - саксаул белый (*Haloxylon persicum*).

Субтропики

В России и сопредельных с ней государствах субтропики занимают небольшие территории. По количеству осадков субтропики делят на сухие и влажные.

Сухие субтропики занимают Южный берег Крыма и российское побережье Черного моря от Новороссийска до Туапсе. Для сухих субтропиков характерны растения с ксерофильной вечнозеленой листвой с небольшой жесткой листовой пластинкой. Такие

листья часто покрыты волосками для уменьшения испарения. У некоторых видов листовая пластинка редуцируется и в фотосинтезе участвует зеленый стебель, как, например, у иглицы колхидской (*Ruscus colchicus*) и иглицы подъязычной (*R. hypoglossum*). К растениям сухих субтропиков относят рододендрон желтый, или понтийскую азалию (*Rhododendron luteum*), лавровишню лекарственную (*Laurocerasus officinalis*), лавр благородный (*Laurus nobilis*), держидерево (*Paliurus*), дуб пушистый (*Quercus pubescens*), виды можжевельников (*Juniperus*) и др.

Влажные субтропические леса расположены в Колхиде узкой полосой вдоль Черного моря между городами Сухуми и Батуми. Небольшие вкрапления таких лесов встречаются и в горах Средней Азии. Для влажных субтропиков характерно относительно жаркое и влажное лето, а также теплая и влажная зима. Годовое количество осадков намного превышает уровень испарения влаги, что создает условия для избыточного увлажнения. Избыточное увлажнение и положительные круглогодичные температуры способствуют развитию богатой растительности.

Из древесных растений в этой зоне произрастают каштаны (*Castanea*), виды дуба (*Quercus*) и самшита (*Buxus*), липа кавказская (*Tilia caucasica*), скумпия (*Cotinus coggygria*) и др. Встречаются здесь и хвойные породы: ель восточная (*Picea orientalis*), пихта кавказская (*Abies nordmanniana*). На почве имеется большое разнообразие мхов и папоротникообразных, которые растут не только на почве, но и на стволах деревьев. Благодаря деятельности человека растительный мир субтропиков пополнился и такими растениями, как чайное дерево, табак, пальмы, цитрусовые, маслины, эвкалипты и др.

Широко известны в культуре такие растения, как апельсин, грейпфрут, мандарин, лимон, фейхоа. Некоторые виды цитрусовых используют не только в пищу, но и как источник эфирных масел. Многочисленные сорта цитрусовых широко культивируют в странах с сухим субтропическим климатом. Наиболее холодостойкие формы выращивают на Черноморском побережье Кавказа.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ЗОНЫ И ИНТРАЗОНАЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

При рассмотрении растительного покрова земного шара в целом можно видеть, что расположение основных растительных сообществ определяется в первую очередь климатом. Из всех климатических факторов наибольшее влияние оказывают температура и осадки.

Температурный режим различных территорий зависит прежде всего от географического положения; известно, что от экватора к полюсам температура постепенно понижается. Особенности температурных режимов отдельных континентальных территорий связаны с их положением относительно высоты над уровнем моря.

На распределение осадков по поверхности Земли влияет перемещение воздушных масс, которое зависит от размещения горных хребтов, морей и суши.

Воздействие факторов привело к возникновению ряда климатических зон, которые определяют зональность растительности.

Экваториальная (внутренняя тропическая) зона занимает полосу суши, расположенную по обе стороны от экватора, примерно до 10° северной широты и 10° южной широты. Здесь на протяжении всего года выпадают обильные осадки. Немного севернее и южнее экватора обнаруживаются два пика количества осадков. Для этой зоны характерны высокие температуры и крайне незначительные среднемесячные их колебания.

Внешняя тропическая зона примыкает с юга и севера к экваториальной и доходит до 25° северной широты и 25° южной широты. В этой зоне температуры в течение года тоже довольно высокие. Сезон дождей сменяется относительно сухим периодом. В целом количество осадков снижается севернее к тропику Рака и южнее к тропику Козерога.

Субтропическая засушливая зона (зона пассатов) расположена в районах, прилегающих к Северному и Южному тропику. Осадков в ней выпадает очень мало, влажность воздуха минимальная. Преобладают восходящие потоки воздушных масс, поэтому небо всегда безоблачное. Суточные колебания температур весьма значительные.

Зона этезиев - зона, летний климат которой обусловлен влиянием смещающейся к полюсу субтропической засушливой зоны, а зимний - перемещением с запада областей низкого атмосферного давления (климат этой зоны часто называют средиземноморским). Здесь сухое лето и дождливая зима.

Для зоны умеренного климата характерны обильные осадки в течение всего года, что связано с перемещениями областей низкого атмосферного давления. Имеются районы с относительно теплыми, почти безморозными зимами и районы с холодной, но непродолжительной зимой. Эта зависимость связана с территориальной близостью к океану. В южном полушарии зона умеренного климата выражена слабо.

В зоне аридного климата умеренных широт осадков слишком мало, влажность воздуха чрезвычайно низкая, а климат континентальный.

Зона холодного климата умеренных широт расположена севернее предыдущей и характеризуется сравнительно теплым летом и продолжительной, суровой зимой. Эта зона охватывает большие территории севера Евразии и Северной Америки.

Арктическая (полярная) зона занимает области, расположенные вокруг полюса, где скапливаются массы холодного воздуха. Для арктической зоны характерны скудные осадки, чрезвычайно низкие температуры и полярный день (отсутствие ночи) в летнее время.

Размеры территорий, занимаемых климатическими, а соответственно, и растительными зонами, весьма различны. Неравномерное распределение этих зон определяется неодинаковым расположением суши в обоих полушариях и частично морскими течениями. Большая часть поверхности южного полушария покрыта водой, поэтому там преобладает океанический климат. Выраженного пояса пустынь здесь нет, а зоны умеренного климата едва выявляются. В северном полушарии прибрежные районы с океаническим климатом очень резко контрастируют с центральными районами, где господствует континентальный климат.

Климат изменяется не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлении. Это же происходит и с растительностью Земли. Вертикальное размещение поясов растительности в горах создает высотную поясность. Происходит последовательная смена растительных зон, но более быстрая, чем на равнине, поскольку на равнинах климат изменяется значительно медленнее, чем в горах.

Как известно, похолодание происходит не только в направлении от экватора на север и юг, но и с увеличением высоты. Изменение средней атмосферной температуры наблюдается при подъеме приблизительно на 100 м, что соответствует смещению на 1° широты. Это оказывает влияние на распространение растительности, например, растения, характерные для Арктики, могут встречаться и на экваторе в высокогорьях.

Между высокоширотными и высотными местообитаниями имеются и существенные различия. Так, в горах из-за прозрачности воздуха

солнечная радиация интенсивнее. Ночи в горах часто гораздо холоднее, чем в низменностях на той же широте. Температурный режим в большинстве случаев различен

на разных склонах одного горного массива. Зимой (например, в средних широтах северного полушария) южные и западные склоны обычно суше северных и восточных, поскольку северные склоны не испытывают прямого солнечного излучения, а восточные получают его утром, когда воздух еще не прогрет.

На определенную закономерность распределения растительности по поверхности Земли впервые обратил внимание А. Гумбольдт (1769- 1859). Он заметил, что растения имеют тенденцию встречаться в повторяющихся сочетаниях. Более того, если климат, почва и биологические взаимодействия сходны между собой, возникают и сходные группировки растений. А. Гумбольдт открыл также взаимосвязь между широтой и высотой над уровнем моря. Он же обнаружил, что подъем в горы в тропиках аналогичен путешествию на север или юг от экватора.

Однако имеются и такие растительные сообщества, которые не связаны с зональным расположением. Их распространение скорее зависит от определенных почвенных факторов. В этом случае говорят об *интразональной (азональной) растительности*, которая может встречаться в пределах одной или нескольких зон. Сюда относят растительность засоленных почв, болот, дюн, лугов и в определенном смысле - высокогорную растительность. Подобная растительность не образует своей самостоятельной зоны, а лишь встречается в пределах одной или нескольких зон.

Взаимодействием климата, топографии и типа почвы определяется распространение растительных сообществ, которые выделяют в следующие зоны: дождевые леса, саванны, листопадные тропические и муссонные леса, пустыни, степи, умеренные широколиственные леса, умеренные смешанные и хвойные леса, тайгу, тундры.

Растительность лугов

Луговые сообщества представлены мезофильными и многолетними гигрофильными травами. Луга могут быть первичными и вторичными или образованными после осушения болот. Первичные луга встречаются преимущественно в высокогорных районах. В лесной зоне луга имеют вторичное происхождение, что связано с вырубкой лесов. Покося и выпас скота препятствуют естественному восстановлению леса.

Равнины луга чаще находятся в поймах рек и на водоразделах. Луга в поймах рек называют *пойменными*, или *заливными*, они расположены на речных террасах, заливаемых во время паводка. На водоразделах их называют *внепойменными*, или *материковыми*. Материковые луга подразделяют на *насуходольные*, расположенные на возвышенных дренируемых участках, и *низинные*, занимающие увлажненные пониженные участки.

Пойменные луга подвергаются затоплению паводковыми водами иногда почти на месяц. При затоплении лугов на них оседают мелкие минеральные частицы, образуя наилок, в котором содержится большое количество минеральных веществ. В пойме выделяют три части: прирусловую, центральную и притеррасную.

- Прирусловая часть поймы наиболее приподнята, и в растительном покрове господствуют длиннокорневищные злаки: пырей ползучий (*Agropyron repens*), костер безостый (*Bromus inermis*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*) и др. Из разнотравья характерны гравилат речной (*Geum rivale*), герань луговая (*Geranium pratense*), порезник промежуточный (*Libanotis intermedia*) и др.

- Центральная часть поймы ниже прирусловой, она влажная и хорошо дренирована. В этой части поймы имеется максимальное количество видов растений: хорошо представлены злаки и очень много бобовых, а также обширен и состав разнотравья. Из злаковых растений здесь встречаются овсяница луговая (*Festuca pratensis*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), лисохвост

луговой (*Alopecurus pratensis*) и др. Бобовые представлены чинной луговой (*Lathyrus pratensis*), различными видами клеверов (*Trifolium*) и др. Из разнотравья обычны герань луговая (*Geranium pratense*), купальница европейская (*Trollius europaeus*), горичвет кукушкин (*Coronaria flos-cuculi*), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum*), виды лютиков (*Ranunculus*) и др.

• Притеррасная часть поймы - самая низкая и наиболее увлажненная: сюда стекают атмосферные осадки, здесь часто встречаются выходы грунтовых вод. Все это создает условия для избыточного увлажнения. В притеррасной пойме много осок (*Carex*), а из злаков типична щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa*).

Растительность болот

Болота формируются в условиях сильного переувлажнения и встречаются в любой зоне. Переувлажнение может быть связано с понижением рельефа, где накапливается вода, или с атмосферными осадками на слабодренируемых участках. В болотах развивается гигрофильная растительность. По составу растительности болота бывают травяными, моховыми и лесными.

По происхождению и обеспеченности питательными веществами выделяют три типа болот: низинные (эвтрофные), переходные (мезотрофные) и верховые (олиготрофные). Низинные и переходные болота получают влагу грунтовых вод и вод поверхностного стока, а верховые - только влагу осадков.

Низинные болота развиваются в понижениях рельефа и снабжаются грунтовыми водами, насыщенными солями. Эти болота богаты травянистой растительностью, иначе их называют травяными. Здесь произрастают рогоз широколистный (*Typha latifolia*), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), тростник обыкновенный (*Phragmites communis*), ирис болотный (*Iris pseudacorus*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*) и разнообразные виды осок (*Carex*). Древесные растения на этих болотах представлены ольхой черной (*Alnus glutinosa*), березой пушистой (*Betula pubescens*), ясенем обыкновенным (*Fraxinus excelsior*), многими видами ив (*Salix*); моховой покров образован зелеными мхами.

Переходные болота сочетают признаки верховых и низинных болот. Эти болота умеренно обеспечены элементами питания. На них растут березы, сосны, ивы, иногда можно встретить ель. Для них типичны сфагновые мхи и гигрофиты низинных болот.

Верховые болота расположены в основном на плоских водораздельных пространствах. Влагу верховые болота получают за счет атмосферных осадков, но вода с питательными веществами стекает вниз. Почвы в этих болотах бедны элементами питания и имеют кислую реакцию. Верховые болота покрыты сплошным ковром сфагновых мхов, поэтому их называют также сфагновыми.

Сфагновые болота наиболее широко представлены в лесной зоне. Растительный покров развивается в поверхностном слое торфа, а переувлажненный торф почти не содержит кислорода и беден питательными веществами. Растительный покров верховых болот крайне беден. Из травяных растений здесь можно встретить виды пушицы (*Eriophorum*), морошку (*Rubus idaeus*), росянку круглолистную (*Drosera rotundifolia*). Кустарники и кустарнички немногочисленны: клюква (*Oxycoccus palustris*), багульник болотный (*Ledum palustre*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), мирт болотный, или кассандра (*Chamaedaphne calyculata*), ива (*Salix*). Древесные растения представлены в основном сосной обыкновенной, а за Уралом - сосной сибирской.

При развитии болот сначала формируются болота низинного типа, по мере накопления торфа они становятся переходными, а затем - верховыми.

Сорно-рудеральная растительность

Рудеральная растительность занимает пустыри, участки около строений, вдоль дорог и другие вторичные местообитания. Как правило, эти растения - нитрофилы. У них нередко развиты различные защитные приспособления: ткани этих растений могут содержать яд; листья и стебель покрыты ядовитыми волосками, а сам стебель - колючками и прочими приспособлениями. К таким растениям относят лопух войлочный (*Arctium tomentosum*), виды крапивы (*Urtica*), белену черную (*Hyoscyamus niger*) и др.

