

**Зайчикова С.Г., Барабанов Е.И.**

# **Ботаника**

<http://www.studentlibrary.ru/book/ISBN9785970424919.html>

ISBN 978-5-9704-2491-9.

**Год издания 2013**

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ .....	4
ГЛАВА I ЦИТОЛОГИЯ.....	5
ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ КЛЕТКИ.....	5
СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ .....	5
ПРОТОПЛАСТ .....	7
ОРГАНЕЛЛЫ ЦИТОПЛАЗМЫ.....	9
ДВУМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ.....	10
ОДНОМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ.....	14
НЕМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ. ЖГУТИКИ И УНДУЛИПОДИИ .....	15
ЯДРО.....	17
ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА.....	17
ПРОИЗВОДНЫЕ ПРОТОПЛАСТА .....	19
ДЕЛЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК.....	26
ГЛАВА II РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ .....	32
КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ .....	32
ГЛАВА III ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ .....	52
ОРГАН И ЕГО ХАРАКТЕРИСТИКА .....	52
КОРЕНЬ И КОРНЕВАЯ СИСТЕМА .....	52
ПОБЕГ И СИСТЕМА ПОБЕГОВ .....	65
ЛИСТ - БОКОВОЙ ОРГАН ПОБЕГА .....	83
ГЛАВА IV ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ .....	93
ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦВЕТКА .....	93
ЦВЕТОК .....	93
СЕМЯЗАЧАТОК .....	101
ПЛОД.....	109
СЕМЯ.....	116
ГЛАВА V ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ (МУСНОТА). ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ (ПРОТОСТИСТА). ЦАРСТВО ГРИБЫ (МУСОТА, FUNGI) .....	123
ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ И ТАКСОНЫ. БИНАРНАЯ НОМЕНКЛАТУРА .....	123
ПОДЦАРСТВО ОКСИФОТОБАКТЕРИИ (ОХУРНОТОВАСТЕРИЯ) .....	129
ОТДЕЛ ООМИКОТЫ ( <i>ООМУСОТА</i> ).....	131
ОТДЕЛ ХИТРИДИОМИКОТЫ ( <i>ХИТРИДИОМУСОТА</i> ) .....	132

ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ ( <i>EUGLENOPHYCOTA</i> ).....	133
ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (БАГРЯНКИ) - <i>Rhodophycota (Rhodophyta)</i> .....	134
ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ ( <i>PHAEOPHYTA</i> ).....	135
ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ ( <i>CHLOROPHYTA</i> ) .....	137
ОТДЕЛ ЗИГОМИКОТЫ ( <i>ZYGOMYCOTA</i> ).....	145
ОТДЕЛ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ, ИЛИ АСКОМИКОТЫ ( <i>ASCOMYCOTA</i> ) .....	147
ОТДЕЛ БАЗИДИОМИКОТЫ ( <i>BASIDIMYCOTA</i> ) .....	151
ОТДЕЛ ДЕЙТЕРОМИКОТЫ ( <i>DEUTEROMYCOTA</i> ), ИЛИ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ( <i>FUNGI IMPERFECT!</i> ).....	152
ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ ( <i>LICHENES</i> ).....	154
ГЛАВА VI ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ (PLANTAE, EMBRYOPHYTA, PHYTOBIOTA) .....	156
ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ.....	157
ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ ( <i>BRYOPHYTA</i> ) .....	158
ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ ( <i>LYCOPODIOPHYTA</i> ) .....	163
ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ ( <i>EQUISETOPHYTA</i> ).....	165
ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ ( <i>POLYPODIOPHYTA</i> ).....	167
ГЛАВА VII СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ.....	169
ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ ( <i>Pinophyta</i> ) .....	170
ГЛАВА VIII СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ. ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (ANGIOSPERMAE), ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ (MAGNOLIOPHYTA).....	179
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ.....	179
ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ.....	180
ГЛАВНЕЙШИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЦВЕТКОВЫХ (MAGNOLIOPHYTA) .....	182
ПОДКЛАСС ЛАМИИДЫ ( <i>Lamiidae</i> ) .....	211
ПОДКЛАСС АСТЕРИДЫ ( <i>Asteridae</i> ) .....	219
КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ (MONOCOTYLEDONES, ИЛИ LILIOPSIDA).....	221
СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	230

## Аннотация

Учебник подготовлен в соответствии с программой по ботанике. При подборе материала авторы ориентировались на многолетний опыт преподавания курса ботаники на фармацевтическом факультете Первого МГМУ им. И.М. Сеченова. Ботаника является базовой дисциплиной для фармакогнозии, одного из специальных предметов в системе подготовки провизора. Этим в значительной степени и определялся подбор материала, представленного в учебнике. Особое внимание уделено анатомии, морфологии и систематике растений, т.е. тем разделам ботаники, которые наиболее тесно связаны с основными разделами фармакогнозии. Издание хорошо иллюстрировано (около 160 рисунков) по всем представленным разделам ботаники. Учебник предназначен студентам фармацевтических училищ, колледжей и биологических лицеев.

Гриф Гриф Минобрнауки России. Рекомендовано ГОУ ВПО "Московская медицинская академия им. И.М. Сеченова" в качестве учебника для студентов, обучающихся по дисциплине "Фармакология" по специальности 060301.51 и 060301.52 "Фармация".

## ВВЕДЕНИЕ

Ботаника - это наука о растениях. Она всесторонне изучает строение, жизненные функции, распространение, происхождение, эволюцию растений на разных уровнях их организации. Возникновение и развитие ботаники связано с практическими запросами человека. В жизни человека растения играют огромную роль в качестве пищевых, лекарственных, технических и садовых культур. Как самая ранняя обособилась *морфология* - раздел ботаники о внешнем и внутреннем строении органов растений и становлении структур органов в процессе эволюции.

*Макроскопическая морфология* изучает то, что можно увидеть невооруженным глазом; к ней относится *органография* - учение об органах растения. То, что можно увидеть с помощью микроскопа, изучает *микроскопическая морфология*. К ней относятся: *цитология* - учение о клетке; *гистология* - учение о тканях; *анатомия* - учение о строении внутренних органов растения; *эмбриология* - 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 и такие отпочковавшиеся от нее разделы, как *микология* (наука о грибах), *альгология* (наука о водорослях), *фитопатология* (наука о болезнях растений). Изучение растений ведется по нескольким уровням их организации. Наиболее древний уровень организации - *молекулярный*, определяющий критерии живой и неживой материи и отличия между ними. Следующий уровень - *клеточный*; на нем выявляются структура клетки, биохимические процессы и способы деления клеток. На *организменном* уровне изучают процессы, происходящие в особи, будь то одноклеточная водоросль, гриб или покрытосеменные растения, - с момента их зарождения до прекращения жизни. *Онтогенез* (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, являющимся его элементарной единицей. *Биогеоценоз* - это сложная система



взаимодействия всего живого (растений, животных и микроорганизмов) с элементами неживой природы (атмосферы, гидросферы и литосферы).

## ГЛАВА I ЦИТОЛОГИЯ

### ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ КЛЕТКИ

Клетка - основная структурно-функциональная единица животных, растений и грибов. Понятие о клетке и ее строении возникло в связи с изобретением 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, он обнаружил, что пробка состоит из многочисленных камер, и назвал их клетками. М. Мальпиги (1671) и Н. Грю (1682) первыми 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 века 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 в клетке ядро и описал его как важнейшее образование. В 1839 г. Я. Пуркинье ввел новый термин «протоплазма», т.е. живое содержимое клетки. Обобщив все накопленные знания в области клетки, ботаник М. Шлейден (1838) и зоолог Т. Шванн (1839) сформулировали клеточную теорию, основным утверждением которой было: 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 образуется из клетки).

В 1946 г. с применением электронного микроскопа была установлена тонкая структура клетки, получившая название ультраструктуры.

### СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Все растения являются эукариотами, так как имеют оформленное ядро (греч. *karyon* - ядро). Более примитивные организмы - бактерии и, в частности, цианобактерии (сине-зеленые водоросли), являющиеся прокариотами (доядерными организмами), отличаются по ряду признаков от эукариот (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Основные особенности прокариот и эукариот

Признак	Прокариоты	Эукариоты
	бактерии	грибы, водоросли, растения
<i>Размер клеток, мкм</i>	1–10	10–100 и более
<i>Внешний вид организма</i>	Одноклеточные, колониальные, нитчатые, подвижные и неподвижные	Одноклеточные, колониальные (подвижные и неподвижные), нитчатые, многоклеточные
<i>Наличие ядра</i>	Не имеют ограниченного мембраной ядра	Ядро имеет ядерную мембрану
<i>ДНК</i>	Кольцевая ДНК в цитоплазме	Очень длинная, линейная молекула ДНК, организованная в хромосомы и окруженная ядерной мембраной
<i>Деление клеток</i>	Равновеликое бинарное деление или перетяжками	Митоз или мейоз

Окончание таблицы

<b>Пloidность</b>	Гаплоидные организмы	Гаплоидные и диплоидные организмы. В цикле развития идет чередование гаплоидной и диплоидной фаз
<b>Органеллы цитоплазмы</b>	Мезосомы, рибосомы, газовые вакуоли, разные гранулы	Двумембранные: митохондрии, пластиды. Одномембранные: ЭПС, диктиосомы (аппарат Гольджи), вакуоли, лизосомы, микротельца. Немембранные: рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты
<b>Наличие межклеточных связей</b>	Межклеточных связей нет	У растений клетки связаны плазмодесмами
<b>Способы питания</b>	Гетеротрофные и автотрофные (хемо- и фотосинтезирующие организмы)	Гетеротрофные и автотрофные (фотосинтезирующие) организмы
<b>Пигменты фотосинтеза</b>	Бактериохлорофилл, бактериокаротин, хлорофилл А, каротин, фикобиллины (фикоциан, фикоэритрин)	Хлорофилл а, в, с, d, каротин, ксантофилл
<b>Клеточная стенка</b>	Гликопептид (муреин)	Состоит из полисахаридов: целлюлозы, гемицеллюлозы, пектиновых веществ

Примечание. ДНК - дезоксирибонуклеиновая кислота, ЭПС - эндоплазматическая сеть.

## ПРОТОПЛАСТ

Во взрослой растительной клетке (рис. 1.1) выделяют: протопласт - живое содержимое клетки и *производные протопласта*. Протопласт представляет собой *цитоплазму* и *ядро*; к производным протопласта относят *целлюлозную клеточную стенку* (оболочку) и *вакуоль*.

В состав цитоплазмы входит гиалоплазма - внутренняя жидкая среда клетки, в которую погружены клеточные органеллы. Для живых растительных клеток характерно движение цитоплазмы вместе с погруженными в нее органеллами и ядром, называемое током цитоплазмы, или *циклозом*. *Гиалоплазма* представляет собой сложный бесцветный коллоидный раствор слизистой консистенции. Одним из проявлений живого состояния гиалоплазмы является переход коллоидной системы с преобладанием дисперсионной среды - воды (*золя*) в *гель*, находящийся в более твердом состоянии, и обратно. Гиалоплазма содержит воду (70-90%), в которой растворены ионы минеральных солей, играющие важную роль в создании осмотического давления в клетке. В состав гиалоплазмы входят также растворимые белки, рибонуклеиновая кислота (РНК), полисахариды, липиды.

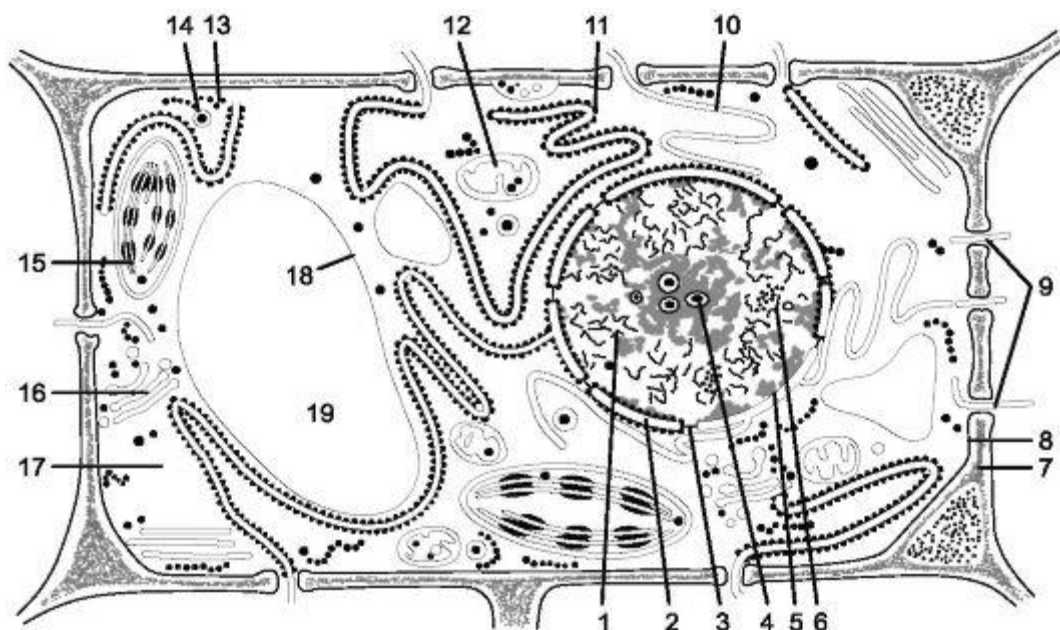


Рис. 1.1. Схема строения растительной клетки (электронная микроскопия):

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 - эндоплазматическая агранулярная 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

Вещества, входящие в состав живой клетки, объединяют в понятие *конституционные*, т.е. участвующие в обмене веществ. Основными классами конституционных органических веществ являются 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 функциях всех клеточных органоидов. 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, транспортную функции и могут служить источником энергии.

Белки - это 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 они называются сложными белками - *протеидами*. Протеиды являются *конституционными* белками, так как входят в состав цитоплазмы и ядра.

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

Молекула ДНК состоит из 2 полинуклеотидных антипараллельных цепей, закрученных в двойную спираль вокруг центральной оси. Цепи выстраиваются по типу

комплементарности между азотистыми основаниями, образующими между собой водородные связи. Структура ДНК описана в 1953 г. Д. Уотсоном и Ф. Криком. РНК, в отличие от ДНК, представляет собой одноцепочечную 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, которые являются структурными компонентами клетки, так как входят в состав клеточной мембраны (плазмолемма, тонопласт). Протопласт растительной клетки содержит: простые липиды (жирные масла), полимерные липиды (воск, кутин, суберин) и сложные липиды (липоиды, или жироподобные вещества). Простые липиды состоят из остатков

Таблица 1.2. Состав нуклеиновых кислот (ДНК, РНК)

Нуклеиновая кислота	Пуриновое основание	Пиримидиновое основание	Сахар	Остаток фосфорной кислоты
ДНК	Аденин Гуанин	Цитозин Тимин	Дезокси-рибоза	Имеется
РНК	Аденин Гуанин	Цитозин Урацил	Рибоза	Имеется

жирных кислот и спиртов (жиры, воски). Сложные липиды - это комплексы липидов, их соединения с белками (липопротеиды), фосфорной кислотой (фосфолипиды), сахарами (гликолипиды). Некоторые пигменты (каротиноиды) также относят к сложным липидам. Липиды являются одним из основных компонентов биологических мембран, а также составляют их энергетический резерв.

**Углеводы** входят в состав гиалоплазмы в виде моносахаридов (глюкоза, фруктоза), дисахаридов (сахароза, мальтоза и др.) и полисахаридов (крахмал, гликоген).

У растений моносахариды являются первичным продуктом фотосинтеза и используются для биосинтеза полисахаридов, аминокислот, жирных кислот и др. Углеводы запасаются в виде крахмала как энергетический резерв 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: митохондрии, пластиды, диктиосомы, ЭПС, микротельца, лизосомы, рибосомы, сферосомы, микротрубочки, микрофиламенты (табл. 1.3).

Таблица 1.3. Строение растительной клетки

Цитоплазма	Функции
Гиалоплазма	Внутренняя среда клетки
Клеточные органеллы В том числе:	Функциональные структуры клетки

Окончание таблицы

<b>Двумембранные</b>	
митохондрии	Синтез АТФ
пластиды	Фотосинтез, запасающая
<b>Одномембранные</b>	
ЭПС	Синтез, транспорт
диктиосомы	Упаковка, синтез, транспорт
вакуоль	Запас воды с растворенными веществами, тургор
<b>Микротельца</b>	
пероксисомы листьев	Участие в фотодыхании
глиоксисомы	Метаболизм жиров
<b>Немембранные</b>	
Жгутики и ундулиподии	Органоиды движения
рибосомы	Синтез белков
микротрубочки	Цитоскелет, веретено деления
микрофиламенты	Цитоскелет

#### ДВУМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ

*Митохондрия* (рис. 1.2) - двумембранный органоид. Внутренняя мембрана образует выросты - кристы. При аэробном дыхании на кристах происходят окислительное фосфорилирование и перенос электронов. Внутреннее содержимое митохондрий - матрикс - включает рибосомы, кольцевую молекулу ДНК и фосфатные гранулы. В матриксе находятся ферменты, участвующие в цикле Кребса и окислении жирных кислот.

*Хлоропласт* (рис. 1.3) - крупная двумембранная пластида, в которой протекает фотосинтез за счет наличия пигментов: хлорофиллов, каротиноидов и ксантофиллов. Внутренняя среда хлоропласта - студенистообразный матрикс - строма. Строма содержит рибосомы, кольцевую молекулу ДНК и капельки масла. В строме протекает темновая фаза фотосинтеза, в которой непосредственно происходит синтез органических соединений с использованием энергии, синтезированной в световую фазу. В строме на ламеллах находится система мембран-тилакоидов, собранных в стопки-граны, в которых может откладываться крахмал. В тилакоидах протекает световая фаза фотосинтеза, в ходе которой осуществляются процессы циклического и нециклического фосфорилирования и фотолиза воды под действием квантов света. Хлоропласты могут превратиться в хромопласты (пожелтение листьев) или в лейкопласты (если поместить растение в темноту).

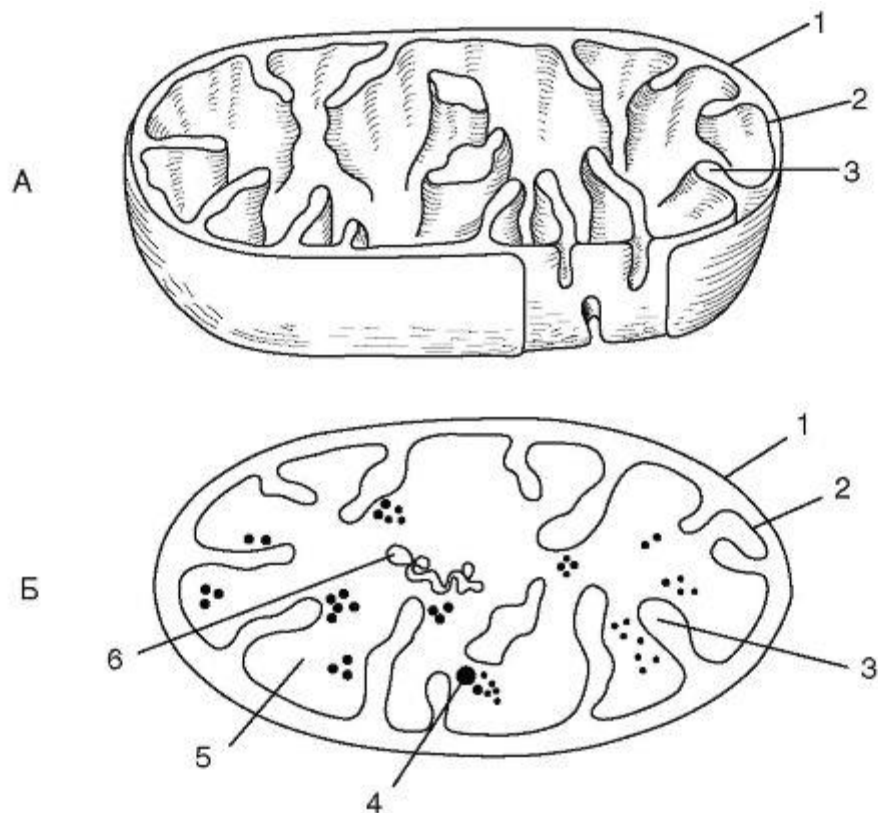


Рис. 1.2. Схемы строения митохондрии в трехмерном изображении (А) и на срезе (Б):

1 - наружная мембрана митохондрии; 2 - внутренняя мембрана; 3 - криста; 4 - рибосома; 5 - матрикс; 6 - кольцевая нить ДНК

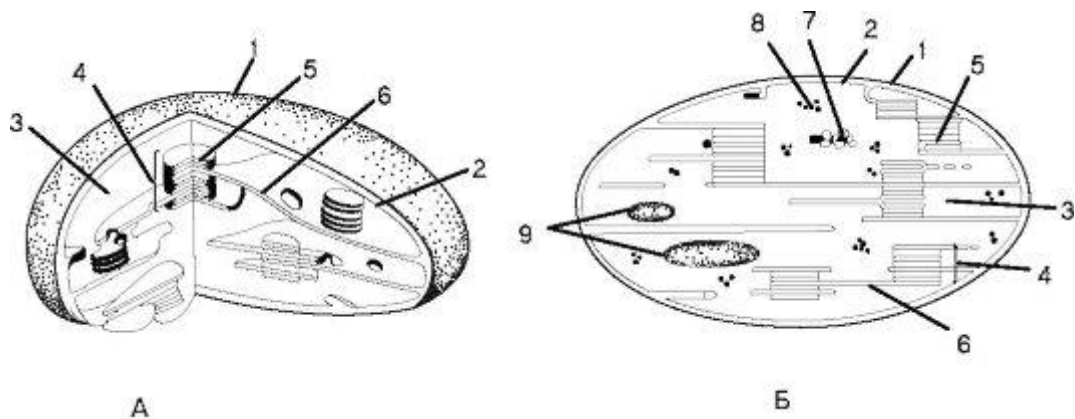


Рис. 1.3. Строение хлоропласта:

А - объемная схема строения хлоропласта; Б - схема среза через хлоропласт:

1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - строма; 4 - грана; 5 - тилакоид грана; 6 - ламелла; 7 - ДНК; 8 - рибосомы хлоропласта (отличаются от цитоплазматических рибосом); 9 - крахмальные зерна

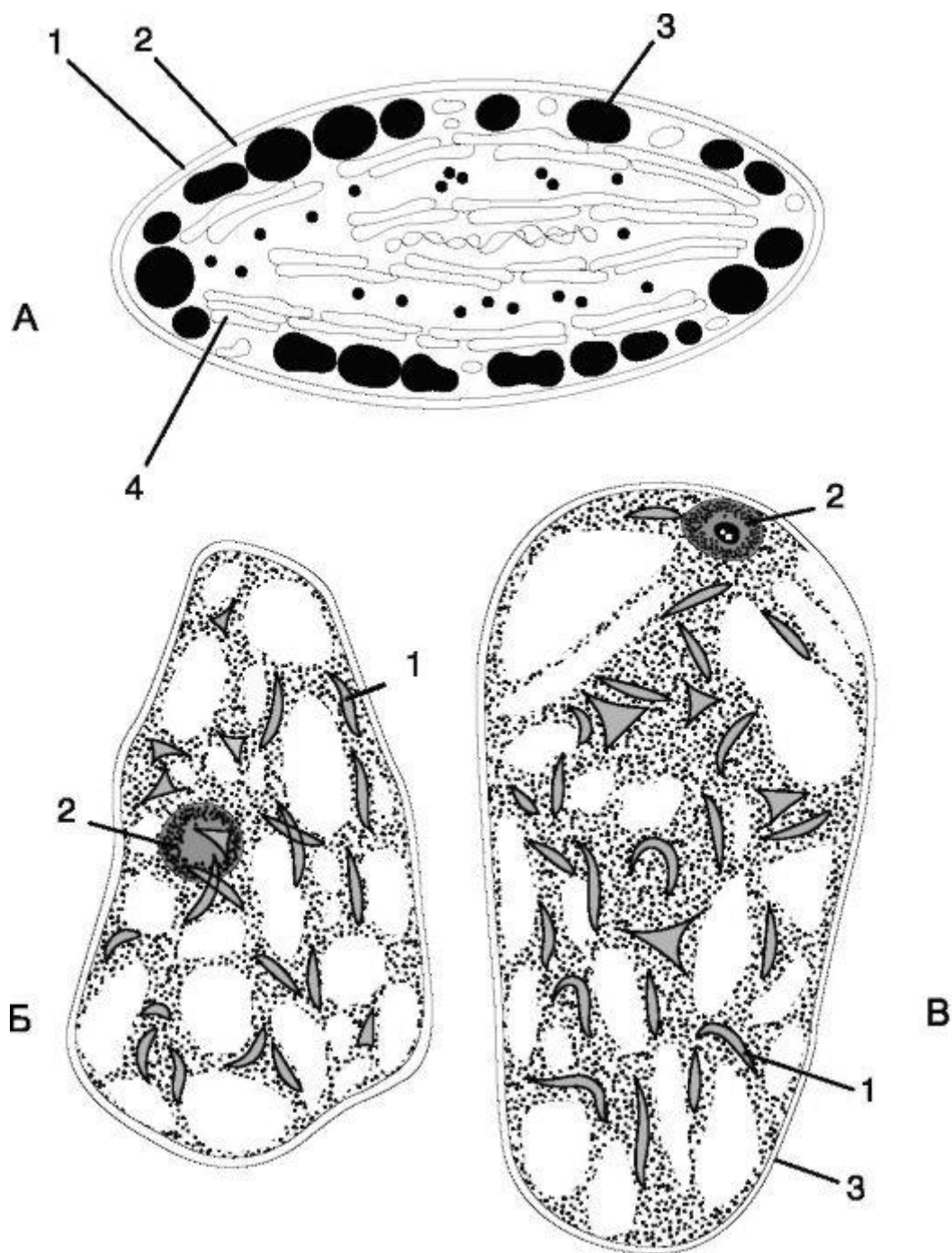


Рис. 1.4. Строение хлоропласта:

А. Внешний вид: 1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - жировые капли; 4 - ламеллы;

Б, В: хлоропласты в клетках мякоти зрелых плодов рябины (*Sorbus aucuparia*) и боярышника (*Crataegus sanguinea*) соответственно: 1 - хлоропласты; 2 - ядро; 3 - стенка клетки



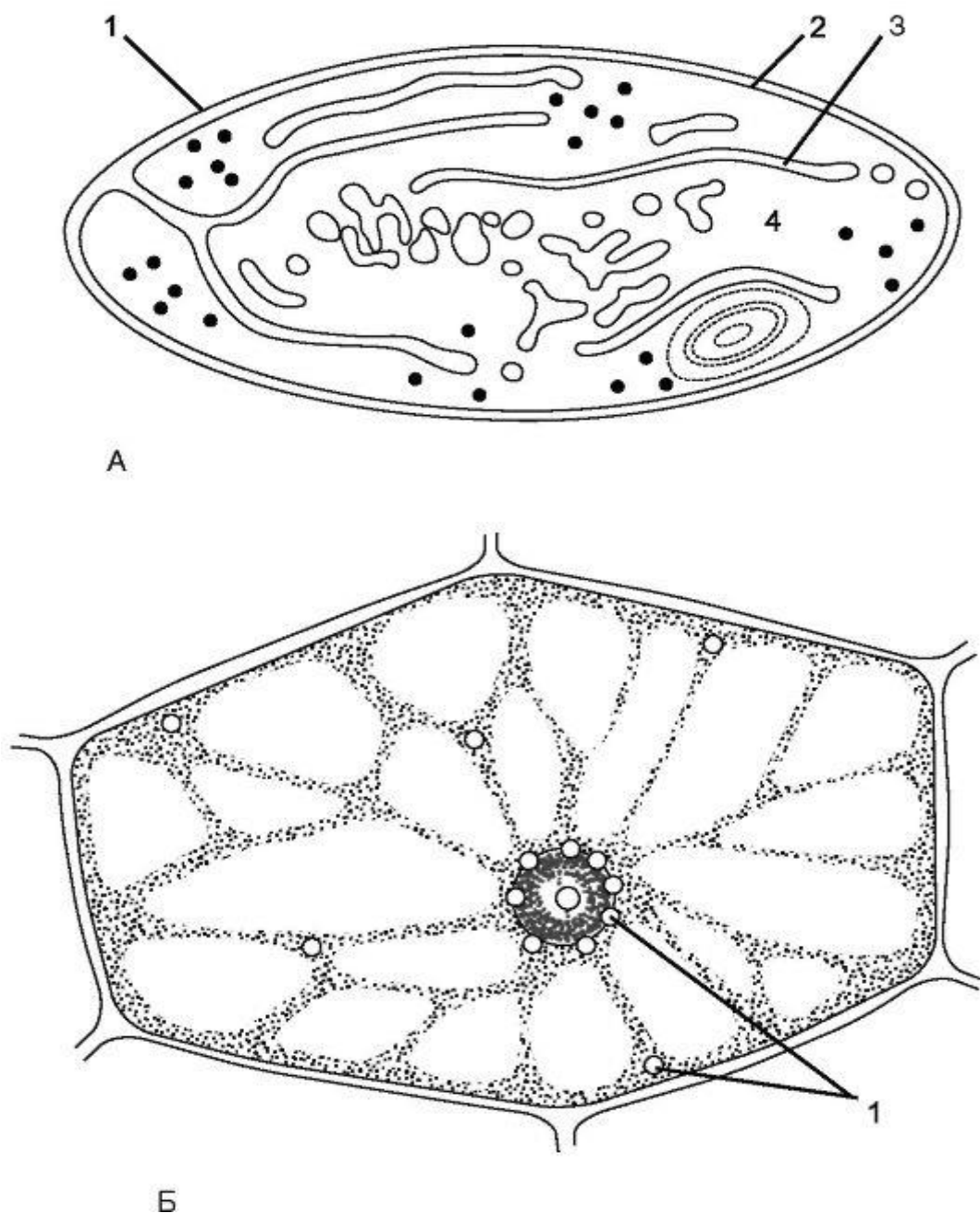


Рис. 1.5. Строение лейкопласта: А. Внешний вид лейкопласта:

1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - ламелла; 4 - строма.

Б. Лейкопласты (1) в клетках листа традесканции

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

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

*Лейкопласт* - бесцветная пластида, не содержащая пигментов. В отличие от хлоропластов у лейкопластов слабо развитая мембранная система и редко расположенные одиночные тилакоиды. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты и хромопласты.

Лейкопласты приспособлены для хранения запасных питательных веществ, поэтому их особенно много в запасяющих органах: корнях, семенах, молодых листьях (рис. 1.5). В амилопластах откладывается 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 2 типа ЭПС: при наличии на поверхности ЭПС рибосом - она называется шероховатой, или гранулярной, а если рибосом нет - гладкой. На мембранах шероховатой ЭПС происходит синтез белков, а на мембранах гладкой ЭПС - синтез веществ небелковой природы (углеводы, липиды).

*Диктиосома (аппарат Гольджи)* - стопка уплощенных одномембранных мешочков (цистерн; рис. 1.7). На одном конце стопки мешочки образуются непрерывно, а на другом - отшнуровываются в виде пузырьков Гольджи. Стопки могут существовать и в виде дискретных (отдельных) диктиосом.

Диктиосомы участвуют в процессе 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.

*Микротельца* - органеллы, не совсем правильной сферической формы с зернистой структурой, но иногда в них попадают кристаллоиды или скопление нитей.

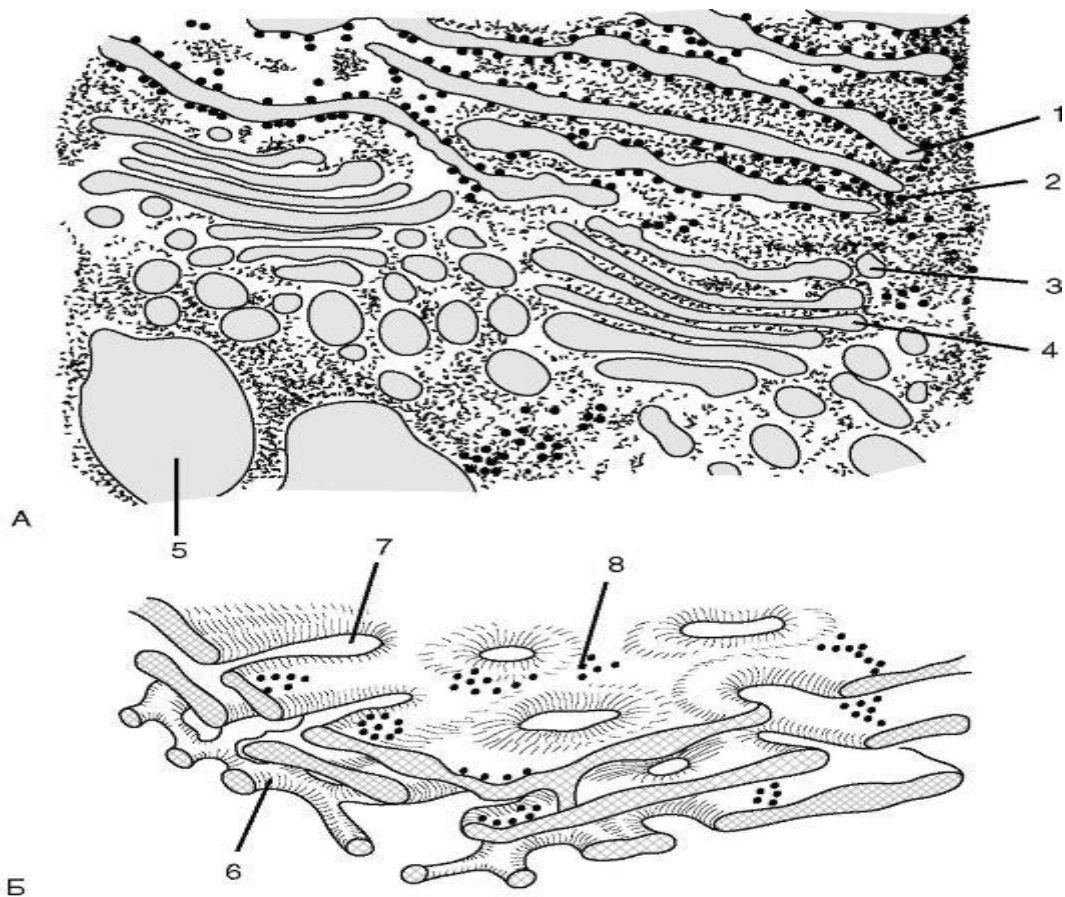


Рис. 1.6. Строение эндоплазматической сети: А - цистерны гранулярной ЭПС; Б - система цистерн гранулярной ЭПС и трубок агранулярной ЭПС; 1 - цистерна гранулярной ЭПС; 2 - рибосома; 3 - пузырек Гольджи; 4 - цистерны диктиосомы; 5 - вакуоль; 6 - трубка агранулярной ЭПС; 7 - окна в ретикулярной цистерне;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

*Глиоксисомы* имеют отношение к метаболизму глиоксилата и участвуют в превращении липидов в сахарозу в некоторых богатых маслами семенах (например, в эндосперме семени клеверины).

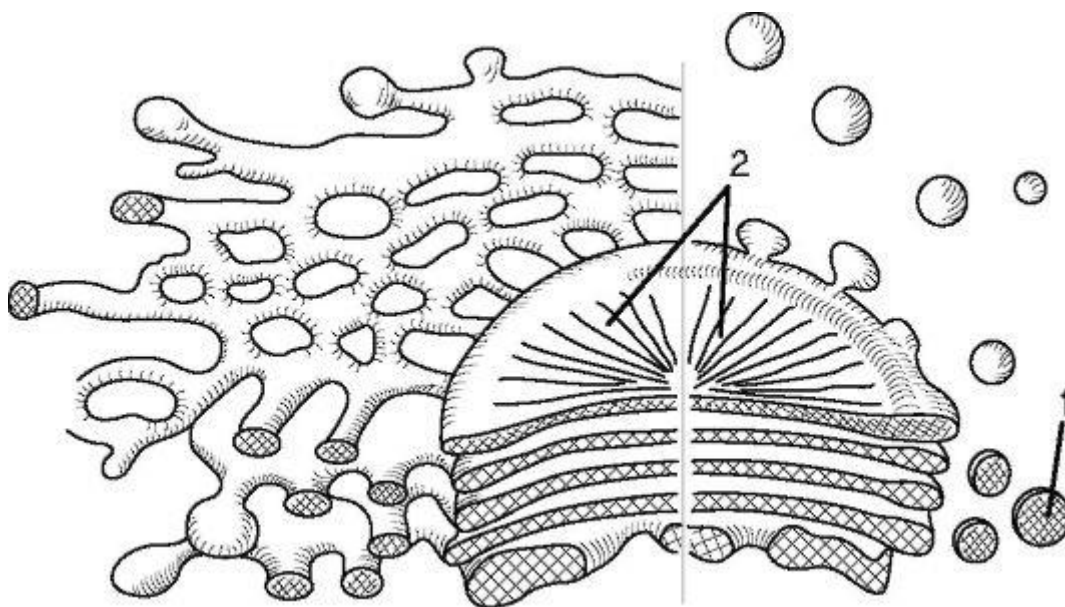


Рис. 1.7. Строение диктиосомы (аппарат Гольджи): 1 - пузырек Гольджи; 2 - цистерна диктиосомы в плане

*Пероксисомы* содержат фермент каталазу, ускоряющую разложение перекиси водорода на воду и кислород. Перекись водорода является побочным продуктом некоторых окислительных процессов, протекающих в клетке. Она очень токсична и должна немедленно удаляться из клетки. Пероксисомы листьев тесно связаны с процессом фотодыхания при участии хлоропластов и митохондрий.

#### НЕМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ. ЖГУТИКИ И УНДУЛИПОДИИ

Жгутики, реснички, фимбрии - двигательные приспособления прокариот. Базальная расширенная часть жгутиков называется базальным тельцем.

У определенной части эукариотических клеток двигательными приспособлениями являются ундулиподии, отличающиеся по строению от жгутиковидных образований. Ундулиподии имеются у многих протоктистов - водорослей и грибоподобных (см. главу 5), особенно на одноклеточных стадиях их жизненного цикла. У таких растений, как мхи, папоротники и часть голосеменных, ундулиподиями снабжены только мужские половые клетки. Ундулиподии снаружи покрыты мембраной, которая представляет собой единое целое с плазматической мембраной клетки. На поперечном срезе 9 пар микротрубочек образуют кольцо, а 2 дополнительные микротрубочки располагаются в центре кольца (организация: 9+2). Ундулиподии отходят от цилиндрических структур, называемых *кинетосомами*. У кинетосом на поперечном срезе заметно лишь периферическое кольцо микротрубочек, собранных по 3 (организация: 9+0). Движение ундулиподиев может также осуществляться автономно, они способны двигаться и после отделения от клетки.

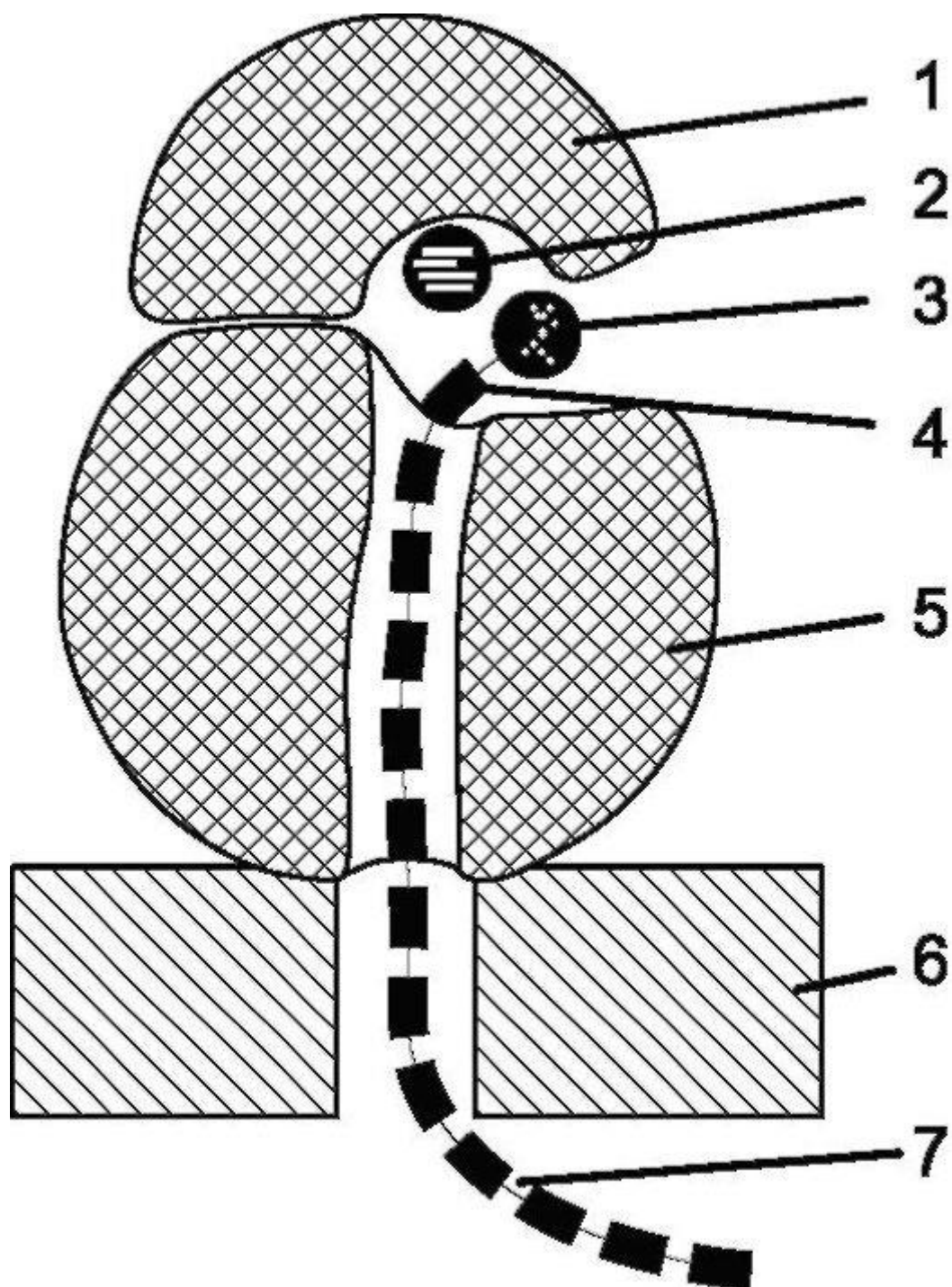


Рис. 1.8. Схема строения рибосомы, сидящей на мембране ЭПС: 1 - малая субъединица; 2 - иРНК; 3 - аминоксил тРНК; 4 - аминоксилота; 5 - большая субъединица; 6 - мембрана ЭПС; 7 - синтезируемая полипептидная цепь

*Рибосомы* - очень мелкие немембранные органеллы, состоящие из 2 субчастиц (единиц): большой и малой. Они состоят из РНК и белка. Рибосомы свободно располагаются в цитоплазме или прикрепляются к мембранам ЭПС (рис. 1.8). Рибосомы способны образовывать полисому, в которой они нанизаны на единую нить информационной РНК. В рибосомах происходит синтез белка.

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

*Микрофиламенты* - это 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, имеющая двумембранную оболочку, пронизанную ядерными порами. В матриксе ядра находится 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. Внутри ядра содержится хорошо заметная округлая структура - *ядрышко*, в котором происходит синтез рибосомальной РНК (рРНК); ядрышек может быть несколько. Деление ядра лежит в основе размножения клеток.

### ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА

Цитоплазматическая мембрана, отделяющая цитоплазму от клеточной стенки, называется *плазмалеммой* (плазматической мембраной), а отделяющая ее от вакуоли - *тонопластом* (элементарной мембраной).

В настоящее время пользуются жидкостно-мозаичной моделью мембраны (рис. 1.9), в соответствии с которой мембрана состоит из бислоя липидных молекул (фосфолипидов) с гидрофильными головками и 2 гидрофобными хвостами, обращенными внутрь слоя. Помимо липидов в состав мембран входят белки.

Различают 3 типа мембранных белков, «плавающих» в билипидном слое: *интегральные* белки, пронизывающие всю толщу бислоя; *полуинтегральные*, пронизывающие бислой неполностью; *периферические*, прикрепляющиеся с внешней или внутренней стороны мембраны к другим мембранным белкам. Мембранные белки выполняют различные функции: одни из них являются ферментами, другие выполняют роль переносчиков специфических молекул через мембрану или образуют гидрофильные поры, через которые могут проходить полярные молекулы.

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

### Транспорт через мембраны

В зависимости от затрат энергии транспорт веществ и ионов через мембрану делится на пассивный, не требующий затрат энергии, и активный, связанный с потреблением энергии. К *пассивному транспорту* относятся такие процессы, как *диффузия*, *облегченная диффузия*, *осмос*.

*Диффузия* - это процесс проникновения молекул через липидный бислой по градиенту концентраций (из области большей концентрации в область меньшей). Чем меньше молекула и чем более неполярная, тем быстрее она диффундирует через мембрану.