Сорные (сеgetальные) растения приспособились к произрастанию на посевах сельскохозяйственных растений. Жизненный цикл некоторых сорных растений приспособлен к определенным культурам и связан с их жизненным циклом. К сорным растениям относят некоторые виды васильков (*Centaurea*), ежовник рисовый (*Echinochloa oryzoides*), плевел льновы́й (*Lolium linicolum*) и др.

Глава 10. ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Живые растения постоянно тестируют условия внешней и внутренней среды и соответствующим образом реагируют на них, в том числе и своими ростовыми процессами. Эти реакции служат для оптимизации условий питания и размножения. *Питание*, как известно, необходимо для существования организма, а *размножение* - для существования вида.

Физиология растений - наука о функциональной активности растительных организмов. Сведения о процессах, происходящих в живом растении, накапливались издавна, по мере развития ботаники. Прогресс в этой области биологии определялся использованием новых, все более совершенных методов исследования, заимствованных из физики и химии.

Физиология растений зародилась в XVII-XVIII вв. В классических трудах английского ботаника и врача С. Гейлса «Статистика растений» (1727) и итальянского биолога и врача М. Мальпиги «Анатомия растений» (1675-1679), наряду с описанием структуры растительных тканей и органов, излагаются результаты физиологических опытов. Эти опыты доказывали существование восходящих и нисходящих токов воды и питательных веществ у растений. В 1772-1782 гг. Д. Пристли, Я. Ингенхауз и Ж. Сенебье, дополняя друг друга, открыли явление фотосинтеза.

Как самостоятельная область знаний физиология растений стала рассматриваться с выхода в 1800 г. трактата Ж. Сенебье «Физиология растений», где ученый не только предложил термин «физиология растений», собрал и обработал все данные по этой дисциплине, известные к тому времени, но и сформулировал основные задачи физиологии растений и используемых методов.

Основателями отечественной физиологии растений стали А.С. Фаминцын, проведший фундаментальные исследования обмена веществ и энергии у растений, и К.А. Тимирязев, исследовавший роль хлорофилла в фотосинтезе и обосновавший космическую роль зеленых растений.

Со второй половины XX в. в физиологии растений происходит процесс слияния биохимии и молекулярной биологии, биофизики и биологического моделирования, цитологии, анатомии и генетики растений. Наряду с углублением исследований на субклеточном и молекулярном уровнях возрастает интерес к изучению систем регуляции и механизмов, обеспечивающих целостность растительного организма. Ускоряются исследования механизмов реализации наследственной информации, роли мембран в системах регуляции, механизмов действия фитогормонов. Этому способствует быстрый прогресс в разработке методов культуры органов, тканей и клеток.

Перед современной физиологией растений стоят многочисленные задачи, которые в обобщенном виде можно сформулировать следующим образом.

- Изучение закономерностей жизнедеятельности растений (механизмов питания, роста, движения, размножения, трансформации энергии, биоэлектрических и гормональных воздействий и др.).

- Разработка теоретических основ получения максимальных урожаев сельскохозяйственных культур. Причем со временем речь, возможно, будет идти не только о пищевых, технических, лекарственных и декоративных культурах, но и о культурах, выращенных на биомассу для получения топлива, а также белка и других органических продуктов.

- Разработка установок для осуществления процессов фотосинтеза в искусственных условиях. Это откроет перспективу получения топлива и промышленного производства продуктов питания и материалов.

Наряду с классическими методами исследований (полевым, вегетативным, водных культур и др.), физиология растений использует физико-химические методы, методы выращивания культуры клеток и тканей, на которых основана клеточная биотехнология, и др.

Основные разделы физиологии растений - фотосинтез и транспорт веществ, дыхание и обмен вторичных соединений, почвенное питание, водный обмен, рост и развитие, устойчивость растений.

ВОДООБМЕН И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВЕЩЕСТВ

Содержание воды в растительных тканях представляет собой исключительно изменчивую и динамическую величину. Оно сильно различается у разных видов, в различных частях растений, претерпевая сезонные и суточные изменения в одних и тех же тканях. Изменения обуславливаются возрастом ткани, доступностью почвенной влаги и соотношением поглощения воды и транспирации.

В результате фотосинтеза, с одной стороны, и поступления через корень воды с растворенными в ней питательными веществами, с другой стороны, создаются два тока различных веществ двустороннего транспорта: восходящий и нисходящий. *Привосходящем токе (транспирационном)* растворенные минеральные вещества идут от корня по стеблю к листьям и другим органам растения. Большая часть воды восходящего тока в процессе транспирации испаряется в атмосферу, а меньшая идет на метаболические реакции, поддержание тургора клеток, для транспорта органических веществ по флоэме от листьев к корням. *Нисходящий ток (ток ассимилянтов)* переносит органические вещества, полученные в результате фотосинтеза, из листьев к корням, а также к цветкам и плодам, где эти вещества участвуют в метаболизме или откладываются в запас. Восходящий ток осуществляется по ксилеме, а нисходящий - по флоэме. Такое перемещение веществ получило название *дальнего транспорта*.

Ближний транспорт - передвижение ионов, органических веществ и воды между клетками и тканями. При этом вода и растворенные вещества могут передвигаться по клеточным стенкам, т.е. по *апопласту* и *цитоплазме* клеток, соединенных друг с другом плазмодесмами, т.е. по *симпласту*. По апопласту передвигаются вода и минеральные вещества, а по симпласту - минеральные и органические вещества.

Путем диффузии и обменных процессов ионы поступают в клеточные стенки корневых волосков и затем через коровую паренхиму перемещаются к проводящим пучкам (*радиальный транспорт*). Это передвижение происходит как по клеточным стенкам - апопласту, так и по симпласту. Перемещение ионов по апопласту идет за счет

диффузии и обменной адсорбции по градиенту концентрации и ускоряется током воды. Благодаря функциональной активности плазмалеммы поглощение цитоплазмой может происходить уже в корневых волосках (ризодерме) и на всем пути движения ионов по апопласту.

Движение минеральных веществ по симпласту осуществляется благодаря движению цитоплазмы (и, возможно, по каналам ЭПС), а между клетками - по плазмодесмам. Направленному движению по симпласту могут способствовать градиенты концентрации веществ. Эти градиенты возникают вследствие того, что вещества, поступившие в клетку, включаются в процессы метаболизма и их концентрация снижается.

Диффузия ионов и молекул по свободному пространству клеток прерывается на уровне эндодермы. Ее клетки с подковообразными утолщениями и поясками Каспари служат непреодолимым барьером для передвижения веществ по апопласту, поскольку содержат суберин, обладающий гидрофобными свойствами. Таким образом, единственный путь дальнейшего перемещения веществ через эндодерму - транспорт по симпласту, что обеспечивает метаболический контроль поступления веществ. Существование в эндодерме *пропускных клеток*, в которых подковообразные утолщения и *пояски Каспари* недоразвиты или отсутствуют, позволяет незначительной части поглощенных веществ избежать метаболического контроля.

Поглощение воды из внешней среды служит обязательным условием существования любого живого организма. Вода может поступать в клетки растений благодаря набуханию биокolloидов и дальнейшему увеличению степени их гидратации. Такое поступление воды характерно для сухих семян, помещенных в воду. Однако главный способ поступления воды в живые клетки растений - ее осмотическое поглощение.

Осмозом называют прохождение молекул растворителя из области с более высокой концентрацией в область с более низкой через разделяющую их полупроницаемую мембрану. Во всех биологических системах растворителем служит вода. Растительная клетка окружена клеточной стенкой, которая обладает определенной эластичностью и может растягиваться. Вакуоль содержит большое количество осмотически активных веществ: сахаров, органических кислот, солей, которые способствуют поддержанию осмотического давления в клетке. Поскольку мембрана избирательно проницаема и вода проходит через нее значительно легче, чем вещества, растворенные в клеточном соке и цитоплазме, при помещении клетки в воду последняя, по законам осмоса, будет поступать внутрь клетки.

Водные растения, как правило, не испытывают недостатка в воде. Вышедшие на сушу растения приобрели способность создавать внутри своего тела непрерывный восходящий ток воды. Этот ток начинается на поглощающей воду поверхности корней, пронизывает все растение и заканчивается на испаряющей поверхности наземных органов, главным образом листьев. Следовательно, водообмен у растений складывается из трех этапов:

- 1) поглощение воды корнями;
- 2) передвижение ее по сосудам;
- 3) испарение листьями - *транспирация*.

Хотя небольшое количество воды может поглощаться и надземными частями растения, практически вся вода и минеральные соли поступают в организм высших растений через корневую систему из почвы.

Наиболее интенсивное поглощение воды происходит в зоне развития корневых волосков. Из них вода поступает через кору, эндодерму (самый внутренний слой клеток коры) и перицикл к первичной ксилеме. Попав в проводящие элементы ксилемы, вода поднимается по корню и стеблю в листья.

Вода с растворенными веществами перемещается в растениях по *апопластному* (по клеточным оболочкам), *симпластному* (от протопласта к протопласту через плазмодесмы) или *смешанному* путям. Поскольку сопротивление клеточных стенок для воды значительно ниже по сравнению с сопротивлением цитоплазмы, более быстрый транспорт воды осуществляется через корень по апопласту.

В сосуды ксилемы вода поступает благодаря осмотическому механизму. Суть этого механизма заключается в том, что внутри корневого волоска концентрация осмотически активных веществ выше, чем в почве, и, всасывая воду, клетки корневого волоска разбавляют концентрацию клеточного сока. *Осмотически активными веществами* в сосудах и их клеточных стенках служат минеральные и органические вещества, выделяемые активными ионными насосами, функционирующими в плазмалемме паренхимных клеток, окружающих сосуды. Накопление этих осмотически активных веществ в сосудах создает сосущую силу, способствующую осмотическому транспорту воды в ксилему.

В результате активной работы ионных насосов в корне и осмотическому (пассивному) поступлению воды в сосуды ксилемы в них развивается гидростатическое давление, получившее название *корневого давления*. Оно обеспечивает поднятие *ксилемного раствора* по сосудам ксилемы из корня в надземные части. Механизм поднятия воды по растению вследствие развивающегося корневого давления называют *нижним концевым двигателем*.

Когда вода испаряется с поверхности клеточных оболочек листьев, ее замещает вода из клеток, диффундирующая через плазматическую мембрану. Мембрана свободно пропускает воду, но она непроницаема для растворенных веществ, находящихся в клетке. В результате концентрация веществ в клетке повышается, а водный потенциал снижается. Возникает градиент водного потенциала между этой клеткой и соседними клетками, более насыщенными водой. Ввиду чрезвычайной силы сцепления молекул воды это натяжение существует на всем протяжении стебля до самых корней, так что вода вытягивается из них, продвигается по ксилеме и распределяется среди клеток, которые испаряют ее в атмосферу.

Примером работы нижнего концевого двигателя может служить так называемый плач растений. Весной у деревьев с еще не распустившимися листьями можно наблюдать интенсивный ксилемный ток жидкости снизу вверх через надрезы ствола и даже верхние ветки кроны. У вегетирующих растений при удалении стебля с листьями из оставшегося пенька довольно долго выделяется *ксилемный сок*, или *посока*. Еще одним примером работы нижнего концевого двигателя служит *гуаттация*. При высокой влажности воздуха на концах и зубчиках листьев выделяются капельки жидкости. Функцию выделения жидкости из тканей листьев выполняют специальные образования - *гидатоды*, локализованные в зубчиках листьев. В гуаттационной жидкости обнаружены минеральные и органические соединения.

Согласно *теории сцепления (когезионной теории)*, вода в капиллярных трубках сосудов ксилемы поднимается вверх в ответ на присасывающее действие листьев вследствие действия сил сцепления (когезии) молекул воды друг с другом и действия сил прилипания (адгезии) столба воды к гидрофильным стенкам сосудов. Обе силы препятствуют также образованию полостей у стенок сосудов, заполненных воздухом и способных закупорить сосуд.

Абсолютная скорость передвижения воды по ксилеме невелика, но такая скорость снижает сопротивление движению воды, возникающее в капиллярах сосудов древесины, и сосущая сила клеток листьев оказывается достаточной как для удержания всей массы воды в стебле, так и для транспорта ее наверх.

Ввиду необходимости максимального контакта с воздушной средой растение имеет очень большую листовую поверхность. Увеличение поверхности облегчает поглощение углекислого газа, улавливание света, и это же создает огромную поверхность испарения. В результате потери воды клетками листьев в них снижается водный потенциал, т.е. возрастает сосущая сила листа. Это приводит к усилению поглощения клетками листа воды из ксилемы жилок и передвижению воды по ксилеме из корней в листья. Таким образом, *верхний концевой двигатель*, обеспечивающий передвижение воды вверх по растению, создается и поддерживается высокой сосущей силой транспирирующих клеток листовой паренхимы. Верхний концевой двигатель может работать и при полном отключении нижнего концевого двигателя. Для его работы используется энергия внешней среды - температура, движение воздуха. Сила верхнего концевого двигателя будет тем больше, чем активнее транспирация.

Таким образом, продвижению воды с растворенными в ней солями способствуют сосущая сила корневых волосков, корневое давление, сила сцепления между молекулами воды и стенками сосудов, а также сосущая сила листьев, которые постоянно испаряют воду, притягивая ее из корней.

Транспирация представляет собой физиологический процесс испарения воды растением. Основным органом транспирации - лист. Вода испаряется с поверхности листьев и через устьица. Снаружи листья имеют однослойный эпидермис, внешние стенки клеток которого покрыты кутикулой, а часто и восковым налетом. Эпидермис вместе с кутикулой образуют эффективный барьер на пути движения воды.

Транспирация складывается из двух процессов:

1) передвижения воды из листовых жилок в поверхностные слои стенок клеток мезофилла;

2) испарения воды из клеточных стенок в межклетные пространства и подустыичные полости с последующей диффузией в окружающую атмосферу через устьица (*устыичная транспирация*) или испарения воды из клеточных стенок эпидермиса в атмосферу путем *кутикулярной транспирации*.

Вода транспортируется к испаряющим поверхностям преимущественно по клеточным стенкам. Как и в корне, это обусловлено тем, что в клеточных стенках вода встречает более слабое сопротивление, чем при перемещении через протопласты и вакуоль. Чем меньше относительная влажность атмосферного воздуха, тем ниже его водный потенциал. Молекулы воды перемещаются из растения в направлении более низкого водного потенциала, т.е. из тканей наружу через устьица.

Устьица играют важнейшую роль в газообмене между листом и атмосферой; это основной проводящий путь для водяного пара, кислорода и углекислого газа. В среднем число устьиц колеблется от 50 до 500 на 1 мм². Транспирация с поверхности листа через устьица идет почти с такой же скоростью, как и с поверхности чистой воды.

При открытых устьицах потери воды через кутикулу листа обычно незначительны по сравнению с общей транспирацией. Однако, если устьица закрыты, например, во время засухи, кутикулярная транспирация приобретает большое значение в водном режиме растений многих видов. У молодых листьев с тонкой кутикулой кутикулярная транспирация составляет около половины всей транспирации, а у зрелых листьев с более мощной кутикулой на нее приходится лишь незначительная часть общей транспирации.

Открытие устьиц регулируется несколькими взаимодействующими механизмами. Движущая сила, вызывающая изменение ширины устьичной щели, - изменение тургора замыкающих клеток. По мере поглощения воды замыкающей клеткой более тонкая и эластичная часть ее стенки, удаленная от щели, растягивается. Поскольку более толстый и менее эластичный участок стенки, окаймляющий щель, растягивается слабее, замыкающие клетки принимают полукруглую форму, в результате чего устьица раскрываются.

Факторы внешней и внутренней среды прямо или косвенно влияют на состояние устьичного аппарата. Из внешних факторов наибольшее влияние оказывают влажность воздуха и условия водоснабжения, свет и температура, а из внутренних - парциальное давление углекислого газа в системе межклетников, ионный баланс и фитогормоны. Фитогормон *цитокинин* способствует открытию устьиц, а *абсцизовая кислота* - закрыванию.

Сильное влияние на работу устьиц оказывает степень насыщенности клетки водой. Различают гидропассивную и гидроактивную устьичные реакции. *Гидропассивное закрывание* устьиц связано со сдавливающим действием соседних клеток эпидермиса в условиях их полного тургора, а гидропассивное открытие может произойти при ослаблении этого сдавливания в условиях дефицита влаги.

Гидроактивное закрывание устьиц произойдет, как только транспирация превысит корневое всасывание и снижение тургора в замыкающих клетках достигнет критического уровня. Реакция закрывания устьиц по мере развития водного дефицита в тканях обусловлена увеличением абсцизовой кислоты в клетках листа, которая нарушает обмен ионами водорода и кальция в замыкающих клетках.

На свету при хорошем водоснабжении устьица открываются тем шире, чем больше интенсивность освещения. Усиление синтеза углеводов в замыкающих клетках увеличивает их сосущую силу и вызывает поглощение воды, способствуя открытию устьиц. Состояние устьиц зависит и от концентрации углекислого газа. Если концентрация углекислого газа в подустьичной полости падает ниже 0,03%, тургор замыкающих клеток увеличивается и устьица открываются (усиление фотосинтеза приводит к снижению концентрации углекислого газа).

Колебания интенсивности транспирации отражают изменения степени открытия устьиц в течение суток. Закрывание устьиц в полдень может быть связано как с увеличением содержания углекислого газа в листьях при повышении температуры воздуха, так и с возможным водным дефицитом, возникающим в тканях при высокой температуре, низкой влажности воздуха и особенно в ветреную погоду. Как уже отмечалось, это приводит к увеличению концентрации абсцизовой кислоты и закрыванию устьиц. Снижение температуры воздуха во второй половине дня способствует открытию устьиц и усилению фотосинтеза.

Процессы транспирации и усвоения углерода связаны друг с другом. Для того чтобы получить углекислый газ (открытие устьиц), растение вынуждено отдавать воду, а уменьшение потери воды (закрывание устьиц) снижает и приток углекислого газа. В сельском и лесном хозяйствах для получения максимального урожая важно знать соотношение между продукцией фотосинтеза и расходом воды у выращиваемых растений в целях их регуляции. При недостатке водоснабжения в структуре и функциональной активности клеток наблюдаются различные нарушения, поэтому для получения устойчивых урожаев в засушливых районах необходимо развивать орошаемое земледелие. В условиях высокой сухости почвы большую роль в поддержании водного режима растений может играть их опрыскивание (создание искусственной росы).

В настоящее время выработана система мероприятий по борьбе с засухой, в числе которых большое место занимает искусственное орошение. Суть его заключается в установлении рационального поливного режима и системы питания растений в разных почвенно-климатических районах. Среди проблем поливного режима сельскохозяйственных культур наиболее важен вопрос о верхней и нижней границах допустимой влажности почвы в активном корнеобитаемом слое. *Верхний предел* доступной почвенной влаги называют *полевой влагоемкостью*. Если влажность почвы превышает полевую влагоемкость, то избыточная влага оказывается малополезной из-за недостатка кислорода. При иссушении почвы до влажности устойчивого завядания (*нижний предел* доступной влаги) растения страдают от острой почвенной засухи, неблагоприятно сказывающейся на всей дальнейшей жизнедеятельности, в том числе и на урожайности.

КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Первый физиологический эксперимент по изучению питания растений провел в 1629 г. голландский естествоиспытатель Я.Б. ван Гель-

монт. Он посадил в глиняный горшок с сухой почвой ивовую ветвь и регулярно поливал ее дождевой водой. Через пять лет растение и почва были взвешены отдельно. Масса ивы увеличилась во много раз, а масса почвы уменьшилась всего на несколько граммов. Исходя из этого Гельмонт сделал вывод, что вся растительная масса была создана за счет воды. Этот опыт послужил основой для создания *водной теории* питания, которая довольно долго держалась в ботанике.

Однако еще Аристотель (384-322 до н.э.) выдвинул предположение, что растения получают пищу из почвы в виде сложных веществ. Это предположение в конце XVIII в. развил немецкий агроном А. Тэер, который разработал *гумусовую теорию* питания растений, согласно которой растения питаются гумусом и водой.

Немецкий химик Ю. Либих, один из основателей агрохимии, в 1840 г. опубликовал книгу «Химия в приложении к земледелию и физиологии», где, возражая против гумусовой теории, обосновал *теорию минерального питания растений*. По этой теории основой плодородия служат минеральные вещества. В то же время Ю. Либих считал, что растения поглощают азот из воздуха в виде аммиака, и отвергал значимость органических веществ почвы для развития растений. Ю. Либих сформулировал *закон минимума*, согласно которому внесение любого количества минеральных веществ в почву не даст прирост урожая, пока не будет ликвидирован недостаток веществ, содержащихся в минимальных количествах. Он разработал также *закон возврата*, указывающий на необходимость возвращать в почву питательные вещества, изъятые растением.

Российские ученые П.А. Костычев и В.В. Докучаев разработали основы научного почвоведения. Отечественный агрохимик К.К. Гедройц обосновал учение о *почвенном поглощающем комплексе*, а С.Н. Виноградский провел обширные исследования биологических процессов, происходящих в почве, и поэтому по праву считается основателем почвенной микробиологии. Помимо бактерий, трансформирующих различные формы азота, в почве имеются бактерии разложения. Некоторые бактерии снабжают растения витаминами и аминокислотами, поэтому роль микроорганизмов в почве очень велика.

Все эти исследования привели к правильному пониманию того, что плодородие почв связано как со специфическими особенностями материнской горной породы, так и с деятельностью почвенных микроорганизмов, которые минерализуют органические остатки.

Содержание минеральных элементов в растении

Для нормальной жизнедеятельности растений необходимы 19 элементов: углерод, водород, кислород, азот, фосфор, сера, калий, кальций, магний, железо, марганец, медь, цинк, молибден, бор, хлор, натрий, кремний, кобальт.

Углерод, водород и кислород поступают в растение преимущественно в виде CO_2 , O_2 и H_2O . Эти элементы, а также азот называют *органогенами*. Углерод составляет в среднем 45% сухой массы тканей, O - 42%, H - 6,5%, N - 1,5%. Все вместе органические вещества составляют 95% сухой массы тканей, а 5% приходится на *зольные вещества* (P, S, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si, Na и др.). О минеральном составе растений судят по анализу золы, остающейся после сжигания органического вещества. Перечисленные вещества золы относят к *макроэлементам*. Элементы, которые присутствуют в тканях в концентрациях от 0,001% и ниже (на сухую массу тканей), называют *микроэлементами* (Mn, Si, Zn, Co, Mo, B, Cl, Br и др.). Содержание элементов в тканях растений непостоянно и может изменяться под влиянием факторов внешней среды.

Среди высших растений встречаются виды, резко отличающиеся от других по содержанию определенных элементов: Na - их называют *натриефилами* и Ca - *кальциефилами*. Сюда относится большинство бобовых, что обусловлено характером почв и генетически закрепленными функциями данных элементов. Некоторые растения могут накапливать F, Al и другие элементы до токсического уровня.

Фосфор. Концентрация фосфора в растительных тканях составляет 0,2-1,3% сухой массы растения; это важнейший элемент питания растений. Он входит в состав белков (*фосфопротеинов*), нуклеиновых кислот, фосфолипидов, нуклеотидов, принимающих участие в энергетическом обмене, синтезе витаминов и других соединений. Фосфор играет особо важную роль в энергетике клетки, поскольку именно в форме высокоэнергетических эфирных связей фосфора или пирофосфатных связей (АТФ) запасается энергия в живой клетке. Еще одна функция фосфора - участие в фосфорилировании клеточных белков; этот процесс контролирует многие процессы метаболизма. При дефиците фосфора снижается скорость поглощения кислорода, изменяется активность ферментов, участвующих в дыхательном метаболизме, тормозится процесс синтеза белков и свободных нуклеотидов.

Сера. Содержание серы в растительных тканях относительно невелико - 0,2-1% сухой массы. Она тоже входит в число основных питательных элементов. Потребность в сере высока у растений, богатых белками (например, у бобовых), но особенно сильно она выражена у представителей семейства крестоцветных.

Сера входит в состав важнейших аминокислот - цистеина и метионина. Другая важная функция серы в растениях состоит в поддержании определенного уровня окислительно-восстановительного потенциала клетки. Сера входит в состав важнейших биологических соединений (таких как коэнзим А) и витаминов (таких как липоевая кислота, биотин, тиамин). Некоторые виды растений содержат в малых количествах летучие соединения серы, они могут входить, например, в состав фитонцидов чеснока и лука. Недостаток серы снижает фотосинтез, синтез белков и скорость роста растений, особенно надземной части.

Калий. Содержание калия в растительных тканях составляет 0,5- 1,2% в пересчете на сухую массу. Это один из самых необходимых элементов минерального питания растений. Особенно высока концентрация калия в овощных культурах - огурцах, томатах, капусте. Присутствие калия влияет на коллоидно-химический состав цитоплазмы, от которого существенно зависят практически все процессы в клетке. Калий необходим также для поглощения и транспорта воды по растению. Большое значение имеет калий в механизме открывания и закрывания устьиц.

При недостатке калия листья начинают желтеть снизу вверх, от старых к молодым, причем они желтеют с краев. Недостаток калия снижает также продуктивность фотосинтеза, прежде всего за счет уменьшения скорости оттока ассимилянтов из листьев.

Кальций. Содержание кальция в растительных тканях составляет 5-30 мг на 1 г сухой массы. Он выполняет многообразные функции в обмене веществ клеток и организма в целом. Это связано с его влиянием на структуру мембран, ионные потоки через них, биоэлектрические явления, на перестройку цитоскелета. Кальций активизирует также ряд ферментных систем клетки.

При недостатке кальция у делящихся клеток не образуются новые клеточные стенки. Кроме того, при этом происходит ослизнение клеточных стенок и разрушение клеток. В результате корни, листья и отдельные участки стебля загнивают и умирают.

Железо. Среднее содержание железа в растительных тканях составляет 0,002-0,08% сухой массы. Железо принимает участие в процессах фотосинтеза и дыхания. Оно также катализирует начальные стадии образования хлорофилла. Недостаток железа приводит к снижению интенсивности дыхания, фотосинтеза и выражается в пожелтении и быстром опадении листьев.

Азот. Азот входит в состав белков, нуклеиновых кислот и многих жизненно важных органических соединений. Для растений азот - дефицитный элемент. При его недостатке происходит торможение роста растений, ослабление синтеза хлорофилла и его полное разрушение, что приводит к более раннему созреванию семян.

Растения для своего развития нуждаются в значительных количествах азота. Запасы азота в почве могут пополняться различными путями. В естественных условиях основная роль в этом принадлежит специализированным группам микроорганизмов - азотфиксаторам, а также почвенным бактериям, способным минерализовать недоступный растениям органический азот животных и растительных остатков и азот гумуса.

Процессы разложения органического вещества почвы играют чрезвычайно важную роль в обеспечении растений источником азотного питания. Эти органические соединения разлагаются на более простые соединения бактериями и различными грибами и выделяют ион аммония в процессе *аммонификации*. Биологическое окисление аммиака и ионов аммония (нитрификация) последовательно осуществляется двумя группами специализированных автотрофных бактерий-хемосинтетиков: *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*. Первые окисляют аммиак до нитритов, вторые - нитриты до нитратов. Практически весь азот поглощается растениями в форме нитратов.