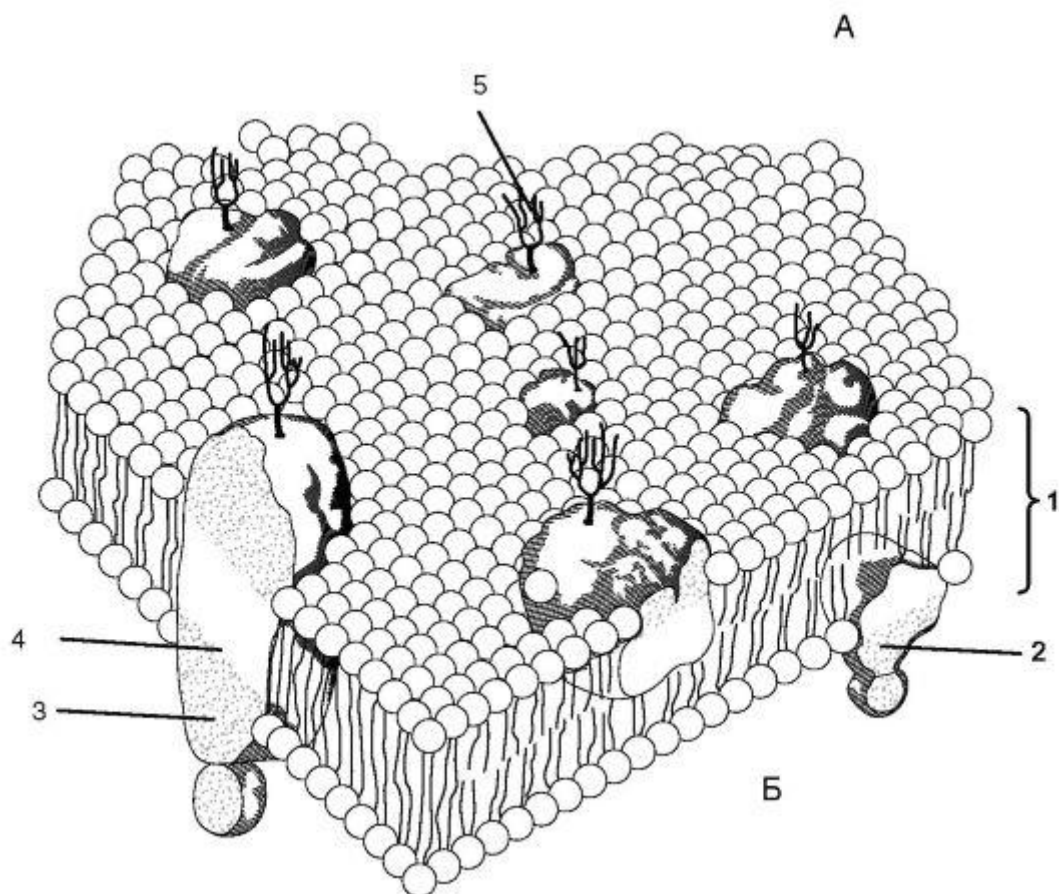


Рис. 1.9. Схема строения биологической мембраны: А - внеклеточное пространство; Б - цитоплазма; 1 - бимолекулярный слой липидов; 2 - периферический белок; 3 - гидрофильная область интегрального белка; 4 - гидрофобная область интегрального белка; 5 - углеводная цепь

При *облегченной диффузии* прохождению вещества через мембрану помогает какой-либо транспортный белок. Таким образом, в клетку поступают различные полярные молекулы, такие, как сахара, аминокислоты, нуклеотиды и др.

*Осмоз* - это диффузия воды через полупроницаемые мембраны. Осмос вызывает передвижение воды из раствора с высоким водным потенциалом в раствор - с низким водным потенциалом.

*Активный транспорт* - это перенос молекул и ионов через мембрану, сопровождаемый энергетическими затратами. Активный транспорт идет против градиента концентрации и электрохимического градиента и использует энергию АТФ. В основе механизма активного транспорта веществ лежит работа протонного насоса ( $H^+$  и  $K^+$ ) у растений и грибов, которые сохраняют внутри клетки высокую концентрацию  $K^+$  и низкую -  $H^+$  ( $Na^+$  и  $K^+$  - у животных). Энергия, необходимая для работы этого насоса, поставляется в виде АТФ, синтезируемой в процессе клеточного дыхания.

Известна еще одна разновидность активного транспорта - *эндо- и экзоцитоз*. Это 2 активных процесса, с помощью которых различные молекулы транспортируются через мембрану в клетку (*эндоцитоз*) либо из нее (*экзоцитоз*).

При *эндоцитозе* вещества попадают в клетку в результате инвагинации (впячивания) плазматической мембраны. Образующиеся при этом пузырьки, или вакуоли, переносятся в цитоплазму вместе с заключенными в них веществами. *Поглощение* больших частиц, таких, как микроорганизмы или обломки клеток, называется *фагоцитозом*. В этом случае образуются крупные пузырьки,

называемые вакуолями. Поглощение жидкостей (суспензий, коллоидных растворов) или растворенных веществ с помощью небольших пузырьков носит название *пиноцитоз*.

Обратный эндоцитозу процесс называется *экзоцитозом*. Многие вещества выводятся из клетки в специальных пузырьках или вакуолях. Примером может служить вывод из секреторных клеток их жидких секретов; другой пример - это участие пузырьков диктиосом в формировании клеточной оболочки.

## ПРОИЗВОДНЫЕ ПРОТОПЛАСТА

### Вакуоль

*Вакуоль* - это резервуар, ограниченный одинарной мембраной - *тонопластом*. В вакуоли содержится клеточный сок - концентрированный раствор различных веществ, таких, как минеральные соли, сахара, пигменты, органические кислоты, ферменты. В зрелых клетках вакуоли сливаются в одну, центральную.

В вакуолях хранятся различные вещества, в том числе конечные продукты обмена. От содержимого вакуоли в сильной степени зависят осмотические свойства клетки.

В связи с тем что вакуоли содержат крепкие растворы солей и других веществ, клетки растений постоянно осмотически поглощают воду и создают гидростатическое давление на клеточную стенку, называемое *тургорным*. Тургорному давлению противостоит равное ему по величине давление клеточной стенки, направленное внутрь клетки. Большинство растительных клеток существуют в гипотонической среде. Но если такую клетку поместить в гипертонический раствор, вода по законам осмоса начнет выходить из клетки (для выравнивания водного потенциала по обе стороны мембраны). Вакуоль при этом сократится в объеме, ее давление на протопласт уменьшится, и мембрана начнет отходить от клеточной стенки. Явление отхождения протопласта от клеточной стенки называется *плазмолизом*. В природных условиях такая потеря тургора в клетках приведет к увяданию растения, опусканию листьев и стеблей. Однако этот процесс обратим: если клетку поместить в воду (например, при поливе растения), возникает явление, обратное плазмолизу - *деплазмолиз* (рис. 1.10).

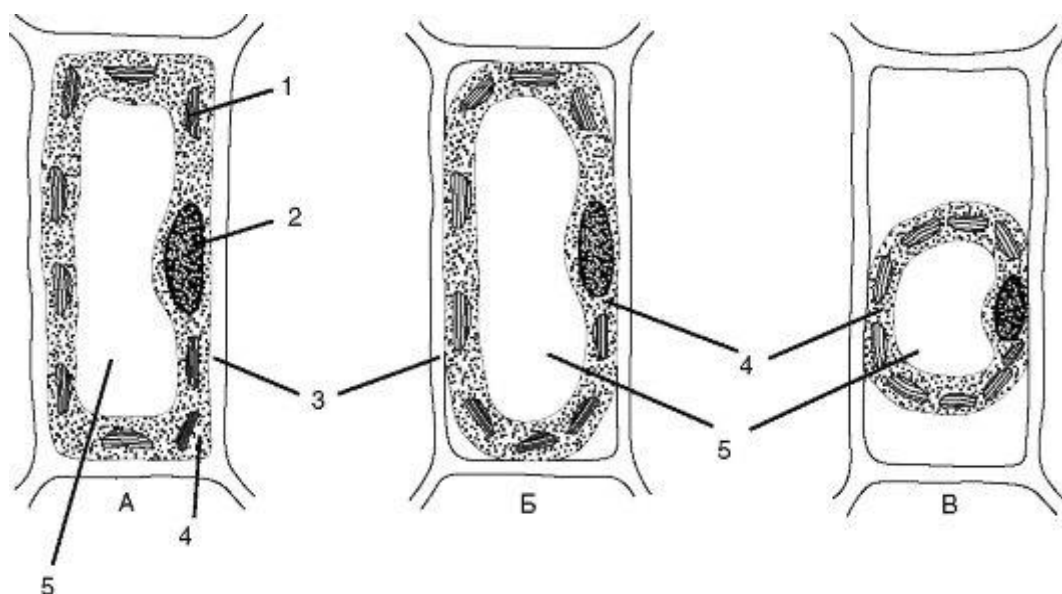


Рис. 1.10. Схема плазмолиза: А - клетка в состоянии тургора (в изотоническом растворе); Б - начало плазмолиза (клетка, помещенная в 6% раствор KNO<sub>3</sub>); В - полный плазмолиз (клетка, помещенная в 10% раствор KNO<sub>3</sub>); 1 - хлоропласт; 2 - ядро; 3 - клеточная стенка; 4 - протопласт; 5 - центральная вакуоль



## Включения

Клеточными включениями являются *запасные и экскреторные вещества*.

Запасные вещества (временно выключенные из обмена) и вместе с ними отбросы (экскреторные вещества) часто называют *эргастиче-*

*скими* 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 откладываются в семенах. Осаждающиеся белки в вакуолях образуют зерна округлой или эллиптической формы, называемые *алеЙроновыми*. Если алейроновые зерна не имеют заметной внутренней структуры и состоят из аморфного белка, их называют *простыми*. Если в алейроновых зернах среди аморфного белка встречаются кристаллоподобная структура (*кристаллоид*) и блестящие бесцветные тельца округлой формы (*глобоиды*), такие алейроновые зерна называют *сложными* (рис. 1.11). 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-магниево-фосфорной соли, содержат фосфор, нерастворимы в воде и не дают реакции на белки.

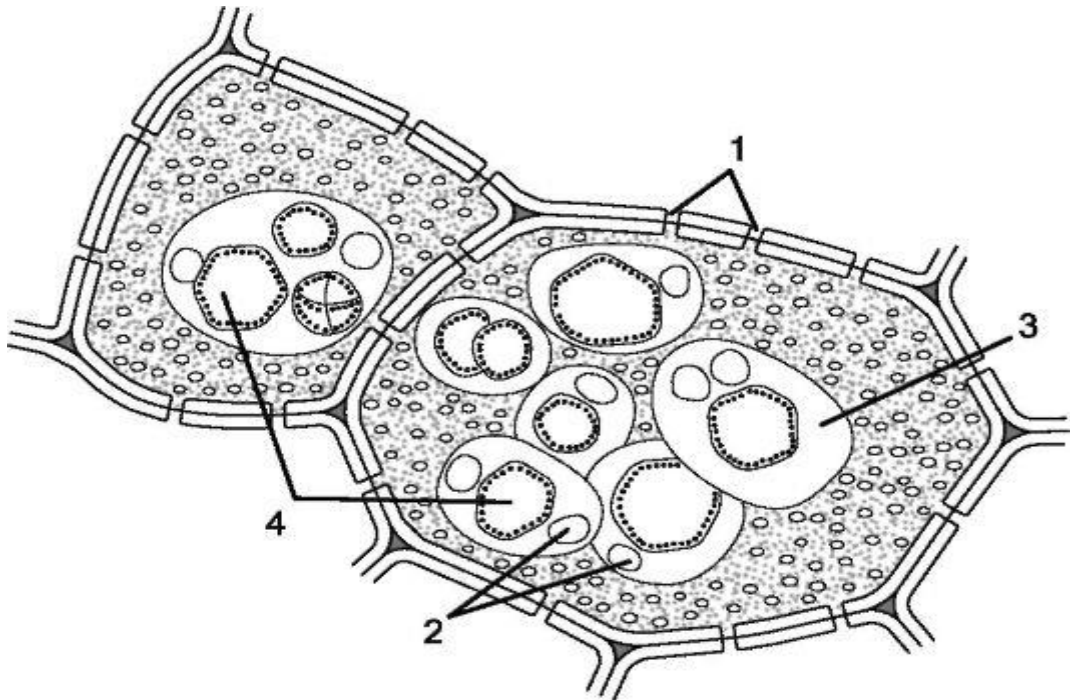


Рис. 1.11. Сложные алейроновые зерна: 1 - поры в оболочке; 2 - глобоиды; 3 - аморфная белковая масса; 4 - кристаллоиды, погруженные в аморфную белковую массу

*Запасные липиды* обычно располагаются в гиалоплазме в виде капель и встречаются почти во всех растительных клетках. Это основной тип запасных питательных веществ большинства растений: наиболее богаты ими семена и плоды. Жиры (липиды) - наиболее калорийное запасное вещество. Реактивом на жироподобные вещества является судан III, окрашивающий их в оранжевый цвет.

*Углеводы* входят в состав каждой клетки в виде растворимых в воде сахаров (глюкозы, фруктозы, сахарозы) и нерастворимых в воде полисахаридов (целлюлозы, крахмала). В клетке углеводы играют роль источника энергии для реакций обмена



веществ. Сахара, связываясь с другими биологическими веществами клетки, образуют гликозиды, а полисахариды с белками - гликопротеины. Состав углеводов растительной клетки значительно более разнообразен, чем у животных клеток, за счет разнообразного состава полисахаридов клеточной оболочки и сахаров клеточного сока вакуолей.

Главнейшим и наиболее распространенным *запасным углеводом* является полисахарид *крахмал*. Первичный ассимиляционный крахмал образуется в хлоропластах. Ночью, при прекращении фотосинтеза, крахмал гидролизуеться до сахаров и транспортируется в запасующие ткани - клубни, луковицы, корневища. Там в особых типах лейкопластов - амилопластах - часть сахаров откладывается в виде зерен вторичного крахмала. Для крахмальных зерен характерна слоистость, что объясняется различным содержанием воды из-за неравномерного поступления крахмала в течение суток. В темных слоях воды больше, чем в светлых. Зерно с одним центром крахмалообразования в центре амилопласта называют простым *концентрическим*, если центр смещен - простым *эксцентрическим*. Зерно с несколькими крахмалообразующими центрами - *сложное*. У *полусложных* зеренновые слои откладываются вокруг нескольких крахмалообразующих центров, а затем формируются общие слои и покрывают крахмалообразующие центры (рис. 1.12). Реактивом на крахмал является раствор йода, дающий синее окрашивание.

#### Экскреторные вещества (продукты вторичного обмена)

К клеточным включениям относятся и экскреторные вещества, например кристаллы оксалата кальция (*одинокные кристаллы, рафиды* - игольчатые кристаллы,  *друзы* - сrostки кристаллов, *кристаллический песок* - скопление множества мелких кристаллов) (рис. 1.13). Реже кристаллы состоят из карбоната кальция или кремнезема (*цистолиты*; рис. 1.14). Цистолиты откладываются на клеточной стенке, вдающейся внутрь клетки в виде гроздьев винограда, и характерны, например, для представителей семейства крапивных, листьев фикуса.

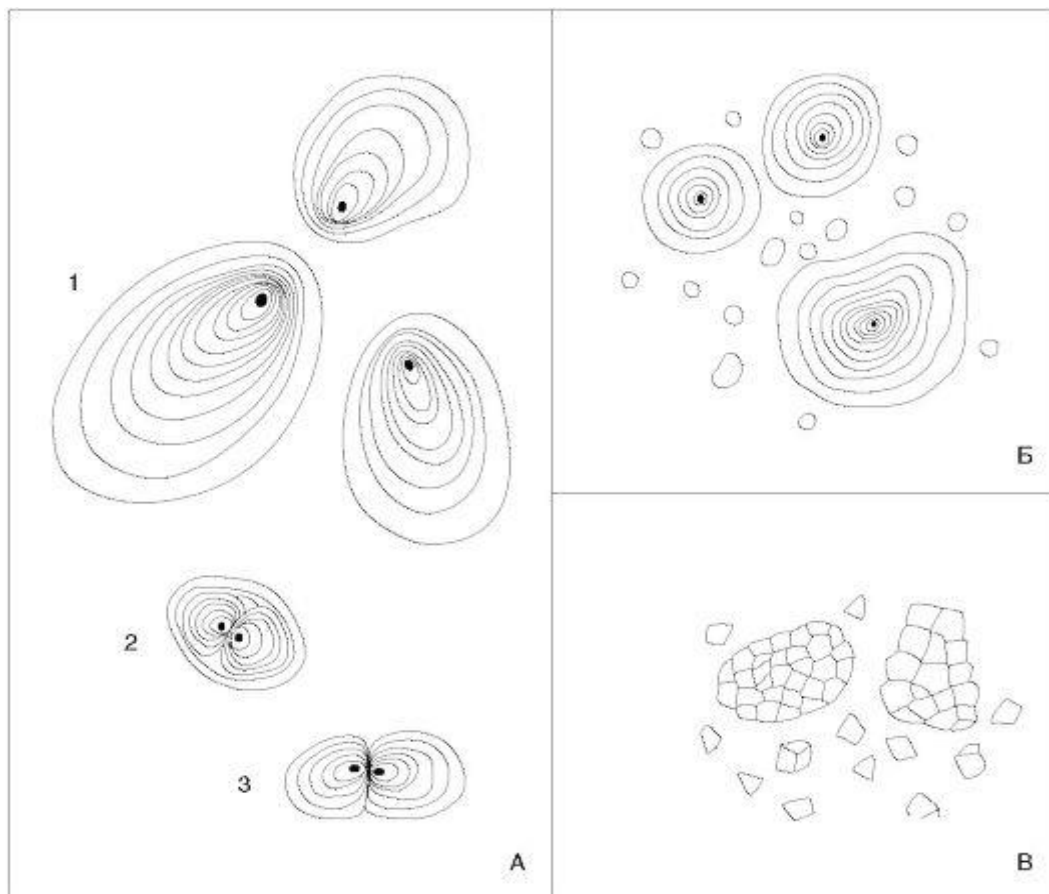


Рис. 1.12. Крахмальные зерна картофеля (А): 1- простое зерно; 2 - полусложное; 3 - сложное; пшеницы (Б), овса (В)

В отличие от животных, выводящих избыток солей вместе с мочой, растения не имеют развитых органов выделения. Поэтому считается, что кристаллы оксалата кальция являются конечным продуктом метаболизма протопласта, образующимся как приспособление для выведения из обмена излишков кальция. Как правило, эти кристаллы накапливаются в органах, которые растение периодически сбрасывает (листья, кора).

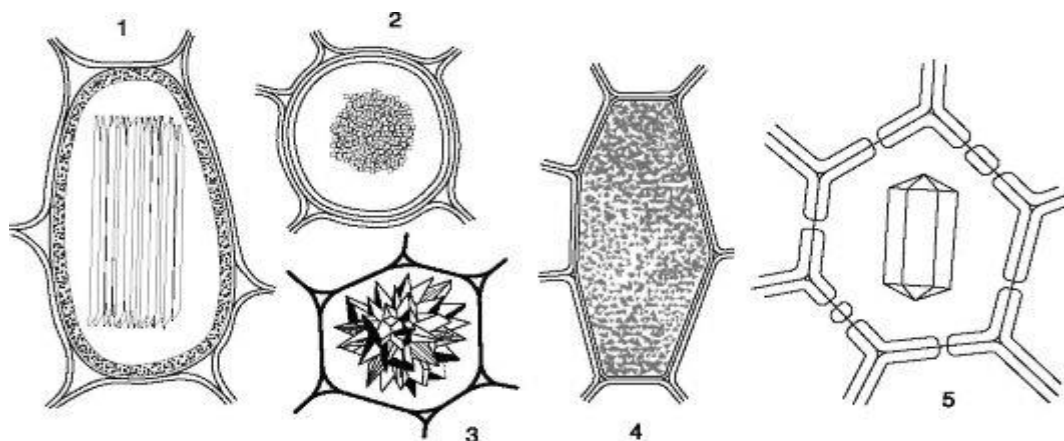


Рис. 1.13. Формы кристаллов оксалата кальция в клетках: 1, 2 - рафида (недотрога; 1- вид сбоку, 2 - на поперечном срезе); 3 - друза (опунция); 4 - кристаллический песок (картофель); 5 - одиночный кристалл (ваниль)

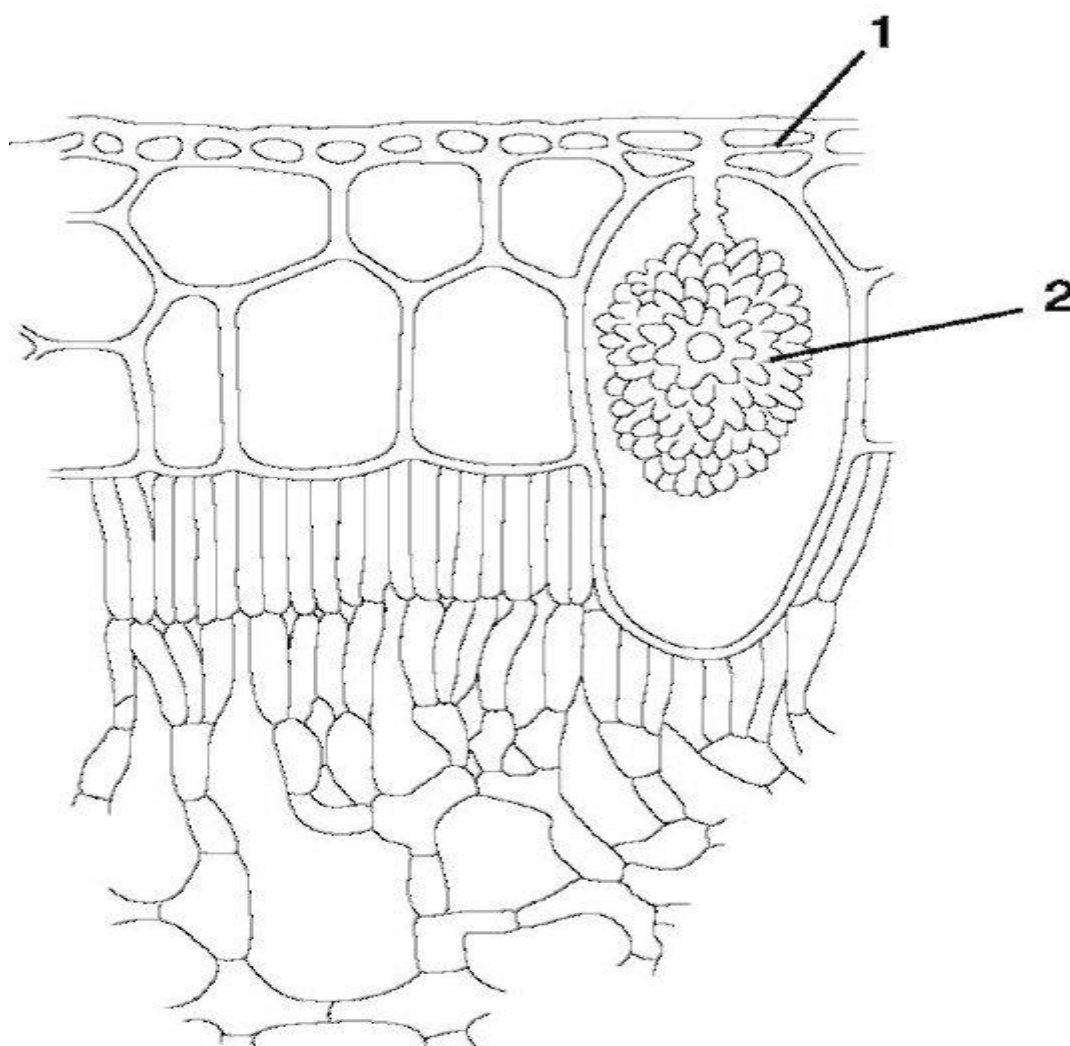


Рис. 1.14. Цистолит (на поперечном срезе листа фикуса): 1 - кожица листа; 2 - цистолит

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

*Смолы* - это 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 болезням. Применяются смолы в медицине, а также при изготовлении красок, лаков и смазочных масел. В современной промышленности заменяются синтетическими материалами.