Содержание в почве доступного растениям азота определяется не только микробиологическими процессами минерализации органического азота и скоростью его поглощения растениями, его вымыванием из почвы, но и скоростью *денитрификации*, осуществляемой анаэробными бактериями. Этот процесс особенно интенсивно протекает во влажных, затопляемых и слабоаэрируемых почвах.

Микроорганизмы, осуществляющие биологическую азотфиксацию, можно разделить на две группы:

- 1) свободноживущие;
- 2) живущие в симбиозе с высшими растениями (симбиотические). *Свободноживущие азотфиксаторы (Azotobacter)* представлены гете-

ротрофами и нуждаются в углеводном источнике питания, поэтому они часто связаны с микроорганизмами, способными к разложению целлюлозы и других полисахаридов.

К группе *симбиотических азотфиксаторов* относят бактерии рода *Rhizobium*, образующие клубеньки на корнях бобовых растений (таких как клевер, соя, люцерна, горох), а также некоторые грибы и цианобактерии. Бактерии проникают в корневые волоски растений семейства бобовых на стадии проростков. Внутри клубеньков бактерии ассимилируют молекулярный азот, переводя его в усваиваемые растениями соединения, используя их для синтеза аминокислот и других азотсодержащих соединений. Среди всех азотфиксирующих организмов по количеству фиксируемого азота симбиотические бактерии занимают особое место.

При связывании азота клубеньковыми бактериями, живущими в симбиозе с бобовыми, один гектар почвы ежегодно может обогащаться на 200-300 кг азота. Свободноживущие бактерии, к примеру, обогащают почву на 15-30 кг. Основная роль в процессе азотфиксации принадлежит специальному ферменту - *нитрогеназе*, который использует энергию АТФ.

Бобовые - самая большая группа растений, вступающая в симбиоз с бактериями для синтеза азота, но существуют и другие растения, образующие симбиоз для фиксации азота. Например, на корнях ольхи имеются клубеньки, населенные актиномицетами, что значительно обогащает лесную почву. У некоторых тропических деревьев и кустарников клубеньки развиваются на листьях, которые могут образовывать азотфиксирующие цианобактерии рода *Nostoc*.

Удобрения и их значение

В естественных биоценозах поглощенные из почвы соединения частично возвращаются в нее с опавшими листьями и ветками. При уборке урожая вещества, поглощенные из почвы, устраниваются. Для предотвращения истощения почвы и получения высоких урожаев необходимо внесение удобрений. Согласно *закону минимума* (закону ограничивающего фактора), сформулированному Ю. Либихом, урожайность определяется количеством того элемента в почве, который находится в минимуме. Увеличение содержания этого элемента за счет внесения удобрений будет приводить к возрастанию урожайности.

Различают минеральные и органические, промышленные (фосфорные, калийные, азотные) и местные (торф, навоз, золу) удобрения. Промышленные удобрения делят на простые (с одним элементом питания) и комплексные (с двумя питательными элементами или более).

• Фосфорные удобрения делят на три группы:

- 1) водорастворимые (простой суперфосфат);
- 2) нерастворимые в воде, но растворимые в слабых кислотах (преципитат, томасшлак);
- 3) нерастворимые в воде и плохо растворимые в слабых кислотах (фосфоритная и костяная мука).

• Калийные удобрения. Растения поглощают калий больше всего из зольных элементов. Основой калийных удобрений служит хлористый калий, который применяют на всех почвах и под все культуры. Сульфат калия особенно важен для культур, чувствительных к хлору (лен, картофель, цитрусовые). Калимагнезию используют на песчаных и супесчаных почвах, бедных калием и магнием.

• Азотные удобрения делят на четыре группы:

- 1) нитратные (селитры) - щелочные, эффективные на кислых почвах;
- 2) аммонийные и аммиачные (сульфат аммония, аммиачная вода), эффективные на нейтральных и слабощелочных почвах;

3) аммонийно-нитратные, основное удобрение - аммиачная селитра, содержит до 34% азота;

4) мочевины - содержит около 46% азота.

- Микроудобрения. Восполняют недостаток в микроэлементах и улучшают использование растениями основных питательных веществ.

- Органические удобрения - навоз, торф, птичий помет; оптимально их совместное внесение с минеральными удобрениями. Представляют собой важный дополнительный источник основных минеральных элементов, улучшающих структуру почвы и ее биологическую активность.

- Бактериальные удобрения. Используют для поддержания биологической активности почвы. К ним относят бактерии разложения органических соединений фосфора в почве (фосфобактерии), а также свободноживущие и симбиотические азотфиксирующие бактерии.

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост растений

Способность к росту - одна из главных особенностей всех живых организмов. В росте многоклеточного организма можно различить три стадии:

- деление клеток (увеличение количества клеток в результате митоза);
- рост клеток (увеличение размеров клеток в результате поглощения воды и процессов синтеза);
- дифференцировка клеток (специализацию клеток в зависимости от вида тканей).

Все стадии роста связаны с биохимической активностью, особенно важная роль принадлежит белковому синтезу. Изменения, происходящие на клеточном уровне, приводят к изменениям общей формы и структуры как отдельных органов, так и организма в целом.

Растения, в отличие от животных, способны расти в течение всей своей жизни, образуя новые ткани и органы, которые закладываются в эмбриональных зонах - меристемах. В зависимости от расположения в органах растений образовательной ткани различают несколько видов деления:

- апикальный (верхушечный) рост - образовательные ткани расположены на концах побегов и корней;
- латеральный (боковой) рост - образовательная ткань продуцирует слои клеток вдоль каждого побега и корня;
- интеркалярный (вставочный) рост - рост стебля за счет вставочной меристемы в узлах.

Растения для своего роста нуждаются в солнечном свете, углекислом газе, а также в поступлении воды и минеральных веществ. Из всего этого создаются вещества, свойственные самому растению, причем простые элементы превращаются в сложные органические молекулы, из которых и состоит растение. Однако рост не представляет собой простое увеличение массы и объема растения. Растение дифференцируется, приобретая определенную форму, образуя разнообразные клетки, ткани и органы. Его развитие зависит от взаимодействия внутренних и внешних факторов.

На рост растений оказывают влияние многие факторы внешней среды, и прежде всего физические: свет, температура, сила тяжести, газовый состав, влажность, питательные вещества. Находясь в составе сообщества, растение испытывает влияние

продуктов жизнедеятельности других растений, а также физиологически активных веществ микроорганизмов.

Важнейшим внешним стимулом, оказывающим многообразное влияние на рост растений, служит свет. Он не только дает энергию для фотосинтеза и вызывает двигательные реакции, но и влияет на процессы развития. Рост растений может происходить на свету и в темноте. Зеленые органы высших растений в темноте приобретают ряд морфологических особенностей - такие растения называются *этиолированными*. У этиолированных растений недоразвиты, как правило, механические ткани и устьица. Растения лишены хлорофилла и имеют бледно-желтый цвет из-за присутствия каротиноидов. Этиоляция не связана с отсутствием хлорофилла или недостатком питания, она служит важной приспособительной реакцией проростков растения, находящихся в почве, позволяет им максимально расти в длину с минимальной затратой углеродных запасов. Для устранения этиоляции достаточно кратковременного (5-10 мин) освещения растений солнцем.

Как и другие процессы, рост растений зависит от температуры. В зависимости от приспособленности к действию температур различают растения:

- теплолюбивые - минимальная точка для их роста выше 10 °С, оптимальная - 30-40 °С;
- холодостойкие - с минимальной температурой 0-5 °С и оптимальной - 25-31 °С.

Оптимальной называют температуру, при которой рост осуществляется наиболее быстро. Однако высокая скорость роста не всегда благоприятна для формирования растения.

Процесс роста клеток растений за счет их растяжения связан с поступлением в клетки воды, поэтому при недостаточном снабжении клеток водой их рост задерживается. При длительном недостатке воды в тканях фаза растяжения заканчивается быстрее, что приводит к укорочению стебля и корня, уменьшению размеров листьев.

Для роста растений необходимо присутствие кислорода, но кратковременное снижение его содержания наполовину незначительно сказывается на росте. Избыток углекислого газа в воздухе приводит к увеличению растяжимости клеточных стенок и кратковременному усилению роста тканей. Углекислый газ снижает рН клеточных стенок и тем самым индуцирует рост клеток.

На рост растений благоприятно влияет высокое содержание в почве минеральных элементов, особенно азота. Однако высокие концентрации азота, способствующие быстрому росту растений, задерживают процессы дифференцировки (в частности, закладку цветков). Высокий минеральный фон приводит к разрастанию вегетативных органов.

Физиологические процессы у растений координируются веществами, которые в той или иной мере влияют на рост, поэтому их обычно называют *ростовыми*. Выделяют 5 основных классов ростовых веществ: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовую кислоту и этилен.

1. Ауксины - образуются в апикальных меристемах и стимулируют клеточное растяжение, рост отрезков стеблей, листьев и корней, вызывают их изгибание, а также усиливают образование корней

у черенков. В сочетании с цитокининами и гиббереллинами стимулируют дифференцировку клеток.

2. Гиббереллины - синтезируются в активно растущих органах и ускоряют процессы роста за счет деления и растяжения клеток. Кроме того, гиббереллины прерывают период покоя у семян клубней и луковиц.

3. Абсцизовая кислота - индуцирует и увеличивает период покоя, ускоряет образование отдельного слоя при опадении листьев, тормозит рост отрезков стеблей.

4. Цитокинины - синтезируются главным образом в меристеме корня и в составе пасоки поступают в побеги, где регулируют процессы обмена веществ. Кроме того, они активируют рост клеток листа, вызывают открывание устьиц. В цветковых растениях цитокинины обнаружены во всех тканях, особенно в меристемах.

5. Этилен - содержится в различных органах высших растений, способствует замедлению роста, ускорению старения клеток, созреванию и опадению плодов.

Процессы роста тесно связаны со способностью растений к разного вида движениям. Растения не способны к перемещению всего организма, но у них возможно движение отдельных частей и органов, и оно определяется тем, насколько чувствительно данное растение к внешним стимулам.

Тропизм - перемещение части растения, вызываемое и направляемое внешним стимулом. Тропизмы бывают положительными и отрицательными в зависимости от того, куда направлено ответное движение - по направлению к фактору или от него.

Наиболее известное взаимодействие между растением и внешней средой выражается в изгибании побега по направлению к свету - *фототропизм*. Эта реакция обусловлена действием ауксина, вызывающего растяжение клеток теневой стороны верхушки побега.

Другой распространенный тропизм - реакция на силу тяжести - *геотропизм*. Если проросток положить горизонтально, то у него корень будет изгибаться вниз, а побег - вверх. Существуют две гипотезы, объясняющие это явление. По одной гипотезе это связано с асимметричным перераспределением ауксина к нижней стороне органа. В таких условиях нижняя сторона побега должна расти вверх, а у корня верхняя сторона будет удлиняться быстрее, чем нижняя, и он изогнется вниз. По другой гипотезе имеется также много данных, свидетельствующих о том, что восприятие силы тяжести связано с осаждением пластид, содержащих крахмал (амилопластид), в специализированных клетках побега и корня. Они играют роль гравитационных рецепторов (статолитов), приводящих к формированию градиентов ростовых веществ.

Существуют и другие виды тропизмов, например хемотропизм и тигмотропизм. Пыльцевые трубки проявляют положительный *хемотропизм* в ответ на вещества, образуемые в микропиле семязачатка. Положительный хемотропизм свойствен и для гифов некоторых грибов, например мукора. Как хемотропизмы особого рода можно рассматривать положительную реакцию корней на воду (*гидротропизм*) и реакцию некоторых органов растений на воздух (*аэротропизм*). Достаточно распространенным тропизмом является реакция на контакт с твердым предметом - *тигмотропизм*. Одним из наиболее типичных примеров этого служит реакция усиков растения на твердую опору. Усики обвиваются вокруг любого предмета, которого они касаются. Клетки, касающиеся опоры, слегка укорачиваются, а клетки с противоположной стороны удлиняются. По некоторым данным, эта реакция происходит под действием ауксина.

Помимо направленных ростовых движений (*таксисов*) в ответ на внешние раздражители, растения способны совершать и ненаправленные движения отдельных органов - *настии*. Это движения (*изгибы*) частей растения в ответ на изменение факторов внешней среды (свет, прикосновение, температура и др.). Наблюдаются следующие настии:

- эпинастии - изгиб органа (чаще листа) происходит вниз; это может быть связано с ускорением роста на верхней стороне или падением тургорного давления в результате оттока воды (опускание листочков мимозы, вики, акации белой);

- гипонастии - изгиб органа за счет ускоренного роста или растяжения клеток нижней стороны черешка и центральной жилки (поднятие листовых пластинок на ночь вверх у лебеды, табака);

- никтинастии - двигательные реакции, вызванные наступлением темноты, - так называемый сон у растений (закрывание цветков, опускание на ночь соцветий у моркови);

- фотонастии - раскрытие лепестков цветков при усилении освещения (соцветия цикория, одуванчика, картофеля);

- термонастии - раскрытие лепестков при повышении температуры внутри цветка (тюльпан, мать-и-мачеха, мак огородный);

- сеймонастии - движение органов растений, представляющие ответ на удар или сотрясение (мимоза, кисличка, портулак).

В большинстве случаев настические движения обусловлены изменением тургора и происходят вследствие изменения концентрации осмотически активных веществ в специализированных клетках. Вследствие этого изменяются или уменьшаются поглощение воды и, соответственно, тургорное давление. Определенную роль в этом процессе играют и фитогормоны (ауксин, этилен), а также фитохром.

Нутации - круговые или маятниковые движения частей растения за счет периодически повторяющихся изменений величин тургорного давления и интенсивности роста противоположных сторон определенного органа. Лучше всего это выражено у верхушек и усиков вьющихся растений. У них во время роста верхушка делает равномерные нутационные движения и при контакте с опорой начинает обвиваться вокруг нее (хмель, тыква, горох, фасоль).

Процессам роста, как и другим физиологическим явлениям, свойственна *периодичность*, которая обуславливается как особенностями процессов роста, так и воздействием факторов внешней среды.

У растений наиболее распространены *циркадные (околосуточные) ритмы* с периодом приблизительно 24 ч. Эти ритмы тесно связаны с суточными колебаниями освещенности, температуры и других факторов внешней среды. Сложившаяся периодичность физиологических процессов некоторое время сохраняется и при изменении условий среды, т.е. регулируется внутренними факторами, вследствие чего их называют *эндогенными*. Внутренний механизм отсчета времени называют *биологическими часами*. Они дают возможность растениям реагировать на смену сезонов в результате точного измерения меняющейся продолжительности светового дня. Благодаря этому живые организмы хорошо приспособлены к условиям обитания и мало зависят от случайных погодных изменений.

Кроме суточной периодичности, рост растений подвержен изменениям в течение сравнительно длительных периодов, например, *сезонной периодичности*. Так, у растений умеренного пояса эта периодичность выражается в образовании годичных колец, когда прирост древесины летом достигает максимума и прекращается осенью, когда растение впадает в период покоя.

Для роста растений на любых этапах его развития характерен *период покоя*. Существует покой на этапе эмбрионального развития растений и покой побегов растений, находящихся на разных фазах эмбрионального развития. Различают *вынужденный покой*, причиной которого становятся факторы внешней среды, препятствующие прорастанию семян и росту побегов, и *физиологический покой*, обусловленный свойствами организма.

Покой почек и побегов в большей степени, чем покой семян, зависит от климатических условий и служит приспособлением для переноса неблагоприятных

условий. У большинства видов средней полосы состояние покоя контролируется *фотопериодической реакцией*, которая выполняет сигнальную роль. Удлинение дня ускоряет вегетативный рост, а укорочение приводит к остановке роста. Однако выход из состояния покоя необязательно контролируется изменением продолжительности дня. Для многих почек и семян выход из состояния покоя возможен лишь после длительного воздействия низких или, наоборот, высоких температур.

Тем не менее продолжительность дня (*фотопериод*) представляет очень важный внешний фактор в умеренных широтах. У растений такие явления, как цветение, образование плодов и семян, листопад и прорастание семян, тесным образом связаны с сезонным изменением продолжительности дня и температуры.

Растения содержат пигмент (*фитохром*), который существует в двух различных взаимопревращающихся формах: одна поглощает красный свет, другая - дальний красный свет. Молекула пигмента участвует во многих физиологических процессах у растений (фоторегуляции прорастания семян, цветения и др.).

Все растения по их отношению к продолжительности светового дня можно разделить на короткодневные, длиннодневные и нейтральные. *Короткодневные* растения цветут ранней весной или осенью и нуждаются для этого в более коротком световом дне. Среди короткодневных можно назвать некоторые виды хризантем, сою, землянику, первоцветы и др. Максимальный прирост и цветение у них наблюдаются при 8-часовом дне. *Длиннодневные* растения цветут главным образом летом и нуждаются в большей продолжительности дня (белена, рожь, пшеница, некоторые сорта картофеля, шпинат). Для перехода в фазу цветения им нужно более 12 ч. *Нейтральные к продолжительности дня* растения зацветают, как только созреют (огурец, табак, подсолнечник, кукуруза). Однако некоторые растения ведут себя как нейтральные только при определенной температуре.

Для всех органов растения свойственна определенная *симметрия* - расположение частей растения в пространстве, при котором плоскость симметрии разделяет его на зеркально идентичные половины. В зависимости от прохождения плоскостей симметрии различают:

- радиальные органы, через которые можно провести несколько плоскостей симметрии (корень, стебель);
- билатеральные органы, через которые можно провести только две плоскости симметрии (лист ириса, стебель кактуса);
- моносимметричные, когда можно провести только одну плоскость симметрии (цветки всех бобовых, губоцветных);
- несимметричные, когда нельзя провести ни одной плоскости симметрии (цветки валерианы).

Органы, имеющие одинаковое происхождение, имеющие морфологические отличия и выполняющие одинаковые или различные функции, называются *гомологичными*. К ним относят видоизменения какого-либо определенного органа: корня, листа или стебля. Органы, имеющие различное происхождение, не имеющие морфологических отличий, но выполняющие одинаковые функции, называются *аналогичными*. Например, колючки, предохраняющие от поедания органа животными, могут быть как стеблевого, так и листового происхождения.

Развитие растений

Качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей происходят в результате развития, которое осуществляется в течение всей жизни растения.

Развитие организма несет две смысловые нагрузки - это и индивидуальное развитие отдельного организма(*онтогенез*) и развитие организмов в ходе эволюции(*филогенез*). В ходе онтогенеза (от момента образования зиготы до созревания семени включительно) реализуется наследственная информация организма (генотип) в конкретных условиях окружающей среды. В результате действия условий среды обитания происходит формирование всех признаков и свойств данного организма (фенотип).

Растения растут и развиваются в течение всей жизни, индивидуальное развитие составляет их жизненный цикл (онтогенез).

В онтогенезе высших растений выделяют 4 периода:

- 1) эмбриональный;
- 2) догенеративный (виргинильный);
- 3) генеративный (зрелость);
- 4) сенильный (старость).

Эмбриональный период онтогенеза семенных растений охватывает развитие зародыша от образования зиготы до созревания семени включительно.

Догенеративный период состоит из нескольких этапов. *Этап проростка*, в свою очередь, состоит из фазы набухания семян, проклевывания, гетеротрофного роста проростка и перехода к автотрофному способу питания.

После периода покоя поглощение семенами воды служит пусковым фактором прорастания. Проклевывание начинается, когда влажность семян достигнет критической точки (40-65%), и в результате роста клеток зародышевого корня кончик корешка выталкивается из семени. Вслед за корнем начинает расти побег. Вдоль растущего корня появляются зоны деления, растяжения и дифференциации клеток. Побег удлиняется благодаря растяжению *гипокотыля* (например, у бобов и др.) или *мезокотыля* (например, у злаков). Листья в этот момент не развиваются, и гипокотиль в верхней своей части изгибается в виде крючка. У побега, достигнувшего поверхности земли, рост гипокотыля или мезокотыля прекращается, усиливается рост *эпикотыля* и листьев.

На *ювенильном этапе* растение еще сохраняет семядольные листья. Листья, растущие за ними, более мелкие, и их форма иногда не вполне похожа на листья взрослых особей. *Имматурный этап* у растений можно охарактеризовать как полувзрослое состояние, когда растение уже потеряло ювенильные черты, но еще не вполне сформировалось как взрослое растение.

Растения в *виргинильный период* не способны к половому размножению. В этот период осуществляются прорастание семян и формирование вегетативных органов. Продолжительность виргинильного периода у разных видов растений неодинакова - от нескольких недель до десятков лет. Виргинильный период характеризуется полным отсутствием цветения или же цветение выражено слабо даже при самых благоприятных для этого условиях. Виргинильное состояние поддерживается специфическим соотношением гормонов.

Генеративный период - период готовности к зацветанию и образованию органов генеративного размножения, период закладки и роста органов размножения, формирования семян и плодов. В этот период растение наиболее жизнеспособно, поскольку оно сформировало вегетативную массу, вполне достаточную для обеспечения роста и развития цветков, семян и плодов. На этом этапе происходит процесс воспроизведения себе подобных организмов, обеспечивающих непрерывность существования вида и его расселение.

Сенильный период начинается от полной потери способности растения к цветению и плодоношению до естественной смерти. Это период прогрессирующего ослабления всей жизнедеятельности. Старение имеет большое биологическое значение, поскольку служит одним из способов адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды. Оно также способствует более быстрой эволюции, поскольку ускоряет смену поколений.

В онтогенезе форма и размеры органов и растения в целом определяются количеством и локализацией делящихся и растягивающихся клеток, интенсивностью их дифференцировки и роста. Ход дифференцировки клеток, как и ход самого роста, контролируется фитогормонами. Формообразование (морфогенез) у растений включает процессы заложения, роста и развития клеток, тканей и органов, которые запрограммированы генетически.

Переход с этапа на этап сопровождается изменениями, которые приводят к образованию различных органов. Процесс появления различных органов происходит на протяжении всей жизни растения.

Продолжительность жизни у растений различна. *Однолетники* появляются весной из семян и заканчивают свой жизненный цикл в течение одной вегетации. *Двулетники* в первый год жизни развивают только вегетативные органы, а на второй год растение цветет и плодоносит. У *многолетних растений* (деревьев, кустарников, а также травянистых растений) жизненный цикл охватывает период от нескольких лет до нескольких сотен лет. Достигнув определенного возраста, могут цвести и плодоносить каждый год - *поликарпические растения*. Однолетние, двулетние и некоторые многолетние растения, цветущие и плодоносящие только один раз в жизни, представляют собой *монокарпические растения*.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

1. Цитология

Выберите один или несколько правильных ответов.

1. Элементами протопласта являются:

- а) цитоплазма;
- б) пластиды;
- в) вакуоль;
- г) ядро;
- д) клеточная стенка.

2. Утверждения, являющиеся положениями клеточной теории Т. Шванна и М. Шлейдена:

- а) клеточное строение всех ныне живущих организмов - свидетельство единства происхождения;
- б) все организмы состоят из одинаковых структурных единиц - клеток;
- в) клетки всех организмов сходны между собой по строению и химическому составу;
- г) клетка - единая элементарная и функциональная структура всех живых организмов;
- д) клеткообразование - универсальный принцип развития.

3. Эукариотами являются:

- а) вирусы;

- б) простейшие;
- в) грибы;
- г) водоросли;
- д) бактерии.

4. Отличие растительной клетки от грибной:

- а) в состав клеточной стенки входит хитин;
- б) наличие эндоплазматического ретикулума;
- в) запасное вещество - крахмал;
- г) запасное вещество - гликоген;
- д) наличие пластид.

5. Перечислите пигменты хлоропластов:

- а) хлорофиллы *a*, *b*;
- б) каротин;
- в) ксантофилл;
- г) фикобиллин;
- д) фикоэритрин.

6. Вакуоли хорошо заметны в клетках:

- а) старых;
- б) молодых;
- в) грибных;
- г) незрелого томата;
- д) спелого арбуза.

7. Функции цитоплазмы в растительной клетке:

- а) объединение всех клеточных структур;
- б) в ней протекает большая часть процессов клеточного метаболизма;
- в) цитоскелет;
- г) синтез нуклеиновых кислот;
- д) в ней растворены микро- и макроэлементы.

8. Хромосомы в растительной клетке находятся:

- а) в ядре;
- б) митохондриях;
- в) пластидах;
- г) рибосомах;
- д) ЭПС.

9. Функции белков в растительной клетке:

- а) хранение и передача генетической информации;
- б) катализаторы реакций;
- в) транспортная функция;
- г) они являются структурными элементами клетки;

д) цитоскелет.

10. Производными протопласта являются:

- а) ядро;
- б) вакуоль;
- в) митохондрии;
- г) клеточная стенка;
- д) пластиды.

11. Полисахаридами растений являются:

- а) глюкоза;
- б) крахмал;
- в) целлюлоза;
- г) гликоген;
- д) фруктоза.

12. Химическими компонентами клеточной стенки являются высокополимерные углеводы:

- а) целлюлоза;
- б) гемицеллюлозы;
- в) лигнин;
- г) пектины;
- д) гликопротеиды.

13. Экскреторными веществами в растительной клетке являются:

- а) инулин;
- б) белки;
- в) смолы;
- г) эфирные масла;
- д) щавелевокислый кальций.

14. Клетка - это:

- а) открытая структурированная самовоспроизводящаяся система;
- б) закрытая структурированная самовоспроизводящаяся система;
- в) система макромолекулярных комплексов биополимеров;
- г) система микромолекулярных комплексов биополимеров;
- д) жидкая протоплазма с твердым содержимым.

15. Реактив Судан III можно использовать для идентификации:

- а) липидов;
- б) слизи;
- в) жиров;
- г) белков;
- д) лигнина.

2. Растительные ткани

1. Определение ткани как совокупности клеток одинакового строения - независимо от того, разбросаны они в теле растения или составляют отдельные группы, дали:

- а) В. Иогансен;
- б) Ф.Э.Л. ван Тигем;
- в) Г. Винклер;
- г) А. де Барии;
- д) В. Вайнберг.

2. По положению в растении выделяют следующие виды меристем:

- а) апикальные;
- б) промежуточные;
- в) латеральные;
- г) интеркалярные;
- д) раневые.

3. Меристемы, образующие проводящие ткани, это:

- а) феллоген;
- б) камбий;
- в) прокамбий;
- г) перицикл;
- д) туника.

4. К первичным покровным тканям относят:

- а) эпидерму;
- б) ризодерму;
- в) перидерму;
- г) эпиблему;
- д) гиподерму.

5. Лигнификация клеточных оболочек характерна:

- а) для склеренхимы;
- б) каменистых клеток;
- в) перидермы;
- г) проводящих элементов флоэмы;
- д) элементов ксилемы.

6. Две околоустьичные клетки характерны для образования следующих устьичных комплексов:

- а) анизоцитного;
- б) диацитного;
- в) парацитного;
- г) аномоцитного;
- д) энциклоцитного.