#### Клеточная стенка

*Жесткая клеточная стенка*, окружающая клетку, состоит из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс, в состав которого входят гемицеллюлозы и пектиновые вещества. Клеточная стенка обеспечивает механическую опору клетке, защиту протопласта и сохранение формы клетки. При этом клеточная стенка способна к растяжению. Являясь 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 более чем все другие признаки отличает растительные клетки от животных. Архитектуру клеточной стенки в значительной степени определяет *целлюлоза*. Мономером целлюлозы является глюкоза. Пучки молекулы целлюлозы формируют мицеллы, которые объединяются в более крупные пучки - микрофибриллы. Реактивом на целлюлозу является хлор-цинк-йод (Cl-Zn-I), дающий сине-фиолетовое окрашивание.

Целлюлозный каркас клеточной стенки заполнен нецеллюлозными молекулами матрикса. В состав матрикса входят полисахариды, называемые *гемицеллюлозами*; *пектиновые* вещества (пектин), очень близкие к гемицеллюлозам, и *гликопротеиды*. Пектиновые вещества, сливаясь между соседними клетками, образуют *срединную пластинку*, которая располагается между первичными оболочками соседних клеток. При растворении или разрушении срединной пластинки (что происходит в мякоти созревших плодов) возникает *мацерация* (от лат. *maceratio* - размягчение). Естественную мацерацию можно наблюдать у многих перезрелых плодов (арбуз, дыня, персик). Искусственную мацерацию (при обработке тканей щелочью или кислотой) используют для приготовления различных анатомических и гистологических препаратов.

Клеточная стенка в процессе жизнедеятельности 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
Наслаивание целлюлозы	Целлюлоза	Cl-Zn-I	Сине-фиолетовое окрашивание
Кутинизация	Кутин	Судан III	Оранжевое окрашивание
Одревеснение	Лигнин	Флороглюцин + HCl концентрированная	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*, который является самым распространенным (после целлюлозы) полимером растительных клеток. Он увеличивает жесткость оболочки, вызывая *одревеснение* клеточных стенок; лигнин обычно содержится в клетках, выполняющих опорную или механическую функцию. Реактив на лигнин HCl (концентрированная) + флороглюцин 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 и предотвращают чрезмерную потерю воды растением и проникновение в его клетки различных бактерий и грибов.

Клеточные стенки могут пропитываться оксалатами 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.

Некоторые клеточные стенки кожуры семян (льна) способны к *ослизнению*. Это происходит за счет превращения целлюлозы и пектина в *слизи* и *камеди*, которые, являясь полимерами, сильно набухают при соприкосновении с водой. Слизь удерживают влагу, защищая семена от высыхания, и закрепляют их на определенном месте, с частицами почвы. Например, у стеблей вишни выделение слизи и камеди наблюдается из пораненных участков. Камедь при этом выделяется в виде наплывов (вишневый клей); этот процесс называют *гуммузом*.

При образовании клетки в процессе митоза формируется первичная клеточная стенка. На всем своем протяжении первичные клеточные стенки не одинаковы по толщине, а имеют тонкие участки, которые называются *первичными поровыми полями* (рис. 1.15). У некоторых клеток протопласт откладывает на внутреннюю поверхность первичной оболочки еще один слой - *вторичную клеточную стенку* (см. рис. 1.15). На первичных поровых полях вторичная оболочка не откладывается. Таким образом, во вторичной оболочке образуется *пора*. Поры двух контактирующих клеток

лежат друг против друга. В клетках, имеющих вторичные оболочки, существуют 2 типа пор - *простые* и *окаймленные*. Вторичная оболочка в окаймленных порах нависает над порой, а внутри имеется торус (утолщение), регулирующий движение жидкости в соседние клетки (рис. 1.16). В простых порах диаметр порового канала одинаковый по всей длине.

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

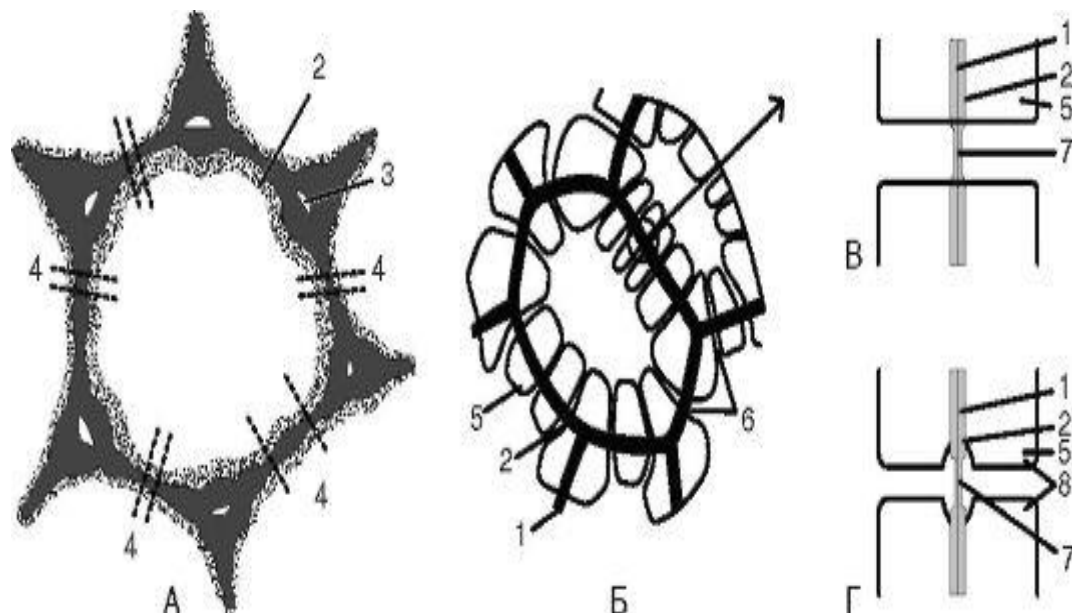


Рис. 1.15. Первичные поровые поля, поры и плазмодесмы: А - паренхимная клетка с первичной оболочкой и первичными поровыми полями; Б - клетки с вторичными оболочками и многочисленными порами; В - пара простых пор; Г - пара окаймленных пор; 1 - срединная пластинка; 2 - первичная оболочка; 3 - межклеточное пространство; 4 - плазмодесмы в первичном поровом поле; 5 - вторичная оболочка; 6 - поры; 7 - поровая мембрана; 8 - окаймление

*В отличие от животной клетки для строения растительной клетки характерны:*

- 1) наличие прочной целлюлозной клеточной стенки, представляющей собой видоизмененный гликокаликс животной клетки;
- 2) наличие пластид и автотрофнос питания (фотосинтез);
- 3) наличие (как правило) крупной центральной вакуоли;
- 4) рост клеток - путем растяжения (в основном за счет увеличения объема вакуоли);
- 5) отсутствие клеточного центра у высших растений, участвующего в делении клетки, роль которого выполняют отдельные микротрубочки;
- 6) способность к неограниченному или очень продолжительному росту;
- 7) малая подвижность (как правило, у всех клеток высших растений).

Растениям свойственны медленные движения: настии (уплотнения с изгибом), нутации (круговые движения), тропизмы (изгибы органов растения). Лишь среди зеленых водорослей встречается много подвижных форм.

## ДЕЛЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК

*Жизненный (митотический) цикл* клетки включает ее существование от момента деления до следующего деления или смерти. Цикл клетки складывается из 3 главных стадий: *интерфазы*, в которой происходят активный рост и функционирование клеток, а также подготовка их к делению; *деления ядра* и *цитокинеза* - процесса разделения цитоплазмы между дочерними клетками.

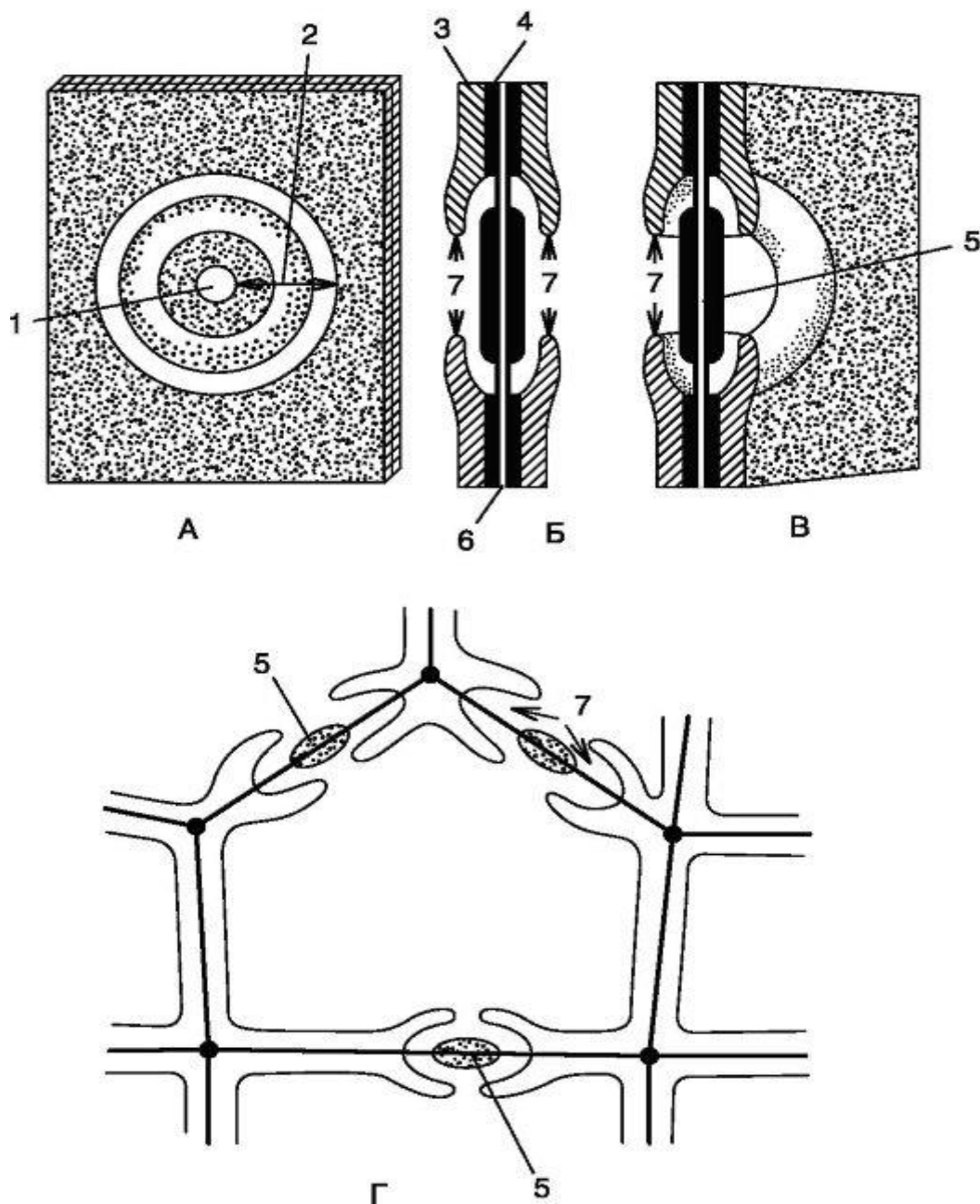


Рис. 1.16. Строение окаймленных пор в трахеидах хвойных: А - схема поры в плане; Б - поперечный срез; В - объемное изображение; Г - поперечный срез трахеиды сосны с окаймленными порами; 1 - внутреннее отверстие поры, упирающееся в полость клетки; 2 - наружное отверстие поры, упирающееся в первичную оболочку; 3 - вторичная оболочка; 4 - первичная оболочка; 5 - торус; 6 - срединная пластинка; 7 - внутреннее отверстие поры

Деление, при котором сохраняется идентичность хромосомного набора материнской и дочерних клеток, называется *митозом*. Митоз - основной способ деления всех соматических клеток. Так, из одной материнской клетки с набором  $2n$  образуются две дочерние с набором  $2n$ . Но в митоз могут вступать и гаплоидные клетки. Так, у

голосеменных и покрытосеменных растений митоз наблюдается при образовании половых клеток. Деление, при котором происходит редукция хромосомного набора (от диплоидного к гаплоидному), называется *мейозом* и наблюдается у растений при образовании спор. Так, из 1 диплоидной клетки ( $2n$ ) образуются 4 с гаплоидным набором ( $n$ ).

### Интерфаза

Интерфаза перед митозом и мейозом складывается из 3 периодов (рис. 1.17): предсинтетического ( $G_1$ ), синтетического (S) и постсинтетического ( $G_2$ )

$G_1$ -период - синтез всех видов РНК, белка, рост клетки.

S-период - редупликация молекул ДНК (число ДНК в каждой хромосоме удваивается, но плоидность хромосомного набора - число хромосом в ядре - не меняется), синтез гистоновых белков.

$G_2$ -период - продолжение синтеза белка, накопление энергии, удвоение клеточных органелл. Продолжительность митотического цикла различна. Так, у одноклеточных эукариот он может варьировать от 0,5 ч до 2-3 сут. У многоклеточных (например, у вики посевной) составляет 15 сут, у бобов - около 2 сут. Деление клетки подразделяется на процессы, происходящие в ядре: *кариокinesis* (деление ядра) и *цитокinesis* (деление цитоплазмы).

### Митоз

Митоз подразделяют на 4 фазы: профаза, метафаза, анафаза, телофаза.

\*  $n$  - гаплоидный набор;  $2n$  - диплоидный набор;  $c$  - количество молекул ДНК в хромосомах.

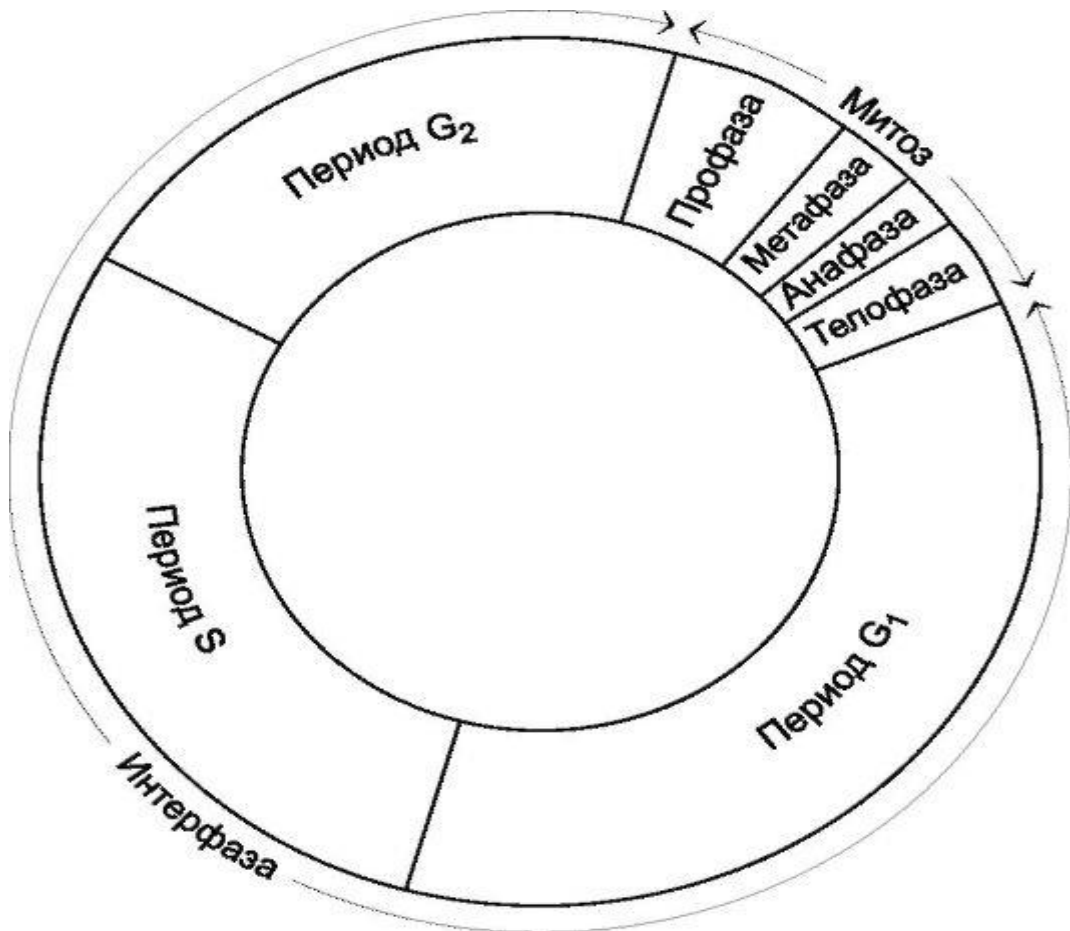


Рис. 1.17. Периоды интерфазы

*Профаза* - самая длительная фаза митоза. В ней происходят: спирализация и укорочение ДНК хромосом; исчезновение ядрышка и распад ядерной оболочки; формирование ахроматинового веретена, или веретена деления, состоящего из пучков микротрубочек, идущих от полюсов клетки. Таким образом, в конце профазы каждая хромосома состоит из 2 хроматид (2 молекул ДНК - 2с), скрепленных центромерой.

В *метафазу* хромосомы располагаются на экваторе клетки. Происходит продольное расщепление хромосом на 2 хроматиды. Плечи хроматид продольно расходятся, но они остаются скрепленными центромерой.

В *анафазу* происходит деление центромер надвое. Хроматиды расходятся к полюсам клетки за счет сокращения ахроматинового веретена. В результате на каждом полюсе сохраняется тот же набор хромосом (2n), но все они теперь состоят из 1 хроматиды (2п2с), а во всей клетке находятся 2 диплоидных набора (4п4с).

*Телофаза (обратная профазе)* включает деспирализацию хромосом, они становятся плохо видимыми. Формируются ядрышко и ядерная оболочка вокруг хромосом на каждом полюсе. Веретено деления исчезает.

#### Цитокинез

Цитокинез - это формирование клеточной пластинки в экваториальной плоскости после появления 2 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 откладывает над срединной пластинкой первичную оболочку (рис. 1.18). После цитокинеза наступает состояние покоя - интерфаза.

Биологическое значение митоза заключается в передаче дочерним клеткам идентичной генетической информации родительской клетки. Кроме того, митоз обеспечивает рост и регенерацию тканей.

#### Мейоз

Мейоз был открыт в 1885 г. В.И. Беляевым. В мейоз вступают только диплоидные клетки. При половом процессе происходит слияние ядер 2 клеток, т.е. набор становится диплоидным (2п). Сущностью мейоза является восстановление гаплоидного набора в ядрах половых клеток, так как при повторении полового процесса из поколения в поколение число хромосом все время увеличивалось бы.

Мейоз состоит из 2 последовательных делений ядра; 1-е мейотическое деление называется *редукционным*, а 2-е, протекающее по схеме митоза, - *эквационным* (рис. 1.19).

#### *Первое мейотическое (редукционное) деление*

*Профаза I*: самая длительная по времени фаза, протекающая от нескольких часов до нескольких недель. Хромосомы спирализуются и становятся видимыми. Гомологичные хромосомы сближаются (конъюгируют) по всей длине и образуют пару - *бивалент*. В бивалентах происходит обмен участками гомологичных хромосом - *кроссинговер*, что приводит к обмену генетической информацией между хромосомами. К концу профазы исчезают ядрышко и ядерная оболочка, формируется ахроматиновое веретено.

*Метафаза I*: биваленты выстраиваются в экваториальной плоскости. Сестринские хроматиды скреплены центромерами, но их плечи продольно расходятся. Гомологичные хромосомы скреплены в нескольких точках - *хиазмах* (от греч. *chiasma*- перекрест).



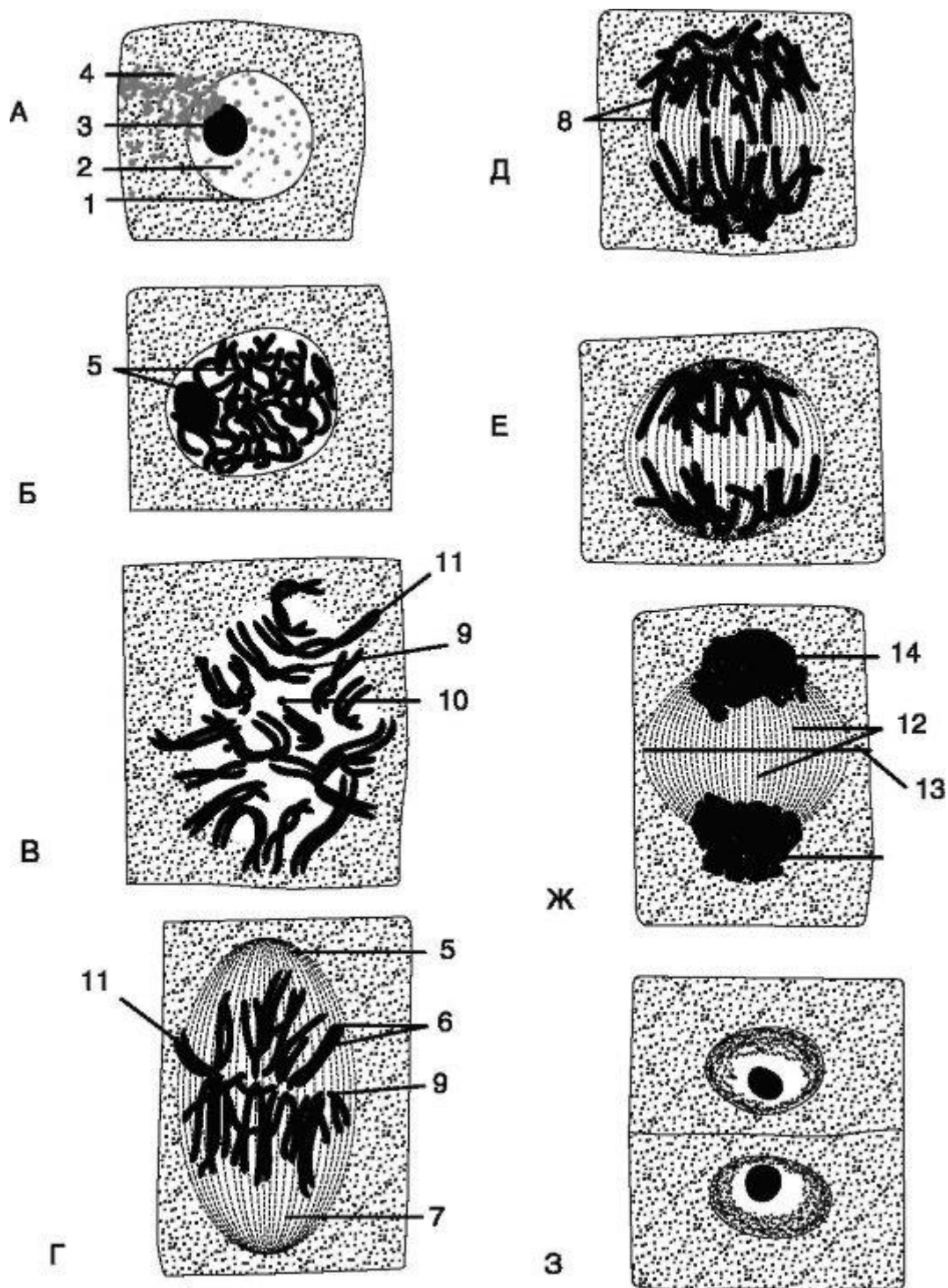


Рис. 1.18. Митоз и цитокinesis в растительных клетках (корня лука): А - ядро в интерфазе; Б - ранняя и В - поздняя профазы; Г - метафаза; Д - ранняя анафаза; Е - поздняя анафаза; Ж - телофаза; З - сестринские клетки;

1 - ядерная мембрана; 2 - кариолимфа; 3 - ядрышко; 4 - цитоплазма; 5 - хроматиновая нить; 6 - хромосомы; 7 - ахроматированное веретено; 8 - хроматиды; 9 - центромера; 10 - спутник; 11 - плечи хромосом; 12 - фрагмопласт; 13 - закладывающаяся пектиновая перегородка; 14 - формирующееся ядро

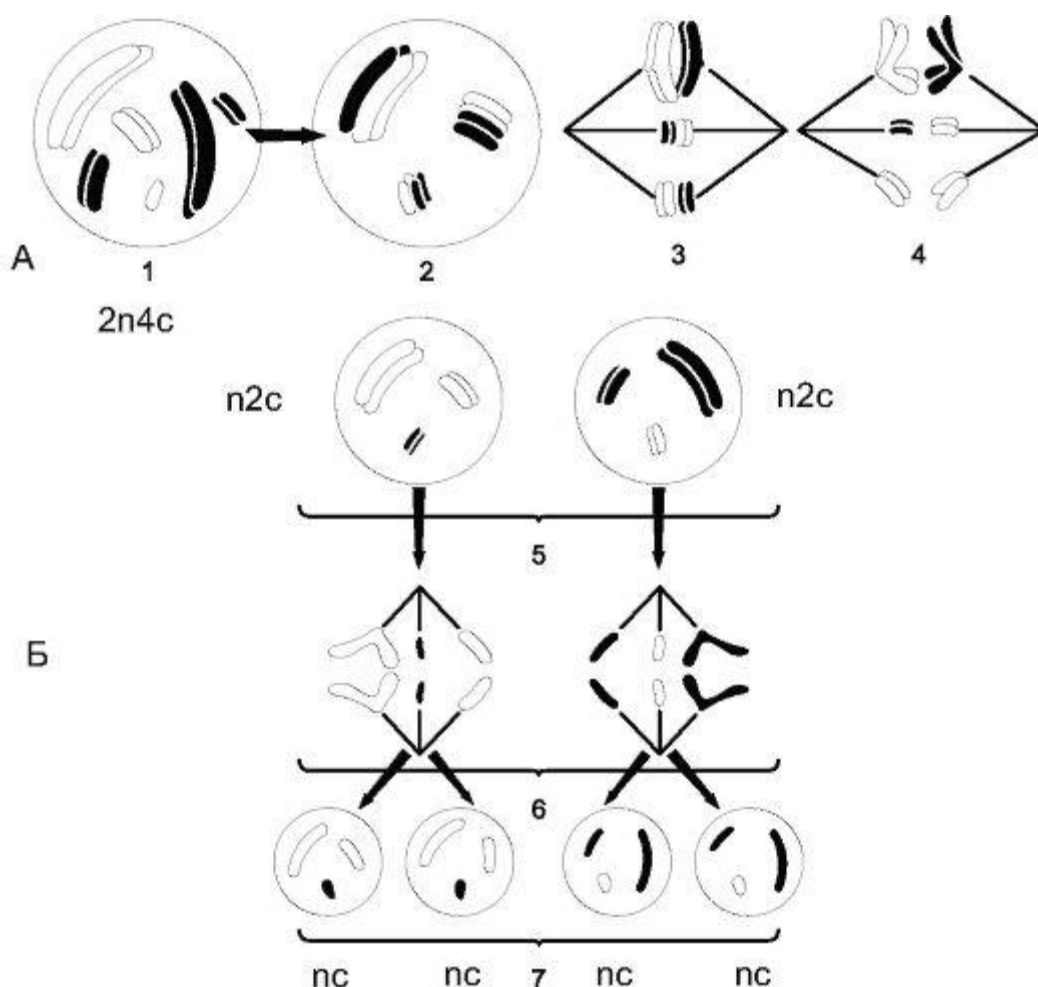


Рис. 1.19. Схема мейоза: А - первое мейотическое (редукционное) деление: 1, 2 - профазы I; 3 - метафаза I; 4 - анафаза I; 5 - телофаза I; Б - второе мейотическое деление: 6 - анафаза II; 7 - телофаза II

*Анафаза I:* ахроматиновые нити отделяют по одному мономеру и подтягивают по одной хромосоме, состоящей из 2 хроматид к полюсу. На каждом полюсе образуется гаплоидный набор ( $n2c$ ), т.е. именно в анафазу происходит *редукция хромосомного набора*.

*Телофаза I:* кратковременна, в ней происходят деспирализация хромосом и формирование ядер.

*Второе мейотическое деление* следует за первым, минуя S-период, т.е. удвоение наследственного материала. Профаза II, метафаза II и телофаза II протекают по схеме митоза. В *анафазе II* в отличие от митоза центромеры делятся надвое, и к полюсам *расходятся хроматиды*. Теперь на каждом полюсе формируются хроматиды, а не хромосомы (набор -  $nc$ ). Из двух гаплоидных ядер ( $n2c$ ) формируются четыре ядра с набором ( $nc$ ).

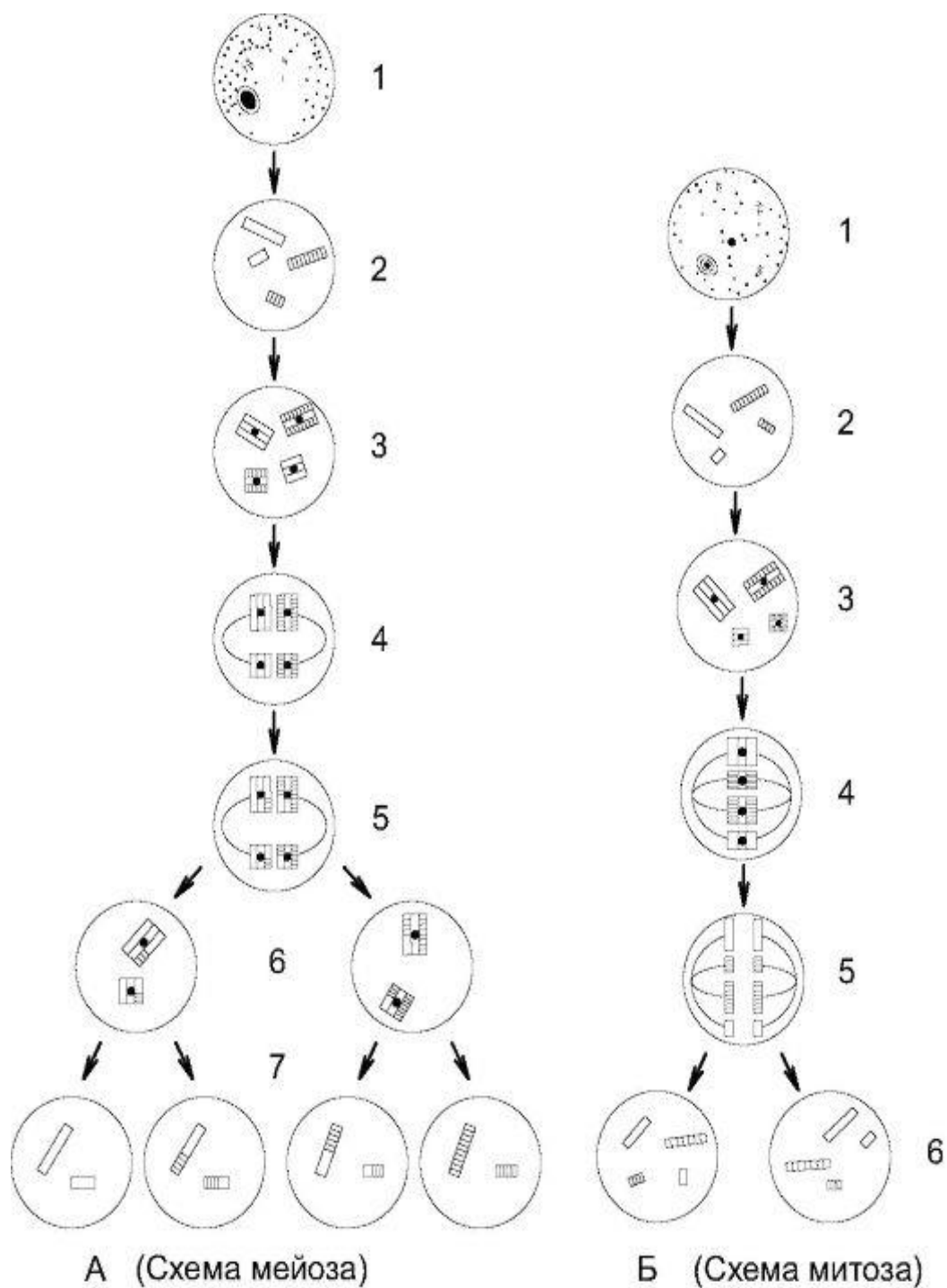


Рис. 1.20. Сравнительная схема мейоза (А) и митоза (Б) А. 1 - материнская клетка; 2 - период G1 интерфазы; 3 - S-период интерфазы; 4 - образование бивалентов; 5 - кроссинговер (обмен участками в бивалентах); 6 - расхождение хромосом в анафазе I; 7 - расхождение хроматид в анафазе II

Б. 1 - материнская клетка; 2 - период G1 и 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

Значение мейоза велико: редукция хромосомного набора в половых клетках за счет расхождения хромосом в анафазе I и процессам достижения генетического разнообразия вследствие процесса кроссинговера (рис. 1.20).

## ГЛАВА II РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

### КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ

*Понятие о ткани.* Царство растений состоит из одноклеточных и многоклеточных организмов. Если организм одноклеточный, в его единственной клетке происходят все необходимые процессы жизнедеятельности; если он многоклеточный, то различные клетки объединяются в группы одинаково функционирующих клеток, в так называемые *ткани*.

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

Согласно выполняемым функциям выделяют 6 типов тканей: *образовательные* (или меристемы - от греч. *meristos* - делимый) и *постоянные*, включающие покровные, основные, механические, проводящие, выделительные ткани.

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

Существует еще классификация тканей, основанная на их происхождении. По этой классификации ткани подразделяют на *первичные* и *вторичные*.

Из первичной меристемы, находящейся на верхушке побега и в кончике корня, а также из зародыша семени формируются *первичные постоянные ткани* (эпидерма, колленхима, склеренхима, ассимиляционная ткань, эпиблема). Клетки постоянных тканей неспособны к дальнейшему делению. Из клеток специализированной меристемы - прокамбия - формируются *первичные проводящие ткани* (первичная ксилема, первичная флоэма).

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

#### 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 3 стадии: эмбриональную, стадию роста и дифференциации (т.е. приобретение клеткой определенной функции). По мере дифференциации зародыша первичная меристема сохраняется только на верхушке будущего побега (в конусе нарастания) и на кончике корня - это 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 прокамбия и камбия, имеют прозенхимную форму и крупные вакуоли. Клетки прокамбия в поперечном сечении многоугольные, а камбия - прямоугольные (табл. 2.1).

Первичные меристемы. Первичные меристемы происходят непосредственно из меристемы зародыша и обладают способностью к делению. По положению в теле растения они могут быть апикальными, интеркалярными и латеральными.

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 (семейство ирисовые, лилейные) и черешков листьев	—

Апикальные (верхушечные) меристемы располагаются у взрослых растений на верхушках стеблей (рис. 1, см. цв. вкл.) и кончиках корней и обеспечивают рост тела растения в длину. У стеблей в конусе нарастания выделяют 2 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. 2.1).

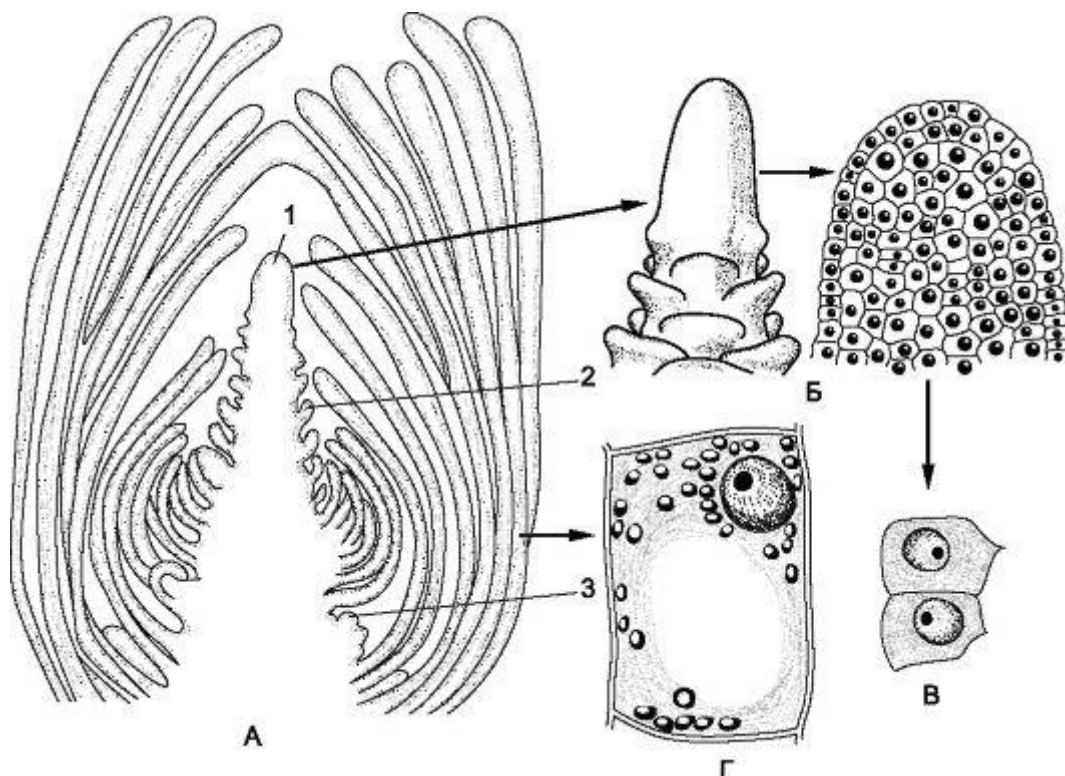


Рис. 2.1. Апикальные меристемы стебля (верхушка побега элодеи): А - продольный срез; Б - конус нарастания (внешний вид и продольный срез); В - клетки первичной меристемы; Г - паренхимная клетка сформировавшегося листа: 1 - конус нарастания; 2 - зачаток листа; 3 - бугорок пазушной почки

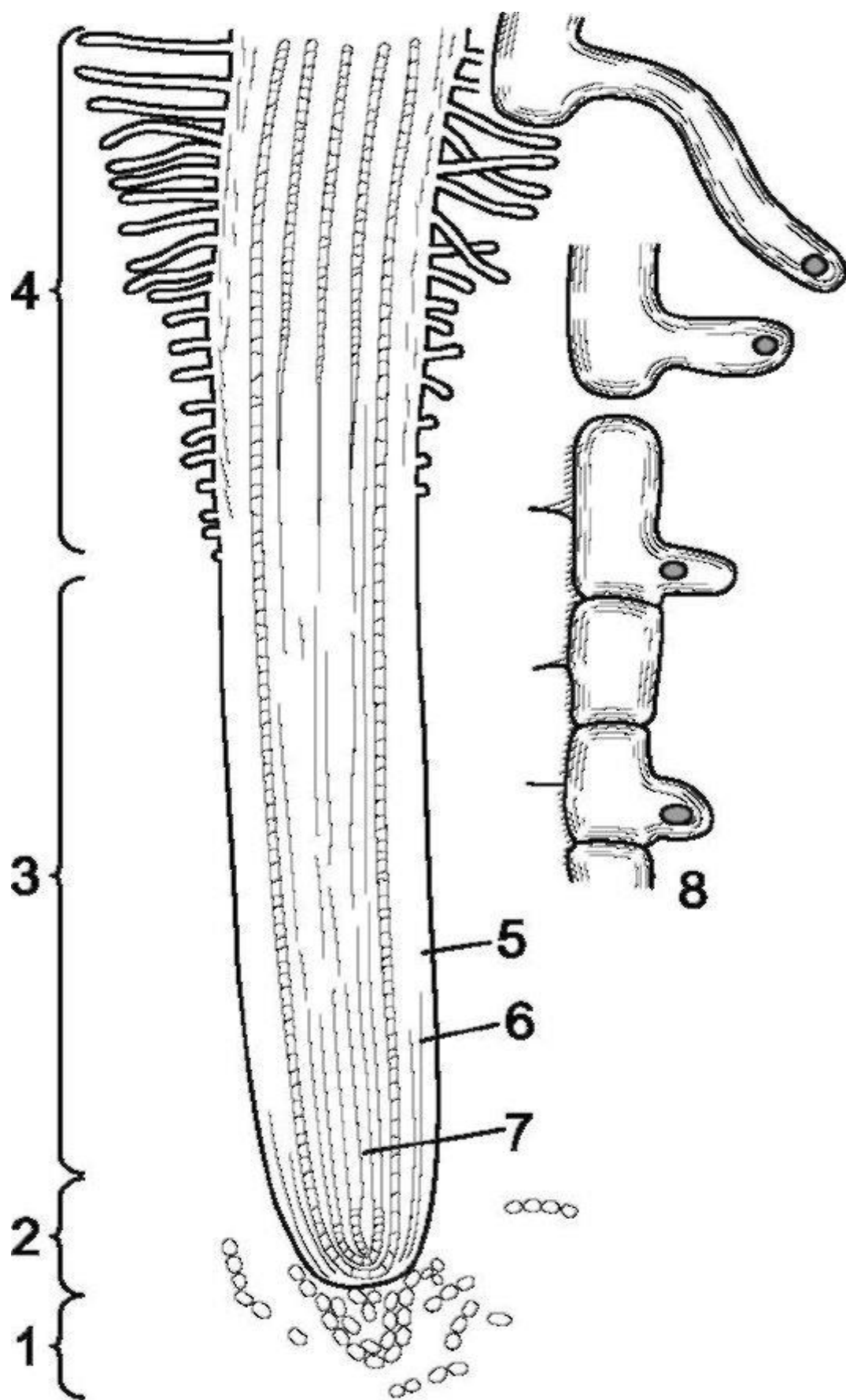


Рис. 2.2. Апикальные меристемы корня (кончик корня проростка пшеницы): 1 - корневой чехлик; 2 - зона деления клеток; 3 - зона растяжения клеток; 4 - зона всасывания; 5 - дерматоген; 6 - периблема; 7 - плерома; 8 - образование корневой волоска из клеток эпibleмы

В кончике корня различают 3 слоя гистогена: *дерматоген*, из которого формируется первичная покровно-всасывающая ткань - *ри-зодерма*; *перIBLEму*, из которой возникают ткани первичной коры, и *плером*, образующий ткани центрального осевого цилиндра (рис. 2.2).

*Латеральные* (боковые) меристемы по происхождению могут быть первичными и вторичными. На поперечном срезе осевых органов они имеют вид колец. Примером первичной боковой меристемы являются прокамбий, перицикл. *Прокамбий* - меристема, из которой формируются первичные элементы сосудисто-волокнистых пучков (первичные флоэма и ксилема) и камбий - вторичная меристема. При этом клетки прокамбия непосредственно дифференцируются в клетки первичных проводящих тканей.

*Интеркалярные* (вставочные) меристемы чаще первичные (остаточные) и сохраняются в виде отдельных участков в зонах активного роста в различных частях растения (например, в основании черешков листьев, у оснований междоузлий). У злаков деятельность этой меристемы в основании междоузлий ведет к их удлинению, что обеспечивает рост стебля злака в длину.

#### Вторичные меристемы

Вторичная боковая (латеральная) меристема представлена *камбием* и *феллогеном* и формируется из промеристем (прокамбия) или постоянных тканей путем их дедифференцировки. Клетки камбия делятся перегородками, параллельными поверхности органа (периклинально). Из клеток, отложенных камбием наружу, развиваются элементы вторичной флоэмы, а внутрь из отложенных камбием - вторичной ксилемы. Камбий, возникший из постоянных тканей путем дедифференцировки, называют *добавочным*. По строению и характеру своей деятельности он не отличается от камбия, возникшего из промеристем. Феллоген формируется из постоянных тканей, расположенных в субэпидермальных слоях (под эпидермой). Делясь параллельно поверхности органа, феллоген отделяет наружу будущие клетки пробки (феллемы), а внутрь - клетки феллодермы. Таким образом, феллоген формирует вторичную покровную ткань - *перидерму*.

Боковые меристемы располагаются параллельно их поверхности, и обеспечивают рост осевых органов двудольных растений 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, - *каллюс*. Это ткань белого или желтоватого цвета, которая возникает при прививках, обеспечивая срастание привоя с подвоем и в основании черенков.

#### Покровные ткани

Первичной покровной тканью является *эпидерма*, которая состоит из нескольких типов клеток: собственно-эпидермальных, околоустьичных, замыкающих клеток устьица и трихом. Наружные стенки клеток эпидермы покрыты пленкой - 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 стенки, состоящие из целлюлозы, пектиновых веществ, радиально расположенных слоев воска и распределенного в беспорядке между ними слоев кутина. Самый внутренний слой клеточной стенки, прилегающий к полости клетки, не содержит кутина. Кутикула иногда вклинивается между боковыми стенками клеток (рис. 2.3). Она защищает клетки от механических повреждений, проникновения паразитов и поглощает ультрафиолетовые лучи.

Кутинизация рассматривается как приспособление для уменьшения испарения (транспирации) 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 клейки и могут вытягиваться в нити, тогда как слизи сильно расплываются и в нити не вытягиваются. Пектиновые слизи встречаются у представителей следующих семейств: лилейных, крестоцветных, мальвовых, липовых, розоцветных, в отличие от целлюлозных слизей, встречающихся гораздо реже (например, у орхидных).