7. Отмершие клетки входят в состав следующих тканей:

- а) склеренхимы;
 - б) перидермы (пробки);
 - в) колленхимы;
 - г) ритидома;
 - д) эндодерма.
8. Проводящими элементами ксилемы являются:
- а) ситовидные трубки;
 - б) клетки-спутницы;
 - в) трахеиды;
 - г) сосуды;
 - д) ситовидные клетки.
9. Центрофлоэмные пучки характерны:
- а) для стеблей двудольных;
 - б) корневищ двудольных;
 - в) стеблей однодольных;
 - г) корневищ однодольных;
 - д) корней первичного строения.
10. К основным тканям относят:
- а) хлоренхиму;
 - б) губчатую паренхиму;
 - в) запасающую;
 - г) водоносную;
 - д) аэренхиму.
11. Вместилища выделений, образующиеся схизогенно:
- а) смоляные ходы;
 - б) железистые трихомы;
 - в) вместилища в перикарпии плодов цитрусовых;
 - г) эфирномасличные каналы;
 - д) идиобласты.
12. К наружным выделительным тканям относят:
- а) млечники;
 - б) головчатые волоски;
 - в) желёзки;
 - г) нектарники;
 - д) смоляные ходы.
13. Ассимиляционный ток органических веществ осуществляется:
- а) по ситовидным трубкам;
 - б) трахеидам;
 - в) сосудам;

- г) лубяным волокнам;
- д) ситовидным клеткам.

14. В состав ксилемы входят:

- а) сосуды;
- б) трахеиды;
- в) либриформ;
- г) камбиформ;
- д) древесная паренхима.

15. К образованиям эпидермы относят:

- а) устьица;
- б) вместилища;
- в) трихомы;
- г) корневые волоски;
- д) эмергенцы.

3. Вегетативные органы высших растений

1. Моноподиальный тип ветвления характерен:

- а) для многоклеточных водорослей;
- б) большинства покрытосеменных (деревьев, кустарников);
- в) голосеменных;
- г) травянистых покрытосеменных;
- д) плаунов.

2. Вегетативный невидоизмененный побег состоит:

- а) из стебля;
- б) почек;
- в) цветка;
- г) корневища;
- д) листьев.

3. К видоизменениям корня относят:

- а) клубнелуковицу;
- б) корнеклубень;
- в) корнеплод;
- г) столоны;
- д) филлокладии.

4. К подземным видоизменениям побега относят:

- а) корневище;
- б) клубень;
- в) луковицу;
- г) корнеклубень;
- д) кладодии.

5. В состав первичной коры стебля двудольного входят:
- а) хлорофиллоносная паренхима;
 - б) колленхима;
 - в) перициклическая склеренхима;
 - г) ритидом;
 - д) эндодерма.
6. Функции листа:
- а) запасаящая;
 - б) фотосинтезирующая;
 - в) транспирационная;
 - г) газообменная;
 - д) проводящая.
7. Функции листового влагалища:
- а) защита почек;
 - б) проводящая;
 - в) длительное сохранение интеркалярной меристемы стебля;
 - г) средство дополнительной опоры побега;
 - д) запасаящая.
8. Рахис отсутствует у следующих типов листьев:
- а) пальчатосложных;
 - б) тройчатосложных;
 - в) перистосложных;
 - г) непарноперистосложных;
 - д) парноперистосложных.
9. В зависимости от глубины рассечения выделяют следующие типы листовых пластин:
- а) лопастные;
 - б) простые;
 - в) раздельные;
 - г) рассеченные;
 - д) сложные.
10. У однодольных растений выделяют следующие типы жилкования:
- а) перистонервное;
 - б) параллельное;
 - в) сетчатое;
 - г) дуговое;
 - д) пальчатонервное.
11. Хлорофиллоносная паренхима дорсовентрального листа дифференцирована:
- а) на запасаящую;

- б) основную;
- в) палисадную;
- г) губчатую;
- д) складчатую.

12. Если расчленение листовой пластинки у простых листьев доходит до ее основания или центральной жилки, то лист называют:

- а) пальчато-раздельным;
- б) перисто-раздельным;
- в) пальчато-рассеченным;
- г) перисто-рассеченным;
- д) перистоили пальчато-лопастным.

13. Придаточные органы могут отходить:

- а) от корневища;
- б) главного корня;
- в) стебля;
- г) бокового корня;
- д) донца луковицы.

14. Переход от первичного ко вторичному строению корня происходит в зоне:

- а) деления;
- б) растяжения;
- в) всасывания;
- г) укрепления.

15. В корне вторичного строения в самом центре расположены:

- а) запасящая паренхима;
- б) воздушная полость;
- в) первичная ксилема;
- г) вторичная ксилема;
- д) первичная флоэма.

4. Элементы физиологии растений

1. Продуктами вторичного метаболизма у растений являются:

- а) алкалоиды;
- б) изопренпроизводные;
- в) инулин;
- г) жироподобные вещества;
- д) таниды.

2. Фитогормонами-стимуляторами являются:

- а) гибберелловая кислота;
- б) р-индолил-3-уксусная кислота;
- в) абсцизовая кислота;

- г) этилен;
- д) салициловая кислота.

3. Гормональными ингибиторами являются:

- а) абсцизовая кислота;
- б) кинетин;
- в) кумарин;
- г) салициловая кислота;
- д) этилен.

4. Физиологические функции ауксина заключаются в том, что он:

- а) стимулирует клеточное растяжение;
- б) стимулирует рост отрезков стеблей;
- в) смещает пол растений в мужскую сторону;
- г) определяет апикальное доминирование;
- д) тормозит переход к цветению длиннодневных растений.

5. Ретарданты - синтетические регуляторы, тормозящие:

- а) образование хлорофилла;
- б) рост корней и листьев;
- в) плодоношение;
- г) синтез гиббереллинов;
- д) рост вегетативных побегов.

6. Стимулирующее действие на прорастание семян оказывают:

- а) гибберелловая кислота;
- б) ауксины;
- в) абсцизовая кислота;
- г) цитокины;
- д) салициловая кислота.

7. К длиннодневным растениям относят:

- а) просо;
- б) сою;
- в) рожь;
- г) пшеницу;
- д) рис.

8. Период онтогенеза цветкового растения от прорастания до первого цветения называется:

- а) латентным;
- б) сенильным;
- в) виргинильным;
- г) генеративным;
- д) яровизацией.

9. Основными усвояемыми растением формами азота являются ионы:

- а) амида;
- б) аммония;
- в) нитрита;
- г) азида;
- д) нитрата.

10. Апопласт представляет собой:

- а) основной путь передвижения воды;
- б) систему связанных протопластов;
- в) систему, образованную примыкающими друг к другу клеточными стенками и межклетниками;
- г) основной путь передвижения органических веществ;
- д) систему связанных друг с другом вакуолей.

11. К микроэлементам минерального питания относят:

- а) Cu;
- б) Zn;
- в) Mo;
- г) B;
- д) K.

12. Методы выведения семян из состояния глубокого покоя - это:

- а) стратификация;
- б) обработка антисептиком;
- в) замачивание в воде;
- г) нагревание;
- д) скарификация.

13. Ростовые движения, вызываемые односторонним действующим раздражителем, - это:

- а) фототропизм;
- б) геотропизм;
- в) гидротропизм;
- г) хемотропизм;
- д) аэротропизм;
- е) тигмотропизм.

14. Настии, вызванные наступлением темноты, - это:

- а) хемонастии;
- б) никтинастии;
- в) эпинастии;
- г) фотонастии;
- д) сейсмонастии.

15. Микроэлементами для растения являются:

- а) Cu;
- б) Ca;
- в) Mg;
- г) S;
- д) Fe.

5. Размножение растений

1. Бесполое размножение осуществляется посредством:

- а) мегаспор;
- б) спор;
- в) зооспор;
- г) пыльцевых зерен;
- д) семян.

2. Система полового размножения у покрытосеменных растений включает следующие физиологические процессы:

- а) цветение;
- б) опыление;
- в) укоренение;
- г) оплодотворение;
- д) формирование семян.

3. Для образования клона характерны:

- а) апомиксис;
- б) генеративная репродукция;
- в) вегетативная репродукция;
- г) гаметангиогамия;
- д) изогамия.

4. При чередовании поколений спорофит преобладает у всех, кроме:

- а) мхов;
- б) хвощей;
- в) папоротников;
- г) грибов;
- д) бурых водорослей.

5. Архегоний - женский половой орган:

- а) аскомикот;
- б) покрытосеменных;
- в) голосеменных;
- г) хвощей;
- д) папоротников.

6. Изогамия встречается:

- а) у хитридиевых грибов;
- б) зеленых водорослей;
- в) бурых водорослей;
- г) базидиомикотов;
- д) дейтеромицетов.

7. К искусственным высокотехнологичным методам репродукции растений относят:

- а) корнеотпрысковое размножение;
- б) трансплантацию;
- в) микроклональное размножение;
- г) семенное размножение;
- д) партикуляцию.

8. Распространение семян живыми организмами - это:

- а) анемохория;
- б) мирмекохория;
- в) орнитохория;
- г) антропохория;
- д) автохория.

9. При размножении стеблевыми черенками характерно образование:

- а) каллюса;
- б) корневища;
- в) боковых корней;
- г) придаточных корней;
- д) генеративных органов.

10. Для полового процесса характерны:

- а) восстановление диплоидности;
- б) сохранение гаплоидности;
- в) образование зиготы;
- г) образование споры;
- д) формирование зооспор.

11. Ложное «живорождение» свойственно следующим представителям родов:

- а) Алоэ;
- б) Каланхоэ;
- в) Бриофиллюм;
- г) Герань;
- д) Бромелия.

12. Гетероспория характерна:

- а) для голосеменных;
- б) покрытосеменных;

- в) водорослей;
- г) мхов;
- д) грибов.

13. Усами активно размножаются представители родов:

- а) *Quercus*;
- б) *Ajuga*;
- в) *Fragaria*;
- г) *Potentilla*;
- д) *Paeonia*.

14. Покрытосеменные растения размножаются:

- а) семенами;
- б) плодами;
- в) микроспорами;
- г) макроспорами.

15. Полиэмбрионизм распространен:

- а) у голосеменных;
- б) цитрусовых;
- в) бромелиевых;
- г) тутовых;
- д) крестоцветных.

6. Основы систематики живых организмов

1. Основными разделами систематики являются:

- а) классификация;
- б) таксономия;
- в) номенклатура;
- г) эмбриология;
- д) филогенетика.

2. Все многообразие систем принято делить на типы:

- а) биологические;
- б) морфологические;
- в) искусственные;
- г) естественные;
- д) генеалогические.

3. К генеалогическим (эволюционным) относят системы:

- а) А. Жюссье;
- б) К. Линнея;
- в) А. Энглера;
- г) Дж. Хатчинсона;
- д) А.Л. Тахтаджяна.

4. Выберите правильную последовательность таксономических категорий:

- а) подкласс, семейство, вид;
- б) класс, подкласс, порядок;
- в) семейство, род, вид;
- г) отдел, порядок, класс;
- д) класс, отдел, семейство.

5. К таксономической категории «порядок» относят:

- а) *Solanales*;
- б) *Caryophyllidae*;
- в) *Dicotyledones*;
- г) *Ranunculales*;
- д) *Lamiidae*.

6. К таксономической категории «отдел» относят:

- а) *Magnoliophyta*;
- б) *Osmundales*;
- в) *Rosidae*;
- г) *Gymnospermae*;
- д) *Oomycota*.

7. К таксономической категории «семейство» относят:

- а) *Labiatae*;
- б) *Psilophyta*;
- в) *Plantaginaceae*;
- г) *Umbelliferae*;
- д) *Cruciferae*.

8. К таксономической категории «класс» относят:

- а) *Pteridospermae*;
- б) *Magnoliopsida*;
- в) *Zygomycota*;
- г) *Osmundales*;
- д) *Umbelliferae*.

9. К таксономической категории «род» относят:

- а) *Pinus*;
- б) *Paeonia*;
- в) *Hypericum*;
- г) *Ericales*;
- д) *Marattiopsida*.

10. К промежуточным таксономическим категориям относят:

- а) *Labiatae*;
- б) *Polypodiidae*;

- в) *Magnoliidae*;
- г) *Gymnospermae*;
- д) *Umbelliferae*.

11. Класс покрытосеменных двудольных растений называют:

- а) *Magnoliales*;
- б) *Magnoliopsida*;
- в) *Dicotyledones*;
- г) *Magnoliidae*;
- д) *Monocotyledones*.

12. Автор таксона должен:

- а) впервые загербаризировать растение;
- б) впервые дать научное описание вида;
- в) провести интродукцию и ввести в полевую культуру;
- г) дать название вида на латинском языке;
- д) ввести название в научный обиход.

13. Полифилетическая система Н.И. Кузнецова объединяет в единой эволюционной схеме идеи:

- а) Ч. Беси;
- б) Р. Ветштейна;
- в) Г. Галлира;
- г) А. Жюссье;
- д) А. Энглера.

14. Номенклатурным типом вида может являться:

- а) авторское свидетельство;
- б) гербарный экземпляр, процитированный автором;
- в) морфолого-анатомическое описание;
- г) авторское изображение;
- д) регулярно обновляемый гербарный и спиртовой материал.

15. К растениям-космополитам относят:

- а) тростник;
- б) частуху;
- в) рдест;
- г) одуванчик;
- д) колокольчик.

7. Подимперия Ядерные организмы (эукариоты). Царство Грибы. Царство Протоктисты

1. К грибоподобным протоктистам относят отделы:

- а) *Oomycota*;
- б) *Chytridiomycota*;

- в) *Muchomycota*;
 - г) *Rhodophycota*;
 - д) *Ascomycota*.
2. Для представителей отдела *Fucophycota* характерны:
- а) фрустула;
 - б) хитин;
 - в) физоды;
 - г) фукоксантин;
 - д) тека.
3. К отделу *Chlorophycota* относят роды:
- а) *Delesseria*;
 - б) *Chlamydomonas*;
 - в) *Volvox*;
 - г) *Chlorella*;
 - д) *Spirogyra*.
4. Половое размножение характерно для отделов:
- а) *Zygomycota*;
 - б) *Ascomycota*;
 - в) *Basidiomycota*;
 - г) *Deuteromycota*;
 - д) *Oomycota*.
5. Морфологический тип лишайников, к которому относят виды рода *Xantoria*:
- а) кустистый;
 - б) листоватый;
 - в) накипной;
 - г) бородавчатый.
6. Бесполое размножение лишайников происходит с помощью:
- а) лобулы;
 - б) ризины;
 - в) изидии;
 - г) соредии;
 - д) аскоспоры.
7. К холобазальным грибам относят:
- а) трутовик;
 - б) поганку;
 - в) мухомор;
 - г) головню.
 - д) *Claviceps purpurea*.
8. Плодовые тела у сморчков:

- а) перитеции;
- б) апотеции;
- в) клейстотеции.

9. К плодосумчатым относят грибы:

- а) спорынью;
- б) дрожжи;
- в) строчки;
- г) сморчки;
- д) подберезовик.

10. Явление «красного снега» обусловлено скоплением:

- а) *Euglena gracilis*;
- б) *Padina pavonia*;
- в) *Leathesia difformis*;
- г) *Chlamydomonas nivalis*;
- д) *Chroococcus*.

11. К отделу *Deuteromycota* относят представителей родов:

- а) *Mucor*;
- б) *Penicillium*;
- в) *Claviceps*;
- г) *Saccharomyces*;
- д) *Aspergillus*.

12. К красным водорослям относят:

- а) родимению;
- б) порфиру;
- в) ламинарию;
- г) фукус;
- д) анфельцию.

13. К вредителям сельского хозяйства, поражающим злаковые, относят представителей родов:

- а) *Boletus*;
- б) *Agaricus*;
- в) *Claviceps*;
- г) *Ustilago*;
- д) *Amanita*.

14. Перечислите составные части женского полового органа красных водорослей:

- а) архегоний;
- б) антеридий;
- в) карпогон;
- г) трихогина.

15. У представителей рода *Saccharomyces* половой процесс называют:

- а) оогамией;
- б) изогамией;
- в) гетерогамией;
- г) хологамией;
- д) соматогамией.

8. Царство Растения. Споровые растения

1. К споровым растениям относят классы:

- а) *Bryopsida*;
- б) *Cycadopsida*;
- в) *Pinopsida*;
- г) *Lycopodiopsida*;
- д) *Gnetopsida*.

2. Отделы, характеризующие биологической самостоятельностью как спорофита, так и гаметофита, но спорофит преобладает в жизненном цикле, а гаметофит в разной степени редуцирован, следующие:

- а) *Lycopodiophyta*;
- б) *Equisetophyta*;
- в) *Polypodiophyta*;
- г) *Bryophyta*;
- д) *Pinopsida*.

3. Отделы, объединяющие только вымершие формы, следующие:

- а) *Psilotophyta*;
- б) *Rhyniophyta*;
- в) *Gymnospermae*;
- г) *Sphenophyta*;
- д) *Zosterophyllophyta*.

4. У первых примитивных растений была дифференциация на элементарные органы:

- а) теллом;
- б) вайю;
- в) мезом;
- г) ризомойды;
- д) ризоиды.

5. Споровые растения заселили сушу:

- а) в мезозойскую эру;
- б) конце каменноугольного периода;
- в) кайнозойскую эру;
- г) середине - конце силурийского периода;

д) палеозойскую эру.

6. Отдел Моховидные делят на классы:

а) Печеночные;

б) Антоцеротовые;

в) Накипные;

г) Листостебельные;

д) Кустистые.

7. К отделу Моховидные, классу Печеночники относят:

а) *Marchantia polymorpha*;

б) *Riccia fluitans*;

в) *Polytrichum commune*;

г) *Hyperzia selago*;

д) *Selaginella tamariscina*.

8. К отделу *Polypodiophyta* относят классы:

а) *Aneurophytopsida*;

б) *Archaeopteridopsida*;

в) *Cladoxylopsida*;

г) *Zygopteridopsida*;

д) *Ophioglossopsida*.

9. Споры снабжены элатерами:

а) у *Lycopodium clavatum*;

б) *Equisetum pratense*;

в) *Dryopteris filix-mas*;

г) *Athyrium filix-femina*;

д) *Polytrichum commune*.

10. Сфагновые мхи являются источниками:

а) корма животных;

б) агар-агара;

в) торфа;

г) органических удобрений;

д) витаминов.

11. Разноспоровые растения:

а) эволюционно менее развиты, чем равноспоровые;

б) эволюционно более развиты, чем равноспоровые;

в) образуют мелкие микроспоры и крупные мегаспоры;

г) встречаются среди представителей отдела Плауновидные;

д) встречаются среди представителей отдела Хвощевидные.

12. Для представителей отдела Моховидные характерны следующие признаки:

а) эволюция связана с регрессивным развитием спорофита;

- б) отсутствие корней;
- в) гаметофит и спорофит представляют собой как бы одно растение;
- г) доминирует в цикле развития гаплоидный гаметофит;
- д) доминирует в цикле развития бесполое поколение (спорофит).

13. К классу *Polypodiopsida* относят следующие виды папоротников:

- а) *Botrychium lunaria*;
- б) *Dryopteris filix-mas*;
- в) *Pteridium aquilinum*;
- г) *Ophioglossum vulgatum*;
- д) *Athyrium filix-femina*.

14. Закрепляются в субстрате с помощью ризоидов:

- а) *Shpagnum*;
- б) *Lycopodium clavatum*;
- в) *Marchantia polymorpha*;
- г) гаметофит листостебельных мхов;
- д) *Dryopteris filix-mas*.

15. Капельно-жидкая среда необходима для оплодотворения:

- а) моховидных;
- б) плауновидных;
- в) хвощевидных;
- г) голосеменных;
- д) папоротниковидных.

9. Отдел Голосеменные

1. Современные голосеменные представлены:

- а) деревьями;
- б) кустарниками;
- в) многолетними травянистыми растениями;
- г) однолетними травянистыми растениями;
- д) лианами.

2. К вымершим голосеменным относят:

- а) семенные папоротники;
- б) беннеттитовые;
- в) гинкговые;
- г) кордаиты;
- д) вельвичиевые.

3. *Abies sibirica* относят:

- а) к роду Пихта;
- б) порядку Сосновые;
- в) роду Лиственница;

- г) порядку Тисовые;
 - д) классу Хвойные.
4. Можжевельник обыкновенный относят:
- а) к роду *Juniperus*;
 - б) семейству *Cupressaceae*;
 - в) порядку *Cupressales*;
 - г) подклассу *Pinidae*;
 - д) классу *Pinopsida*.
5. К голосеменным листопадным растениям относят представителей родов:
- а) Лиственница;
 - б) Кипарис;
 - в) Можжевельник;
 - г) Таксодиум;
 - д) Метасеквойя.
6. Зрелая пыльца голосеменных имеет:
- а) ундулиподии;
 - б) микропиле;
 - в) экзину;
 - г) интину;
 - д) воздушные мешки.
7. Для отдела Голосеменные характерны следующие признаки:
- а) гаплоидный эндосперм;
 - б) триплоидный эндосперм;
 - в) равноспоровые растения;
 - г) разноспоровые растения;
 - д) период между опылением и оплодотворением равен 3-4 мес.
8. Пыльцевое зерно голосеменных имеет оболочки:
- а) нуцеллус;
 - б) экзину;
 - в) тапетум;
 - г) интегумент;
 - д) интину.
9. Пыльца сосны состоит из следующих клеток:
- а) проталлиальной;
 - б) антеридиальной;
 - в) вегетативной;
 - г) архегональной;
 - д) спермиогенной.
10. Семя голосеменных представляет собой:

- а) гаметофит;
- б) спорофит;
- в) сочетание гаметофита со спорофитом.

11. Зрелое семя хвойных состоит:

- а) из зародыша;
- б) эндосперма;
- в) экзотеция;
- г) остатков нуцеллуса;
- д) спермодермы.

12. К семейству *Cupressaceae* относят:

- а) *Larix*;
- б) *Cupressus*;
- в) *Juniperus*;
- г) *Thuja*;
- д) *Abies*.

13. К семейству *Pinaceae* относят:

- а) *Picea*;
- б) *Larix*;
- в) *Taxus*;
- г) *Juniperus*;
- д) *Abies*.

14. Ланцетные или широколанцетные листья у хвойных характерны для родов:

- а) *Ginkgo*;
- б) *Abies*;
- в) *Larix*;
- г) *Podocarpus*;
- д) *Araucaria*.

15. К классу Саговники относят:

- а) *Macrozamia spirales*;
- б) *Ginkgo biloba*;
- в) *Welwitschia mirabilis*;
- г) *Cycas revolute*;
- д) *Ephedra equisetina*.

10. Отдел Покрытосеменные, или Цветковые растения

1. К классу *Liliopsida* относят растения, у которых:

- а) цветки главным образом 5-, реже 4-членные;
- б) мочковатая корневая система;
- в) зародыш имеет одну семядолю;
- г) параллельное жилкование листьев;

д) семядоли с тремя главными проводящими пучками.

2. К классу *Liliopsida* относят растения, у которых:

- а) характерен вторичный рост;
- б) кора и сердцевина не выражены;
- в) флоэмная паренхима отсутствует;
- г) закрытые коллатеральные пучки расположены беспорядочно;
- д) есть камбий.

3. Для листьев однодольных растений характерны следующие типы устьичных аппаратов:

- а) парацитный;
- б) диацитный;
- в) тетрацитный;
- г) гексацитный;
- д) анизоцитный.

4. Надземное прорастание характерно:

- а) для дуба;
- б) фасоли;
- в) пшеницы;
- г) подсолнечника;
- д) ржи.

5. Тип первичного строения осевого цилиндра корня у представителей класса *Magnoliopsida* бывает:

- а) диархным;
- б) триархным;
- в) тетрархным;
- г) пентархным;
- д) полиархным.

6. Эндодерма с подковообразным утолщением встречается в корнях:

- а) у *Allium cepa*;
- б) *Cucurbita pepo*;
- в) *Faba vulgaris*;
- г) *Iris germanica*;
- д) *Quercus robur*.

7. Меристема _____ апекса _____ побега _____ представителей класса *Magnoliopsida* дифференцируется:

- а) на первичную кору;
- б) центральную полость;
- в) центральный осевой цилиндр;
- г) сердцевину;

д) инициальное кольцо.

8. Вторичные изменения анатомической структуры стебля характерны для подклассов:

а) *Arecidae*;

б) *Alismatidae*;

в) *Liliidae*;

г) *Pinidae*;

д) *Ranunculidae*.

9. Для представителей однодольных растений характерны следующие формулы цветков:

$$\begin{aligned} \text{а)} & *P_9 A_\infty \underline{G_\infty}; \\ \text{б)} & *P_{3+3} A_{3+3} \underline{G_{(3)}}; \\ \text{в)} & *P_{4+4} A_{4+4} \underline{G_{(4)}}; \\ \text{г)} & \uparrow P_{(2)+2} A_3 \underline{G_{(2)}}; \\ \text{д)} & *P_{(4)} A_4 G_0 \text{ и } *P_{(4)} A_0 \underline{G_{(2)}}, \text{ или } \underline{(1)}. \end{aligned}$$

10. К классу *Liliopsida* относят представителей родов:

а) *Musa*;

б) *Cocos*;

в) *Phoenix*;

г) *Zingiber*;

д) *Oryza*.

11. К классу *Magnoliopsida* относят представителей родов:

а) *Ficus*;

б) *Myrtus*;

в) *Musa*;

г) *Cocos*;

д) *Phoenix*.

12. Плод - ягода:

а) у *Avena sativa*;

б) *Convallaria majalis*;

в) *Ribes nigrum*;

г) *Phoenix dactylifera*;

д) *Valeriana officinalis*.

13. Изолатеральный лист характерен:

- а) для лоха;
- б) ириса;
- в) гладиолуса;
- г) сосны;
- д) липы.

14. Подберите типы соцветий, характерные для семейства *Rosaceae*:

- а) извилина, кисть;
- б) щиток, зонтик;
- в) корзинка;
- г) колос;
- д) початок.

15. Для представителей класса *Magnoliopsida* характерны следующие формулы цветков:

- а) $*P_{(2+2)}A_4\overline{G}_{(2)}$;
- б) $\uparrow P_2A_3\overline{G}_{(3)}$ или $\underline{(1)}$;
- в) $*P_9A_\infty\overline{G}_\infty$;
- г) $*P_{(4)}A_4\overline{G}_0$ и $*P_{(4)}A_0\overline{G}_{(2)}$ или $\underline{(1)}$;
- д) $*P_{3+3}A_3\overline{G}_{(3)}$.

11. Репродуктивные органы покрытосеменных: цветок и плод

1. Канал, остающийся на вершине семязачатка при обрастании его фертильного мегаспорангия покровом, называется:

- а) ариллусом;
- б) микропиле;
- в) пыльцевходом;
- г) нуцеллусом;
- д) интегументом.

2. Признаки, характеризующие ботрические соцветия:

- а) моноподиальные;
- б) симподиальные;
- в) акропетальные;
- г) центростремительные;
- д) базипетальные.