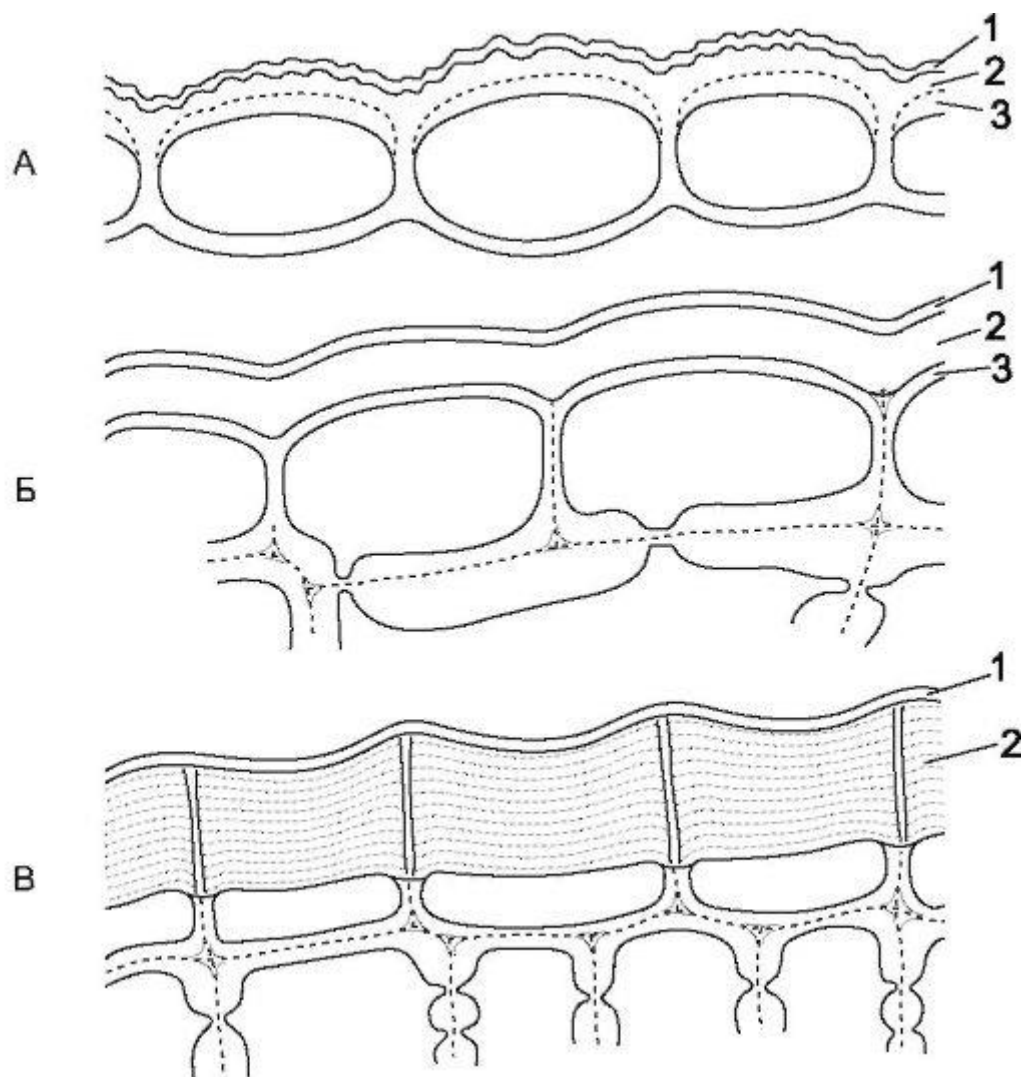


Рис. 2.3. Кутинизированная оболочка (поперечный срез): А - лист гвоздики перистой; Б - стебель *Cereus triangularis* (сем. кактусовых); В - стебель *Kleinia periiifolia* (сем. сложноцветных): 1 - кутикула; 2 - кутикулярные слои; 3 - целлюлозный слой наружной стенки клеток



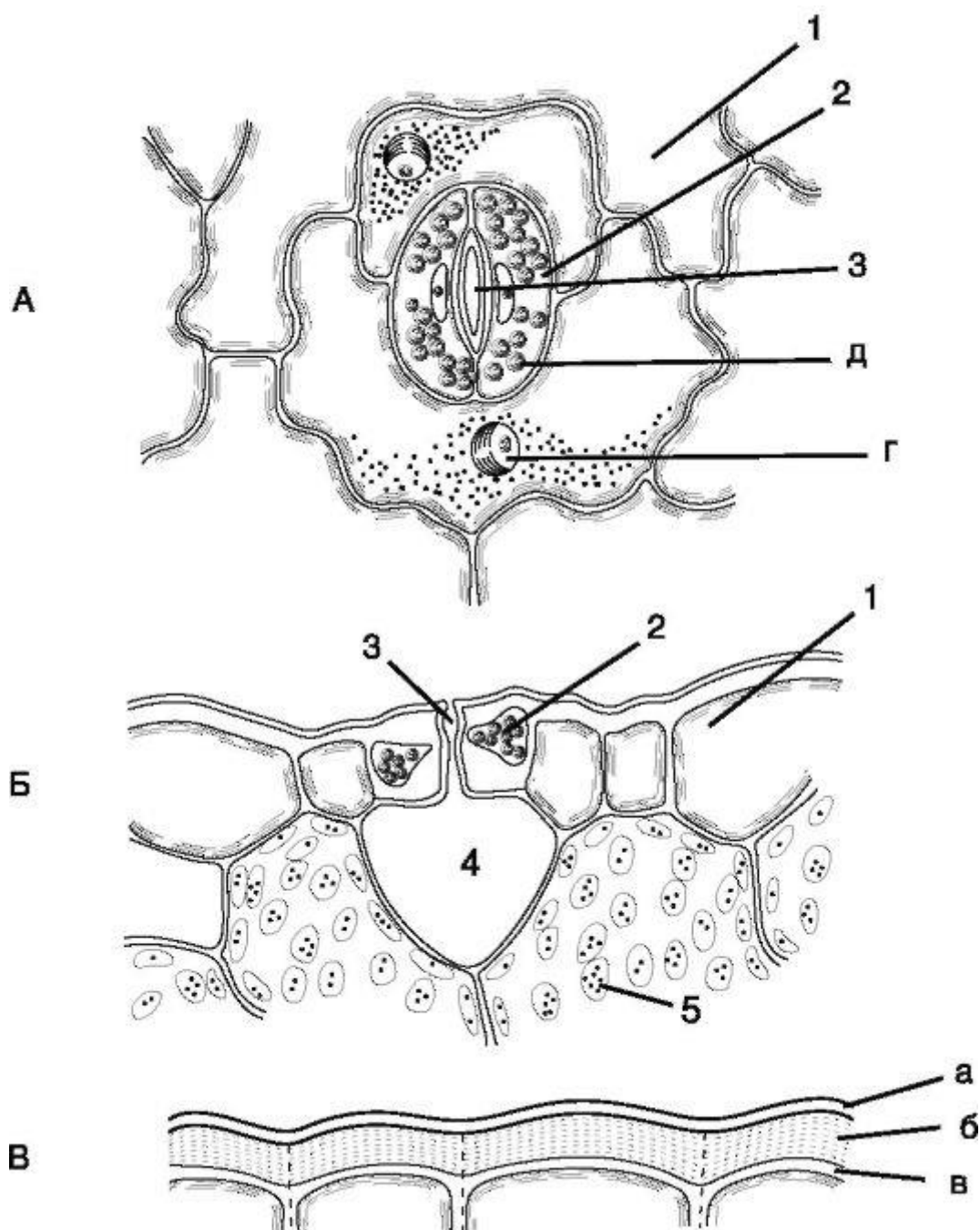


Рис. 2.4. Строение устьица: А, Б - кожица листа тимьяна (вид сверху и на поперечном срезе); В - кожица со стебля цереус (сем. кактусовых); 1 - собственно эпидермальные клетки; 2 - замыкающие клетки устьица; 3 - устьичная щель; 4 - воздухоносная полость; 5 - клетки хлорофиллоносной паренхимы; а - кутикула; б - кутикулярный слой - оболочка с суберином и воском; в - целлюлозный слой стенки; г - ядро с ядрышком; д - хлоропласты

Устьица представляют собой высокоспециализированные образования эпидермы, состоящие из 2 замыкающих клеток бобовидной формы и устьичной щели (своеобразного межклетника между ними). Имеются главным образом в листьях, но встречаются и на стебле (рис. 2.4). Стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно: клеточные стенки, направленные к щели (брюшные), значительно утолщены по сравнению с направленными от щели (спинные стенки). Щель может расширяться и сужаться, регулируя транспирацию и газообмен. Под щелью располагается крупная полость (межклетник), называемая дыхательной, она окружена клетками мезофилла листа.

Устьица обычно располагаются на нижней стороне листа. Однако у водных растений, обладающих плавающими листьями, они находятся только на верхней стороне листа. По форме клеток эпидермы и расположению устьиц можно отличить однодольное растение от двудольного (рис. 2.5).

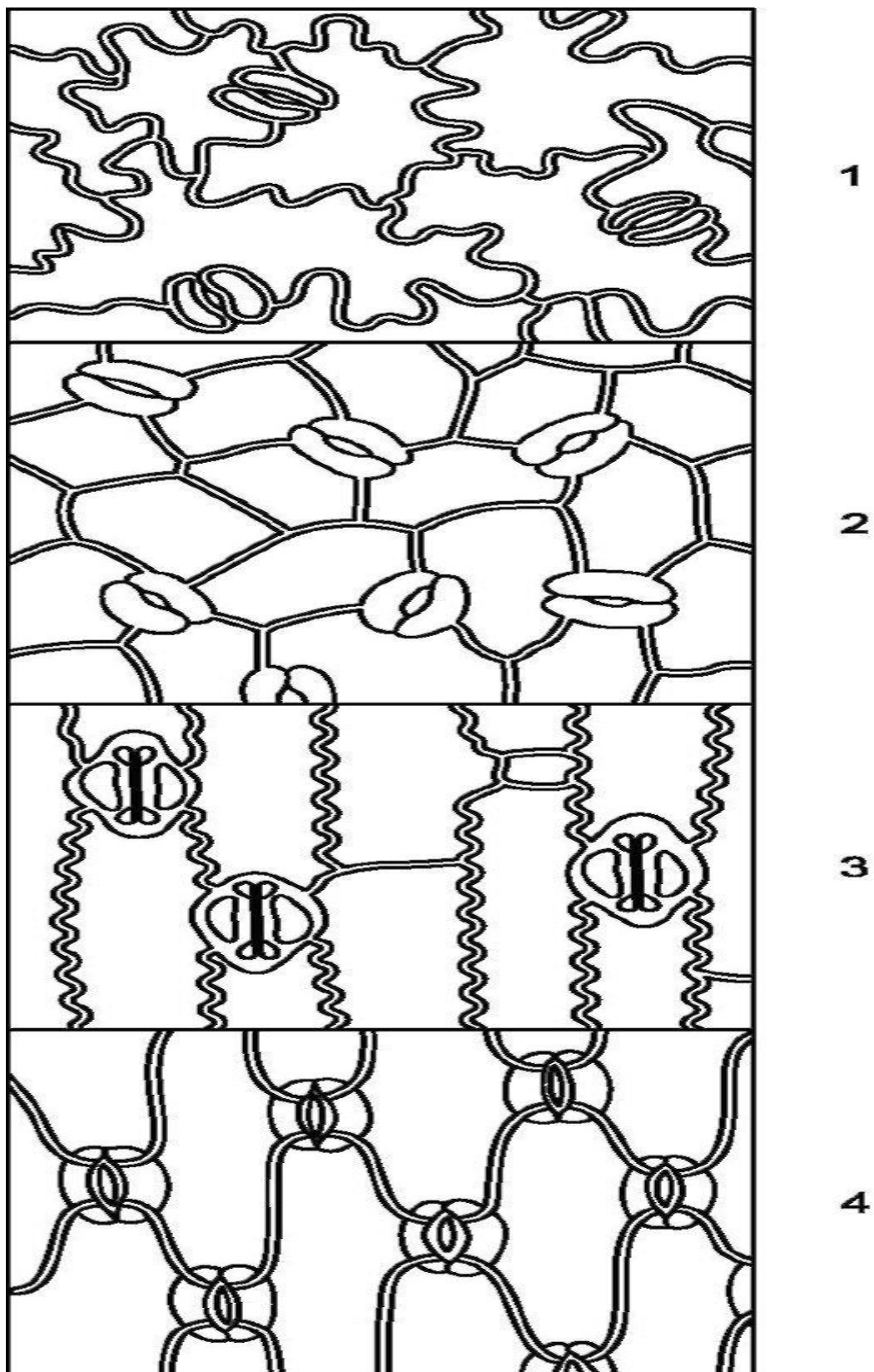


Рис. 2.5. Расположение устьиц на эпидерме (вид с поверхности): 1 - буквица; 2 - арбуз; 3 - кукуруза; 4 - ирис

Механизм работы устьиц обусловлен осмотическими свойствами клеток. При освещении поверхности листа солнцем в хлоропластах замыкающих клеток идет 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 клетки, что ведет к увеличению их объема 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 происходит открытие устьичной щели. При падении интенсивности фотосинтеза (например, вечером) снижается образование сахаров в замыкающих клетках. Приток ионов калия прекращается. Концентрация клеточного сока падает в замыкающих клетках по сравнению с таковой в околоустьичных. Вода путем осмоса уходит из замыкающих клеток, и тургор этих клеток понижается, что ведет к закрытию устьичной щели ночью.

Клетки эпидермы плотно сомкнуты между собой, благодаря чему она выполняет ряд функций:

- 1) препятствует проникновению внутрь растения болезнетворных организмов;
- 2) защищает внутренние ткани от механических повреждений;
- 3) осуществляет регуляцию газообмена и транспирации;
- 4) через нее выделяются вода, соли;
- 5) может функционировать как всасывающая ткань;
- 6) принимает участие в синтезе различных веществ, восприятии раздражений, движении листьев.

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

*Трихомы* - это различные по форме, строению и функциям выросты клеток эпидермы: волоски, чешуйки, щетинки и т.п. Они подразделяются на *кроющие* и *железистые*. Железистые трихомы в отличие от кроющих имеют секреторные клетки с секретом, являющимся продуктом выделения. Кроющие волоски образуют на растении шерстистый, войлочный или иной покров, отражая часть солнечных лучей, чем уменьшают транспирацию. Иногда волоски располагаются 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 варьируют в значительных пределах. Наиболее длинные трихомы (до 5-6 см) покрывают семена хлопчатника. Кроющие трихомы имеют форму простых одноклеточных или многоклеточных, разветвленных или звездчатых волосков. Кроющие трихомы могут длительное время оставаться живыми или быстро отмирать и заполняться воздухом (рис. 2.6) (рис. 2, см. цв. вкл.).

От трихом, возникающих только при участии эпидермальных клеток, отличаются *эмергенцы*, в образовании которых участвуют и более глубоко расположенные ткани субэпидермального слоя (рис. 2.7).

Вторичная покровная ткань называется 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. Последний закладывается в эпидерме, субэпидермальном слое и даже в глубоких слоях осевых органов. Клетки феллогена делятся и наружу откладывают клетки пробки, а внутрь - живые паренхимные клетки феллодермы. В клетках феллодермы стеблей содержатся хлоропласты.

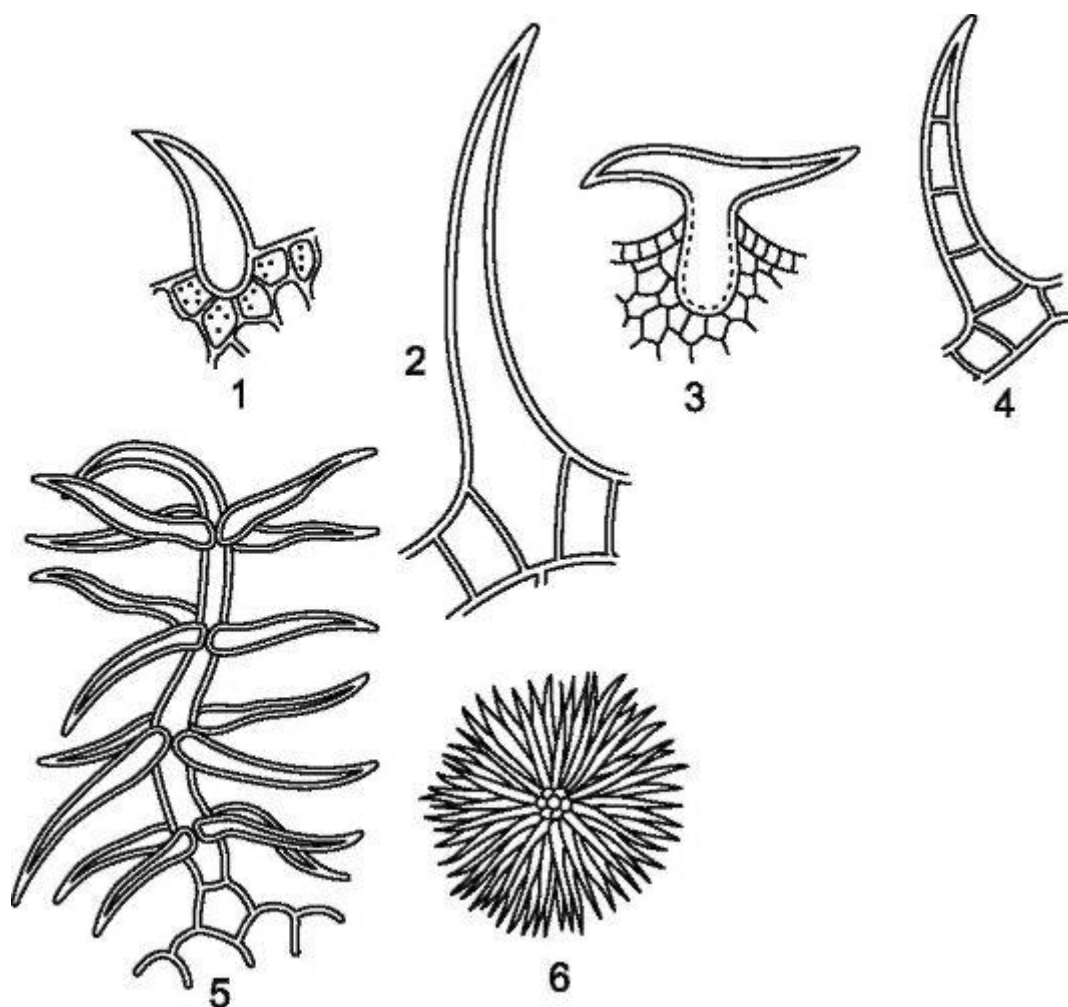


Рис. 2.6. Эпидермальные волоски: 1, 2 - подмаренника; 3 - хмеля; 4 - наперстянки; 5 - коровяка; 6 - лоха

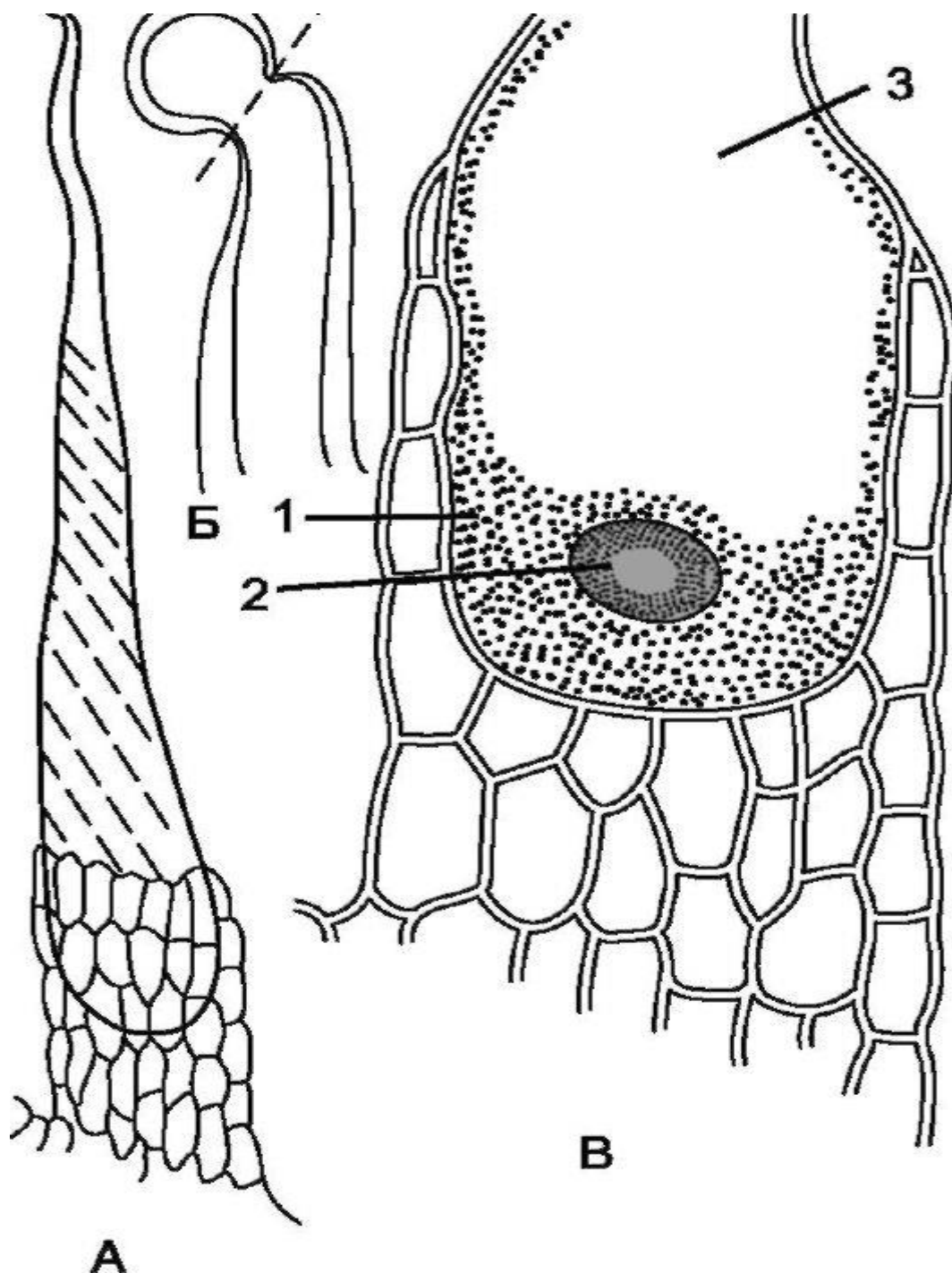


Рис. 2.7. Эмергенцы (у крапивы): А - общий вид; Б - окончания волоска (показана линия облома); В - основание волоска с цитоплазмой (1), ядром (2) и вакуолью (3)

Пробка состоит из мертвых клеток, у которых клеточная стенка пропитана жироподобным веществом - *суберином*. Клетки располагаются ровными рядами, имеют прямоугольную форму (на поперечном срезе), плотно прилегая друг к другу и 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. Поэтому под устьищем за счет деления субэпидермальных слоев, 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 называется *чечевичкой* (рис. 2.8).

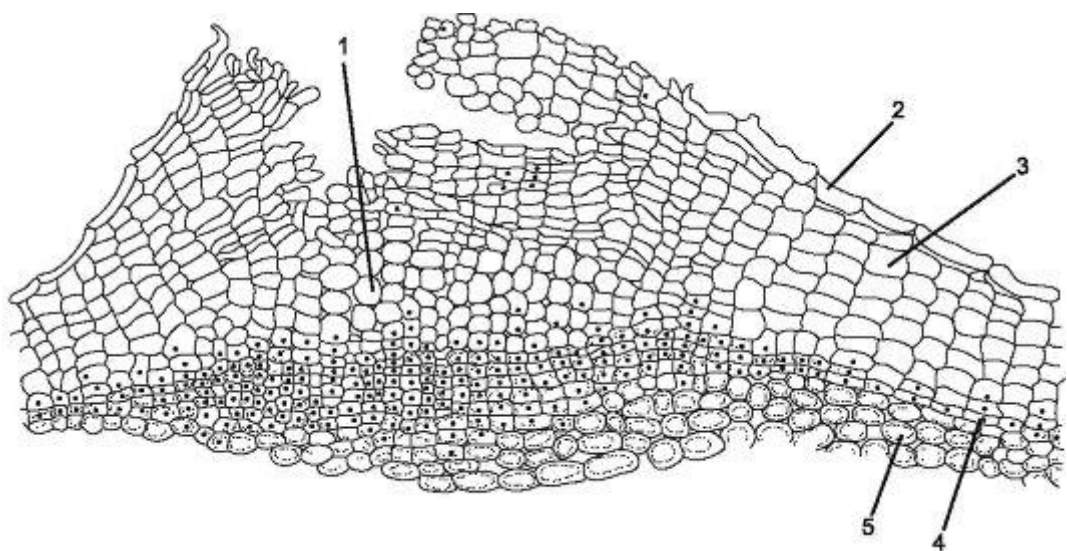


Рис. 2.8. Строение перидермы с чечевичкой: 1 - выполняющая ткань чечевички; 2 - остатки эпидермы; 3 - пробка (феллема); 4 - феллоген; 5 - феллодерма

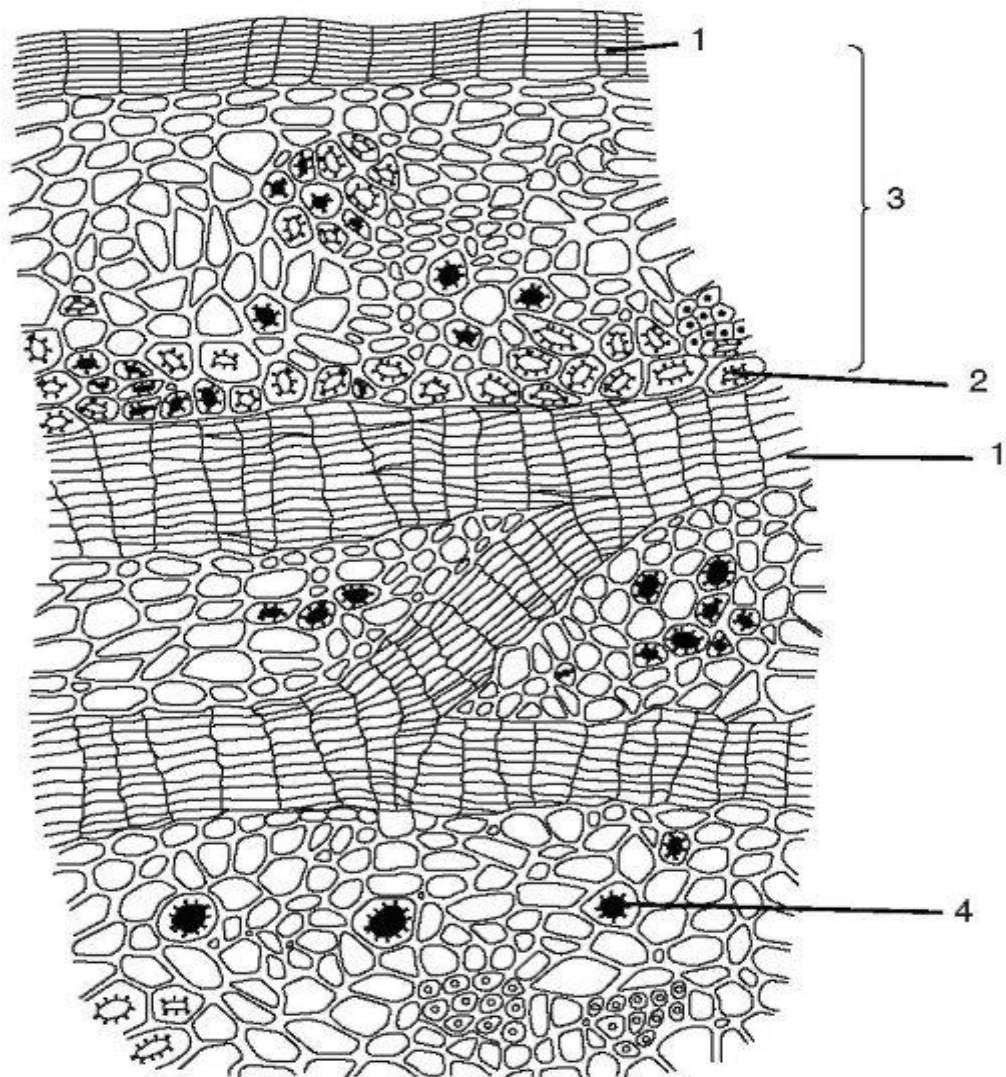


Рис. 2.9. Корка дуба: 1 - слои пробки; 2 - волокна; 3 - остатки первичной коры; 4 - друзы оксалата кальция

Чечевички, имеющие вид небольших бугорков, отчетливо видны на поверхности побегов деревьев и кустарников. На стволах березы их остатки наблюдаются в виде характерных поперечных черных полосок, у осины они принимают форму ромбов.

Корка (ритидом) является третичной покровной тканью, 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 является коркой (рис. 2.9).

#### Основные ткани

Основные ткани 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, воздухо- и водоносную паренхимы.

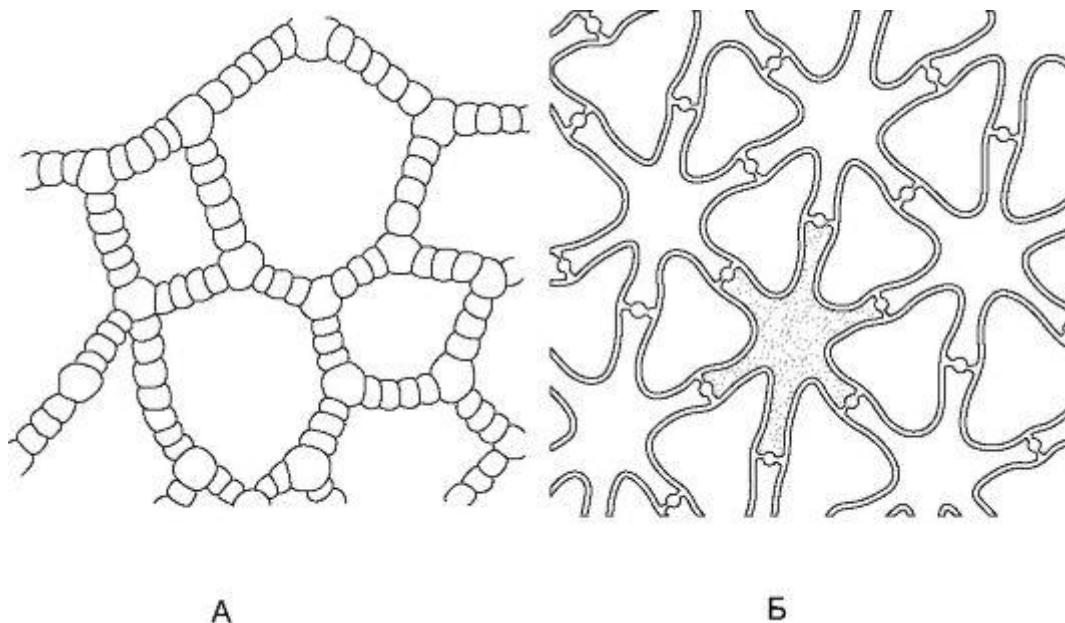


Рис. 2.10. Аэренхима в черешке листа кувшинки (А) и в стебле ситника развесистого (Б)

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

*Запасная паренхима* преобладает в стебле, корне, корневище. В клетках этой ткани откладываются запасные вещества - белки, жиры, углеводы.

*Воздухоносная паренхима*, или *аэренхима*, состоит из 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 ее назначение - участие в газообмене, а также в обеспечении плавучести растений (рис. 2.10).

*Клетки водоносной паренхимы* содержат в вакуолях слизистые вещества, способствующие удержанию влаги. Преимущественно эти клетки бывают у суккулентов (кактусы, алоэ, агавы).

#### Механические ткани

*Механические ткани* - это 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 *уголковую, пластинчатую и рыхлую колленхиму* (рис. 2.11). Клеточная стенка колленхимы состоит из целлюлозы, гемицеллюлозы и пектиновых веществ. Клетки колленхимы являются хлорофиллоносными, поэтому в подземных органах не встречаются. Эволюционно колленхима возникла из паренхимы. Формируется она из основной меристемы и находится под эпидермой или на расстоянии одного (или нескольких) слоев от нее.

Клетка *уголковой 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. Уголковая колленхима встречается по периферии стеблей двудольных растений (в основном травянистых), в черешках листьев и по обеим сторонам крупных жилок листа. Колленхима не препятствует росту органа, в котором она расположена, в длину.

Клетка *пластинчатой колленхимы* имеет форму параллелепипеда, у которого утолщаются только тангентальные стенки (параллельные поверхности стебля). Пластинчатая колленхима встречается, как правило, в стеблях древесных растений, но может быть и в травянистых (у стебля подсолнечника). Клетки уголковой и пластинчатой колленхимы расположены плотно друг к другу, не образуя межклетников. *Рыхлая колленхима* имеет межклетники, а утолщенные клеточные стенки направлены в сторону этих межклетников.

**Склеренхимные волокна и склереиды.** *Механическая ткань*, состоящая из клеток с одревесневшими и равномерно утолщенными клеточными стенками, называется *склеренхимой*. Ее клеточные стенки одревесневают, т. е. пропитываются лигнином, а ядро и цитоплазма клетки разрушаются. *Склеренхимные волокна* образуют ткань, состоящую из клеток вытянутой формы с заостренными концами и поровыми каналами в клеточных стенках. Эти 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.



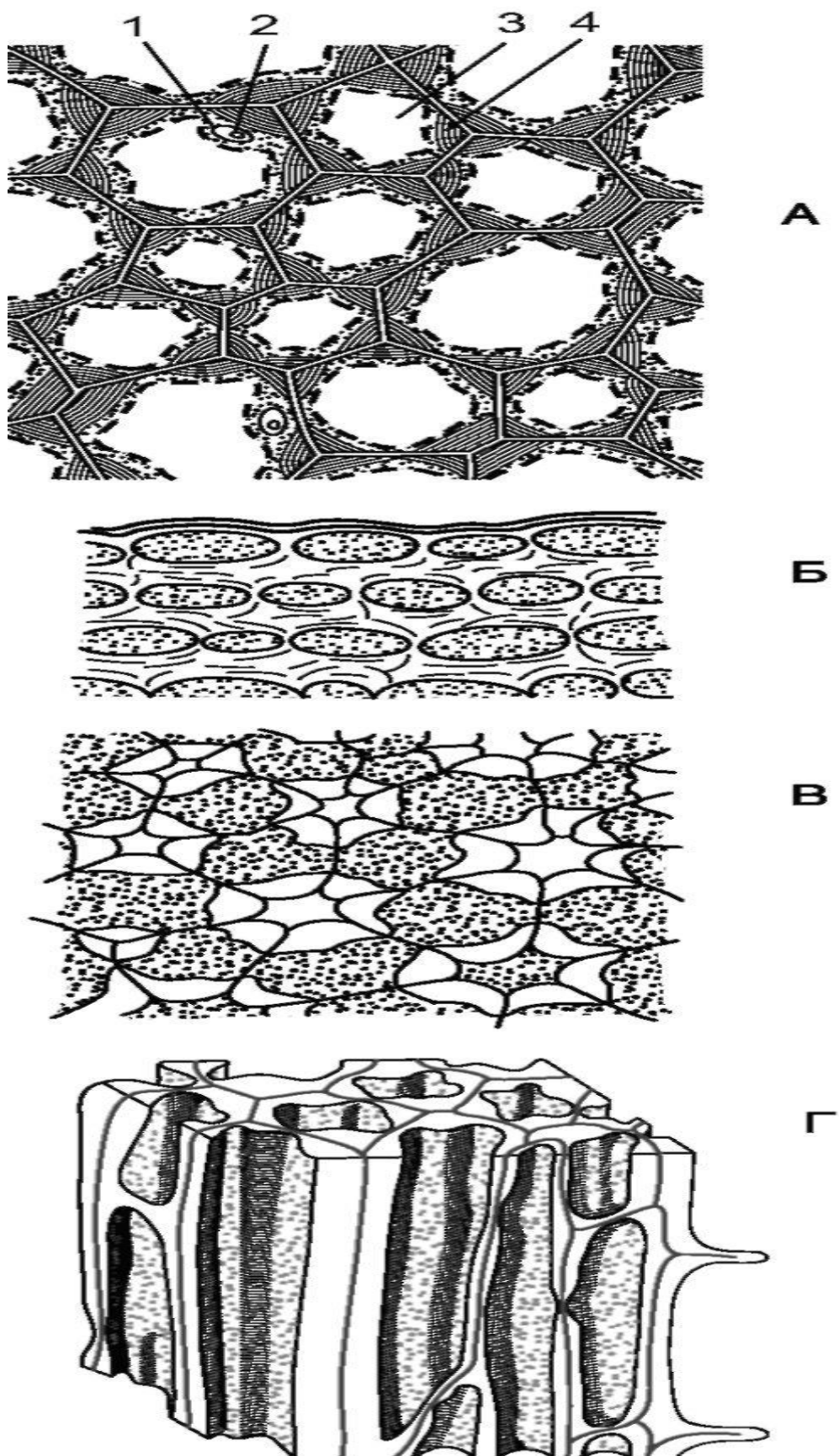


Рис. 2.11. Колленхима: А - уголкоая колленхима; Б - поперечный разрез через пластинчатую колленхиму; В - рыхлая колленхима с межклетниками; Г - объемное изображение уголкоой колленхимы: 1 - постенный слой цитоплазмы; 2 - ядро; 3 - вакуоль; 4 - утолщенная оболочка

Если склеренхимные волокна встречаются в древесине (ксилеме), то они называются *древесинными волокнами* (либриформ) (рис. 2.12). Являясь механической частью ксилемы, древесинные волокна защищают сосуды от давления других тканей. Если склеренхимные волокна встречаются в лубе (флоэме), они называются *лубяными волокнами* (камбиформ) (см. рис. 2.12). Лубяные волокна могут быть и неодревесневшими, обладая при этом большой прочностью и эластичностью, что находит применение в текстильной промышленности (например, волокна льна). Если волокна возникают на месте перицикла, они называются *перициклическими*, а если в коре - *кóровыми*.

Склеренхимные клетки, не обладающие формой волокна, называются *склереидами*. Склереиды обычно возникают из клеток основной паренхимы в результате утолщения и лигнификации их клеточных стенок. Они бывают различной формы и встречаются во многих органах растения. Склереиды более или менее изодиаметричной формы (с одинаковым диаметром клетки) называются *брахисклереидами* (рис. 2.13) или *каменистыми клетками* (в плодах груши). Склереиды в форме берцовой кости с расширением на обоих концах клетки - *остеосклереиды* - встречаются в листьях чая. Склереиды, форма которых напоминает звезду, называются *астросклереидами* (например, в листьях камелии). Удлиненные *палочковидные* клетки склереид встречаются, например, в семенах бобовых (макросклереиды).

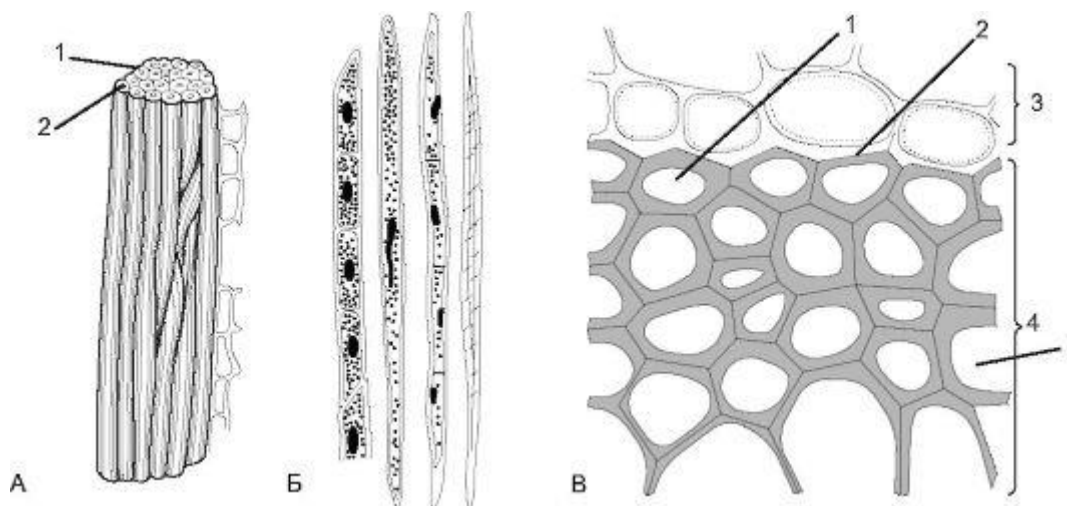


Рис. 2.12. Склеренхима: А - лубяные волокна: 1 - утолщенная оболочка; 2 - полость клетки; Б - древесинные волокна (либриформ); В - на поперечном срезе стебля тыквы: 1 - полость клетки склеренхимы; 2 - утолщения оболочки; 3 - паренхимные клетки; 4 - склеренхима

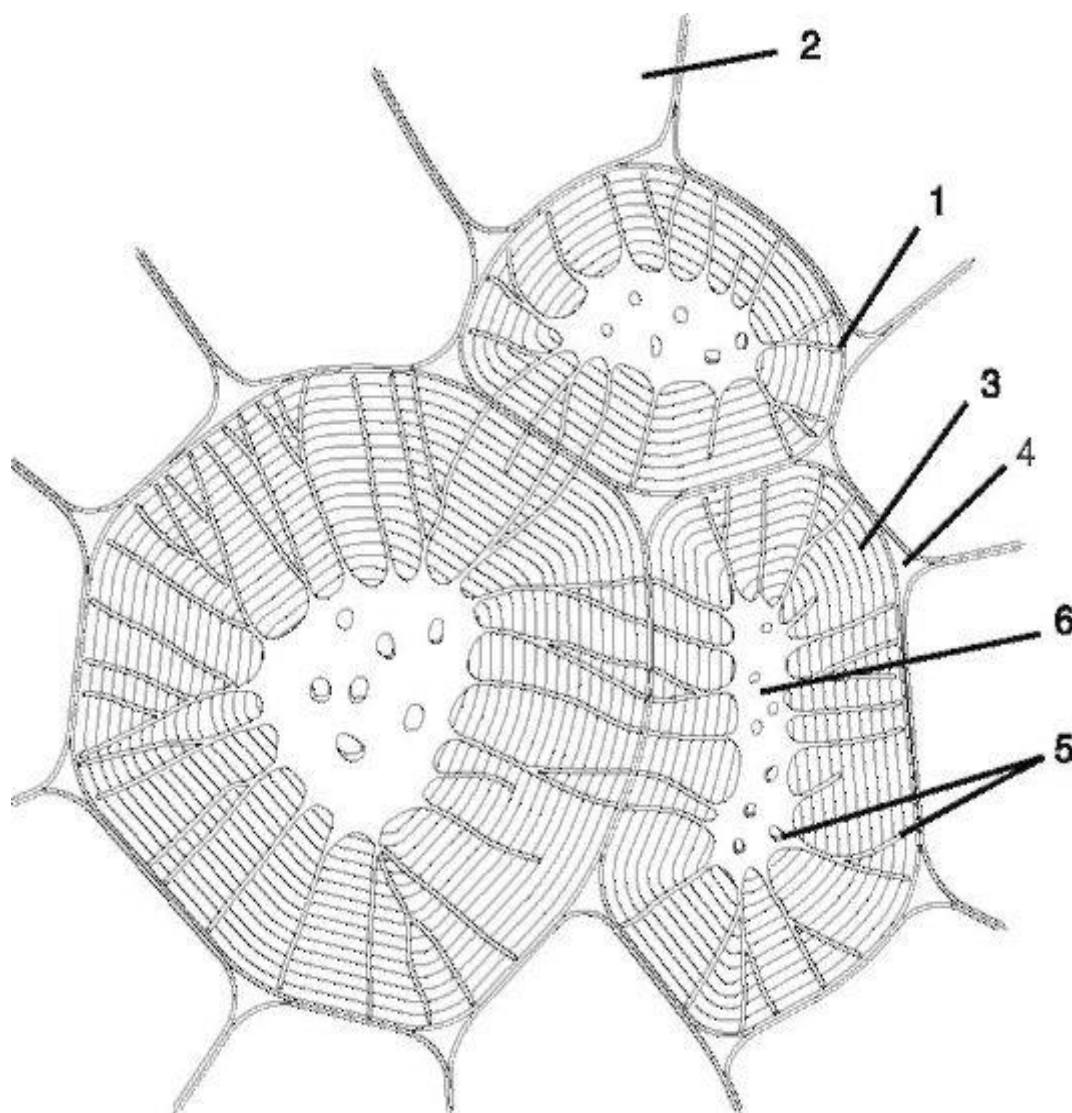


Рис. 2.13. Каменистые клетки из околоплодника груши:

- 1 - первичная оболочка;  
 2 - тонкостенные клетки; 3 - слои вторичной оболочки; 4 - межклетники; 5 - поровые каналы в плане и в разрезе; 6 - полость клетки

#### Проводящие ткани

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

Ксилема и флоэма - это сложные ткани, состоящие из 3 основных элементов (табл. 2.2).

Проводящие элементы ксилемы. Наиболее древними проводящими элементами ксилемы являются *трахеиды* - это вытянутые клетки с заостренными концами. Трахеиды имеют одревесневшую клеточную стенку. По характеру утолщения оболочек, размерам и расположению в них участков первичных оболочек различают 4 типа трахеид: кольчатые, спиральные, пористые и лестничные (рис. 2.14). К наиболее древним пористым трахеидам относят лестничные трахеиды.