3. Ботрические соцветия имеют синонимы:

- а) бокоцветные;

- б) интеркалярные;
- в) моноподиальные;
- г) пазушные;
- д) верхоцветные.

4. Перекрестное опыление, осуществляемое насекомыми, называется:

- а) анемофилией;
- б) кантарофилией;
- в) гидрофилией;
- г) орнитофилией;
- д) энтомофилией.

5. Цветок имеет:

- а) цветоножку;
- б) прицветники;
- в) цветоложе;
- г) прилистники;
- д) ундулиподии.

6. Авторы фолитарной теории происхождения цветка:

- а) Р. Ветштейн;
- б) И.В. Гёте;
- в) А.П. Декандаль;
- г) Дж. Паркин;
- д) В. Циммерман.

7. К стерильным структурам цветка относят:

- а) плодолистики;
- б) чашечки;
- в) венчик;
- г) рыльце;
- д) микроспорофиллы.

8. Все разнообразие цветков в отношении их симметрии можно свести к следующим типам:

- а) актиноморфному;
- б) зигоморфному;
- в) двойному;
- г) простому;
- д) асимметричному.

9. Зрелая семязпочка состоит:

- а) из архегонии;
- б) интегумента;
- в) нуцеллуса;

- г) женского гаметофита;
- д) спорофита.

10. Внутри зародышевого мешка имеются:

- а) яйцеклетка;
- б) синергиды;
- в) полярные ядра;
- г) антиподы;
- д) архегонии.

11. При двойном оплодотворении происходит оплодотворение спермиями:

- а) антиподы;
- б) синергиды;
- в) халазы;
- г) яйцеклетки;
- д) центрального ядра.

12. К сухим невскрывающимся односемянным плодам относят:

- а) орех;
- б) костянку;
- в) семянку;
- г) желудь;
- д) листовку.

13. К сочным многосемянным плодам относят:

- а) тыквину;
- б) сочную костянку;
- в) коробочку;
- г) померанец;
- д) боб.

14. К простым ботрическим соцветиям относят:

- а) кисть;
- б) колос;
- в) початок;
- г) извилину;
- д) щиток.

15. К сложным ботрическим соцветиям относят:

- а) головку;
- б) метелку;
- в) плейохазий;
- г) кисть;
- д) сложный зонтик.

12. Систематический обзор семейств отдела Покрытосеменные. Класс Двудольные

1. К классу *Magnoliopsida* относят следующие подклассы:

- а) *Ranunculidae*;
- б) *Caryophyllidae*;
- в) *Lamiidae*;
- г) *Pinidae*;
- д) *Rosidae*.

2. К классу *Magnoliopsida* относят следующие порядки:

- а) *Papaverales*;
- б) *Polygonales*;
- в) *Liliales*;
- г) *Poales*;
- д) *Saxifragales*.

3. К классу *Magnoliopsida* относят следующие порядки: а) Лилиецветные;

- б) Злаки;
- в) Макоцветные;
- г) Гречишноцветковые;
- д) Камнеломковые.

4. К подклассу *Ranunculidae* относят следующие порядки:

- а) *Papaverales*;
- б) *Paeoniales*;
- в) *Polygonales*;
- г) *Myrtales*;
- д) *Apiales*.

5. К подклассу *Hamamelididae* относят следующие порядки:

- а) *Eucommiales*;
- б) *Fabales*;
- в) *Fagales*;
- г) *Cucurbitales*;
- д) *Solanales*.

6. *Hyoscyamus niger* относят:

- а) к классу *Magnoliopsida*;
- б) классу *Liliopsida*;
- в) семейству Норичниковые;
- г) семейству *Solanaceae*;
- д) семейству *Lamiaceae*.

7. *Vinca minor* относят:

- а) к классу *Dicotyledones*;
- б) порядку *Gentianales*;
- в) семейству *Aprocynaceae*;

г) порядку *Dipsacales*;

д) семейству *Ericaceae*.

8. К классу *Magnoliopsida* относят следующие подклассы:

а) Арциды;

б) Ранункулиды;

в) Розиды;

г) Астериды;

д) Ламииды.

9. *Chelidonium majus* относят:

а) к семейству *Paeoniaceae*;

б) семейству *Caryophyllaceae*;

в) классу *Magnoliopsida*;

г) семейству *Papaveraceae*;

д) классу *Liliopsida*.

10. К семейству *Brassicaceae* относят следующие виды:

а) *Ledum palustre*;

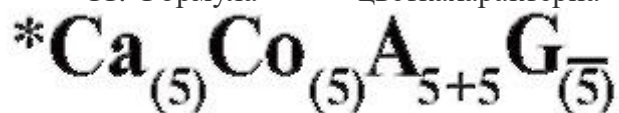
б) *Sinapis nigra*;

в) *Capsella bursa-pastoris*;

г) *Raphanus raphanistrum*;

д) *Hypericum perforatum*.

11. Формула цветка характерна для следующих растений:



а) *Arctostaphylos uva-ursi*;

б) *Hypericum perforatum*;

в) *Betula pendula*;

г) *Papaver somniferum*;

д) *Vaccinium myrtillus*.

12. Для семейства *Lamiaceae* характерны следующие формулы цветков:

- а) $*P_{(2+2)}A_4\overline{G}_{(3)}$;
- б) $\uparrow Ca_{(5)}Co_{(2+3)}A_4\overline{G}_{(2)}$;
- в) $\uparrow Ca_{(5)}Co_{(2+3)}A_2\overline{G}_{(2)}$;
- г) $\uparrow P_2A_3\overline{G}_{(3)}$ или (1) ;
- д) $\uparrow P_2A_{3+3}\overline{G}_{(3)}$ или (1) .

13. К классу *Magnoliopsida* относят следующие семейства:

- а) *Hypericaceae*;
- б) *Primulaceae*;
- в) *Brassicaceae*;
- г) *Malvaceae*;
- д) *Urticaceae*.

14. К порядку *Scrophulariales* относят следующие растения:

- а) *Plantago major*;
- б) *Linaria vulgaris*;
- в) *Salvia officinalis*;
- г) *Verbascum thapsus*;
- д) *Veronica chamaedrys*.

15. К порядку *Apiales* относят следующие растения:

- а) *Panax ginseng*;
- б) *Eleutherococcus senticosus*;
- в) *Apium graveolens*;
- г) *Valeriana officinalis*;
- д) *Strychnos nux-vomica*.

13. Класс Однодольные

1. К классу *Liliopsida* относят следующие семейства:

- а) *Iridaceae*;
- б) *Superaceae*;
- в) *Poaceae*;
- г) *Lemnaceae*;
- д) *Gentianaceae*.

2. Для семейства *Poaceae* характерны следующие формулы цветков:

- а) $*P_{3+3}A_3\overline{G}_{(3)}$;
- б) $*P_{(2+2)}A_4\overline{G}_{(3)}$;
- в) $\uparrow Ca_{(5)}Co_{(2+3)}A_2\overline{G}_{(2)}$;
- г) $\uparrow P_{(2)+2}A_3\overline{G}_{(3)}$;
- д) $\uparrow P_{(2)+2}A_3\overline{G}_{(2)}$.

3. К классу *Liliopsida* относят следующие порядки:

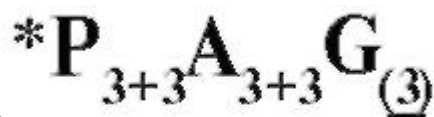
- а) Зонтичные;
- б) Амариллисовые;
- в) Диоскорейные;
- г) Злаки;
- д) Пальмы.

4. К классу *Liliopsida* относят следующие порядки:

- а) *Amarillidales*;
- б) *Dioscoreales*;
- в) *Poales*;
- г) *Arecales*;
- д) *Apiales*.

5. К классу *Liliopsida* относят следующие подклассы:

- а) *Alismatidae*;
- б) *Dilleniidae*;
- в) *Liliidae*;
- г) *Arecidae*;
- д) *Pinidae*.



6. Формула цветка $*P_{3+3}A_{3+3}\overline{G}_{(3)}$ характерна:

- а) для *Acorus calamus*; ~
- б) *Allium cepa*;
- в) *Convallaria majalis*;
- г) *Gagea lutea*;
- д) *Galanthus nivalis*.

7. К семейству *Gramineae* относят следующие растения:

- а) *Acorus calamus*;
- б) *Allium cepa*;

- в) *Zea mays*;
- г) *Secale cereale*;
- д) *Saccharum officinarum*.
8. К представителям семейства *Gramineae*, имеющим 6 тычинок, относятся:
- а) *Avena sativa*;
- б) *Oryza sativa*;
- в) *Bambusa vulgaris*;
- г) *Zea mays*;
- д) *Secale cereale*.
9. К представителям семейства *Gramineae*, имеющим 3 тычинки, относятся:
- а) *Avena sativa*;
- б) *Bambusa vulgaris*;
- в) *Oryza sativa*;
- г) *Secale cereale*;
- д) *Zea mays*.
10. Плод-ягода:
- а) у ландыша майского;
- б) спаржи лекарственной;
- в) финиковой пальмы;
- г) вороньего глаза четырехлистного;
- д) пролески сибирской.
11. Плод-ягода:
- а) у *Scilla sibirica*;
- б) *Allium cepa*;
- в) *Convallaria majalis*;
- г) *Asparagus officinalis*;
- д) *Paris quadrifolia*.
12. Плод-коробочка:
- а) у *Scilla sibirica*;
- б) *Allium cepa*;
- в) *Iris pseudacorus*;
- г) *Asparagus officinalis*;
- д) *Paris quadrifolia*.
13. *Polygonatum odoratum* относят:
- а) к семейству *Papaveraceae*;
- б) классу *Liliopsida*;
- в) семейству *Convallariaceae*;
- г) семейству *Valerianaceae*;
- д) классу *Magnoliopsida*.

14. Для семейства Луковые характерна следующая формула цветка:

- а) $*P_{3+3}A_3\overline{G}_{(3)}$;
 б) $*P_{(3+3)}A_{3+3}\overline{G}_{(3)}$;
 в) $*P_{(2+2)}A_4\overline{G}_{(2)}$;
 г) $*P_{3+3}A_{3+3}\overline{G}_{(3)}$;
 д) $\uparrow P_2A_{3+3}\overline{G}_{(3)}$ или $(1)^*$

15. К порядку *Cyperales* относят следующие растения:

- а) *Carex vesicaria*;
 б) *Secale cereale*;
 в) *Scirpus lacustris*;
 г) *Oryza sativa*;
 д) *Zea mays*.

ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Тема	№ вопроса														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1. Цитология	а, б, г, Д г	б, в, Г	в, д	а, б, в	а, б, в	а, д	а, б, в, д	а, б, в	б, в, г, Д	В, Г	б, в	а, б, г	в, г, да	а, в	а, в
2. Растительные ткани	б, Г	а, в, г, Д	б, в	а, б, д	а, б, д	б, в	а, б, г	в, Г	Г	а, в, г, д	а, г	б, в, Г	а, д	а, б, в, д	а, в, д
3. Вегетативные органы высших растений	в, Г	а, б, д	б, в	а, б, в	а, б, д	б, в, Г	а, в, г	а, б	а, в, г	б, Г	в, Г	в, Г	а, в, д	Г	в
4. Элементы физиологии растений	а, б, д	а, б	а, д	а, б, г	г, Д	а, г	в, Г	в	б, д	в	а, б, в, Г	а, д	а, б, в, Г, Д, е	б	а, д
5. Размножение растений	б, в	а, б, г, д	а, в	а, г	в, Г, д	а, б	б, в	б, в, Г	а, г	а, в	б, в	а, б	б, в, Г	б	а, б
6. Основы систематики живых организмов	б, в, Д	в, г, Д	в, г, д	б, в	а, г	а, г, д	а, в, д	а, б	а, б, в	б, в	б, в	б, д	а, б, в, д	б, Г	а, б, в, Г
7. Подимперия Ядерные организмы (эукариоты). Царство Грибы. Царство	а, б, в	в, Г	б, в, г, Д	а, б, в, д	б	в, Г	а, б, в	б	а, в, г	Г	б, д	а, б, д	в, Г	В, Г	Г

Протоктисты																
8. Царство Растения. Споровые растения	а, г	а, б, в	б, д	а, в, г, д	г,Д	а, б, г	а, б	а, б, в, г, д	б	в,Г	б, в,Г	а, б, в, г	б, в	В, Г	а, б, в, д	
9. Отдел Голосеменные	а, б, д	а, б	а, б	а, б, в, г, д д	а, г, в, г, д	а, г	б, д	б, в	в	а, б, г, д	б, в, Г	а, б, д	г,Д	а, г		
10. Отдел Покрытосеменные, или Цветковые	б, в,Г	б, в,Г	а, в, г	б,Г	а, б, в,Г	а, г	а, в, г,д	г,Д	б,В, Г	а, б, в, г,д	а, б	б, в, Г	б, в	а, б	в,Г	
11. Репродуктивные органы покрытосеменных: цветок И ПЛОД	б, в	а, в, г	а, в	б, д	а, б, в	б, в Г	б,В, б,д	а, б,д	б,В, Г	а, б, в,Г	г,Д	в, Г	а, г	а, б, в, д	б, д	
12. Систематический обзор семейств отдела Покрытосеменные. Класс Двудольные	а, б, в,Д	а, б	в, г,д	а, б	а, в	а, г	а, б, в	б, в, г,Д	В, Г	б, в,Г	а, д	б, в	а, д	а, б, г,Д	а, б, в	
13. Класс Однодольные	а, б, в,Г	г,Д	б, в, г,д	а, б, в,Г	а, в	б,Г	в, г,д	б, в	а, г, д	а, б, в,Г	в, г,д	а, б, в	б, в	Г	а, в	