Таблица 2.2. Основные элементы ксилемы и флоэмы

Ткань	Основные элементы		
	проводящие	механические	
Ксилема	Сосуды и трахеиды	Древесинные волокна	Древесинная паренхима
Флоэма	Ситовидные трубки и клетки спутницы	Лубяные волокна	Лубяная паренхима

*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 бывают кольчатыми, спиральными, лестничными, сетчатыми и пористыми (точечными).

Проводящие элементы флоэмы у архегониальных растений, кроме мхов, представлены *ситовидными клетками*. На их продольных стенках имеются сквозные отверстия, напоминающие сито, а потому называемые ситовидными полями. У покрытосеменных растений в процессе эволюции сформировался 2-й тип проводящих элементов - *ситовидные трубки*, представляющие собой продольный тяж клеток, называемых члениками. Конечные стенки члеников превращены в ситовидные пластинки: *простые* (имеют по одному ситовидному полю) и *сложные* (имеют 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, при этом разрушается. Каждому членику ситовидной трубки сопутствуют (одна или несколько) специализированных паренхимных клеток - (клетки-спутницы), выполняющие вспомогательную роль в транспорте органических веществ (рис. 2.15). Передвижение по ситовидным трубкам - физиологический процесс, идущий под действием ферментов выделяемых клетками-спутницами.

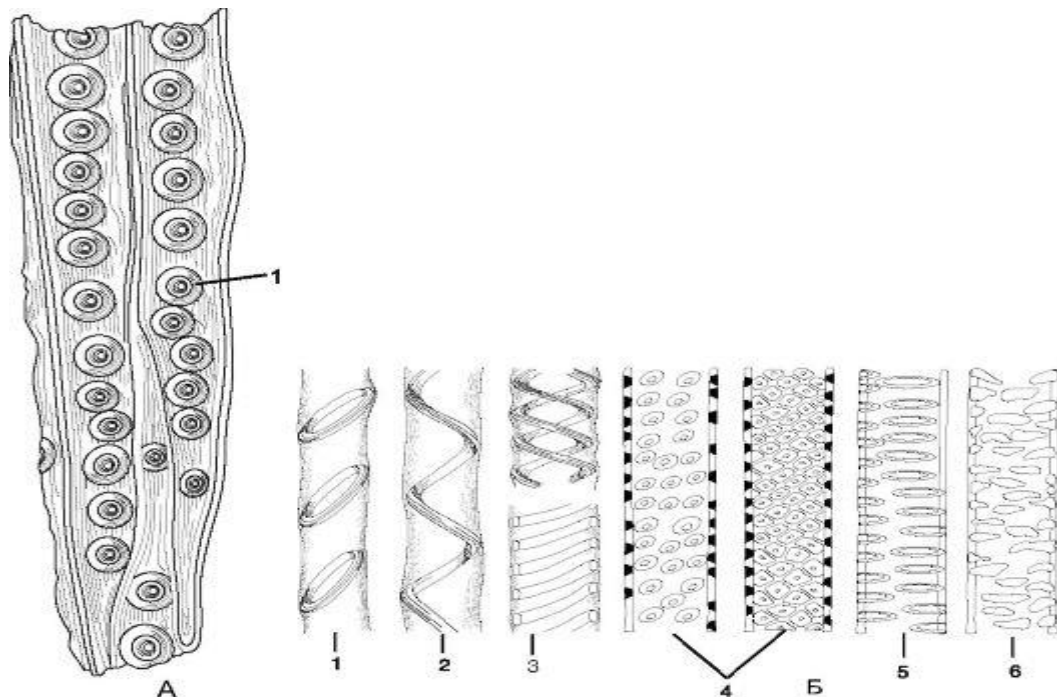


Рис. 2.14. Типы трахеид и сосудов: А - трахеиды древесины сосны: 1 - окаймленная пора. Б - типы утолщения и поровости боковых стенок у сосудов: 1 - кольчатое; 2, 3 - спиральные; 4 - сетчатое; 5 - лестничное; 6 - супротивное

Сосудисто-волокнистые пучки. Флоэма и ксилема образуют сосудисто-волокнистые пучки, которые располагаются в центральном осевом цилиндре и бывают открытыми и закрытыми.

*Закрытые пучки* состоят из ксилемы и флоэмы, между которыми отсутствует камбий и, таким образом, не происходит образования новых элементов флоэмы и ксилемы. Закрытые сосудисто-волокнистые пучки встречаются в стеблях и корневищах однодольных растений.

*Открытые пучки* имеют камбий между флоэмой и ксилемой. В результате деятельности камбия пучок разрастается и происходит утолщение органа. Открытые сосудисто-волокнистые пучки встречаются во всех осевых органах двудольных и голосеменных растений.

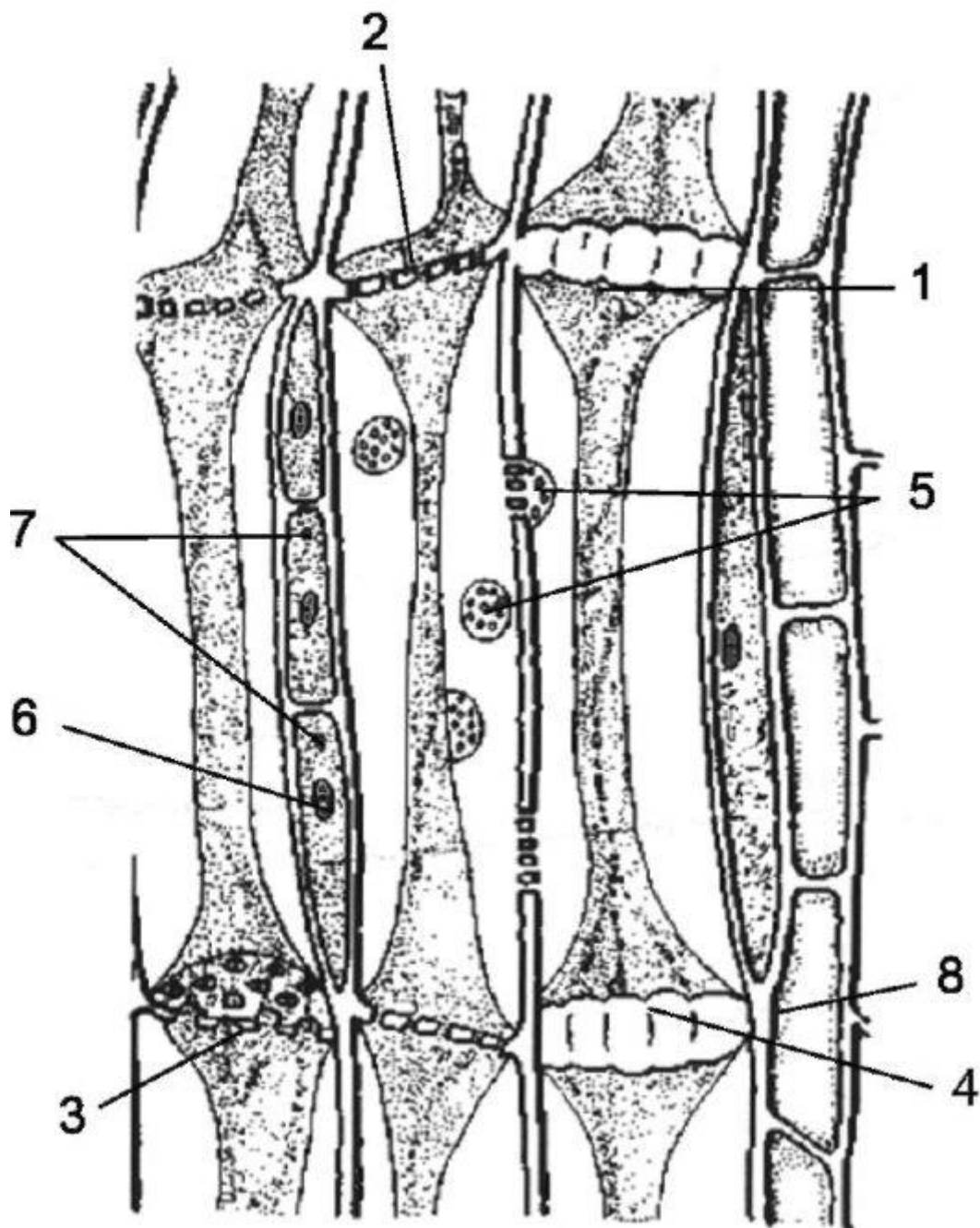


Рис. 2.15. Продольный срез флоэмы: 1 - членик ситовидной трубки с тяжами содержимого; 2 - ситовидные пластинки; 3 - ситовидные отверстия; 4 - мозолистое тело; 5

- ситовидные поля на боковых стенках; 6 - ядро; 7 - сопровождающие клетки; 8 - флоэмная паренхима

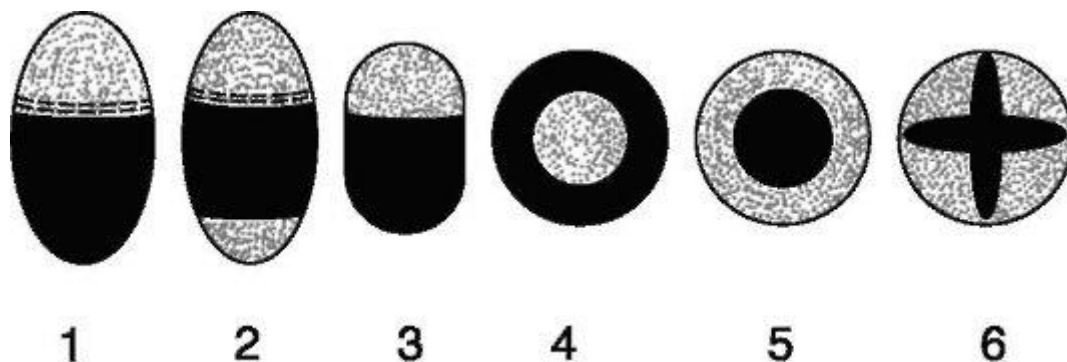


Рис. 2.16. Схема разных типов проводящих сосудисто-волокнистых пучков (поперечные срезы): 1 - открытый коллатеральный; 2 - биколлатеральный; 3 - закрытый коллатеральный; 4, 5 - концентрические (4 - центрофлоэмный, 5 - центроксилемный); 6 - радиальный. Ксилема зачернена, флоэма показана точками, камбий - штрихами

В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы различают 4 типа сосудисто-волокнистых пучков (рис. 2.16).

Чаще всего флоэма лежит по одну сторону от ксилемы, т.е. она примыкает к ксилеме и обращена к периферии органа. Такие пучки называют *коллатеральными*. 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.

В *биколлатеральных* пучках флоэма примыкает к ксилеме с 2 сторон. Мощный участок флоэмы обращен к периферии органа и отделен от ксилемы слоем камбия. Внутренняя флоэма развита слабо и примыкает к ксилеме без камбия. Биколлатеральные пучки встречаются у стеблей, корней и корневищ двудольных растений.

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

*Концентрические пучки* складываются из ксилемы, окружающей флоэму, - *центрофлоэмные пучки* (у большинства корневищ однодольных), а *центроксилемные* - 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

*Вместилища выделений* (рис. 2.17) образуются из межклетников и классифицируются по происхождению:

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

*Млечники* представляют собой систему полостей, выполняющих разнообразные функции: проведение, выделение и накопление различных веществ. Млечники содержат

клеточный сок особого состава, называемый млечным (у представителей семейств сложноцветных, маковых) (рис. 2.18).

#### Выделительные ткани наружной секреции

К выделительным тканям наружной секреции относят желёзки и железистые волоски - образования, встречающиеся в эпидерме. В них происходит накопление эфирных масел, смол и дубильных веществ.

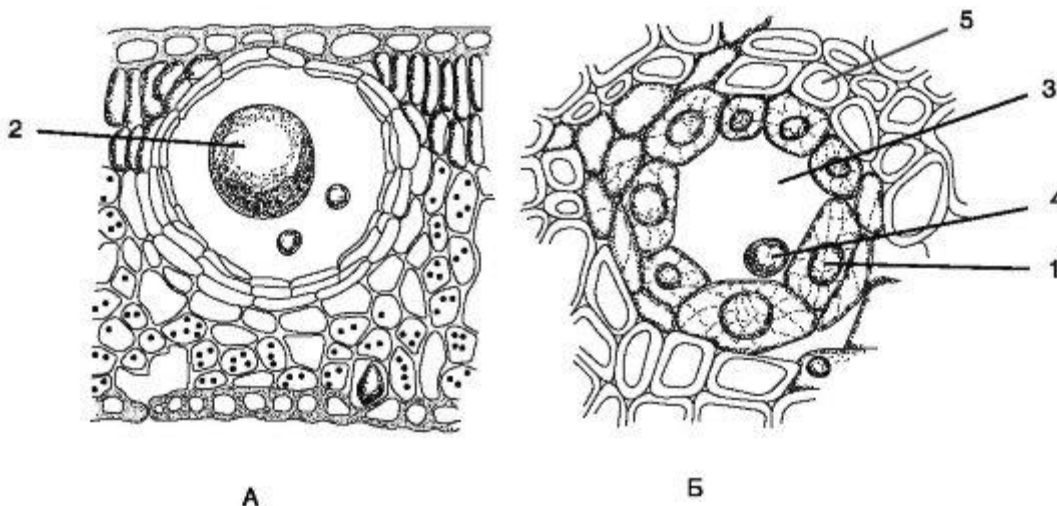


Рис. 2.17. Выделительные ткани: А - лизигенное вместилище эфирных масел в листе лимона; Б - схизогенное вместилище (смоляной ход) в древесине сосны: 1 - клетки эпителия; 2 - капли эфирного масла; 3 - полость смоляного хода; 4 - капля смолы; 5 - склеренхима

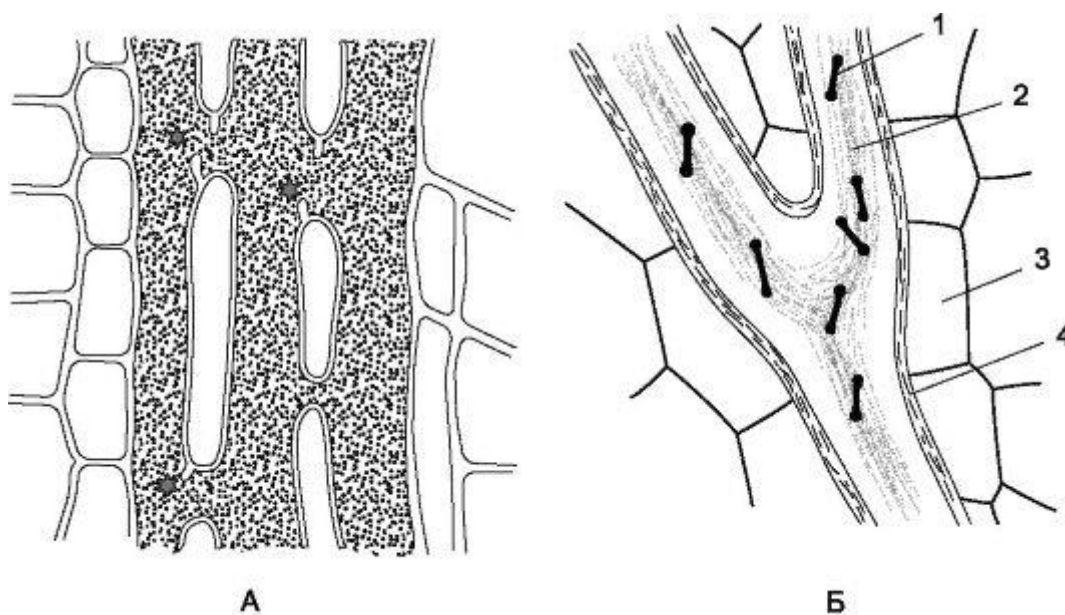


Рис. 2.18. Млечники: А - членистый млечник в стебле латука ядовитого (звездочками отмечены места слияния клеток); Б - часть нечленистого млечника молочая: 1 - крахмальные зерна; 2 - цитоплазма; 3 - паренхима; 4 - оболочка млечника

*Эмергенцы* - это железистые волоски, в образовании которых принимают участие не только клетки эпидермы, но и субэпидермальные слои (жгучие волоски крапивы).

*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, их нежные оболочки спадаются, и волосок, засохнув, отпадает.



Железистые волоски могут быть сидячими и на ножке; иметь одноили многоклеточную головку. Например, у мари и лебеды имеются головчатые трихомы, которые накапливают воду и соли. *Наружные железы* часто имеют форму щитка на ножке (пельтатные железы), например у смородины (рис. 2.19).

*Нектарники* чаще 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.

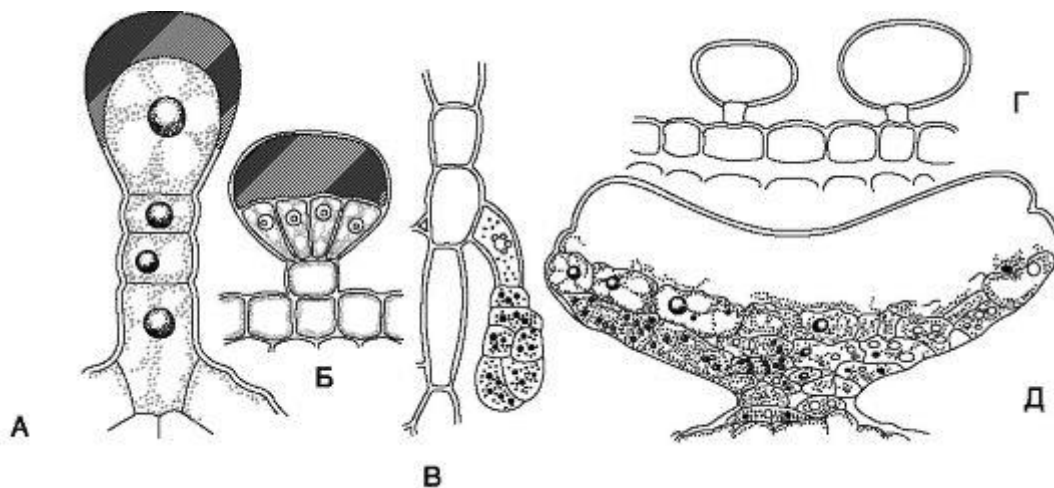


Рис. 2.19. Железистые волоски и пельтатная (щитовидная) железа: А - волосок пеларгонии с экскретом, выделенным под кутикулу; Б - волосок розмарина; В - волосок картофеля; Г - пузырьчатые волоски лебеды с водой и солями; Д - пельтатная железа с листа черной смородины

## ГЛАВА III ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

### ОРГАН И ЕГО ХАРАКТЕРИСТИКА

*Орган* это часть растения, выполняющая определенные функции и имеющая специфичное строение. Вегетативные органы, к которым относятся корень и побег, составляют *тело* высших растений; они обеспечивают индивидуальную жизнь особи (рис. 3.1).

У грибов и низших растений деления тела на органы 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.

### КОРЕНЬ И КОРНЕВАЯ СИСТЕМА

#### Общая характеристика корня

*Корень* (от лат. *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 чехлом. Корень, как и побег, может ветвиться, формируя корневую систему.



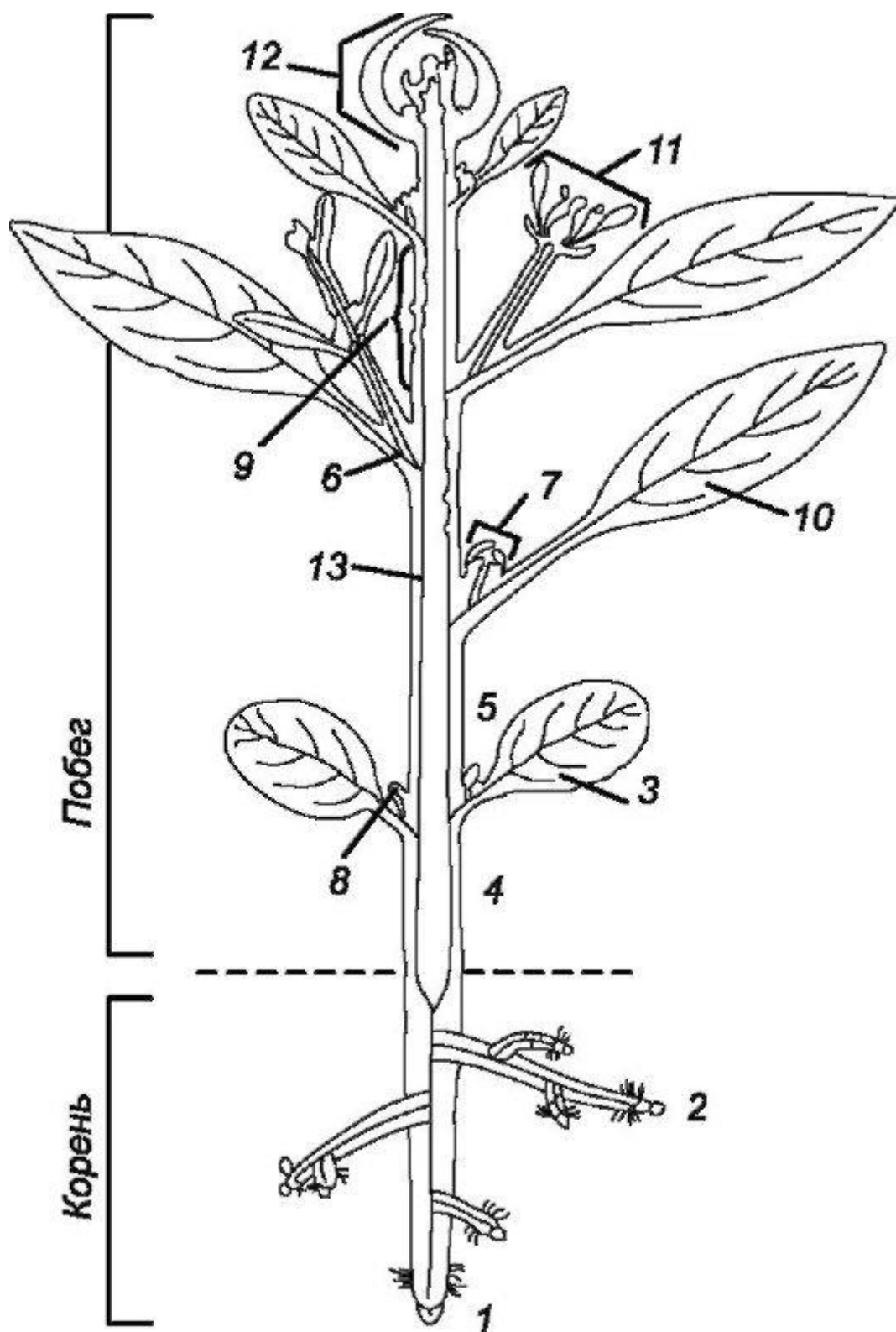


Рис. 3.1. Схема расчленения тела высшего растения на примере строения двудольного растения (показаны также репродуктивные органы):

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

#### Функции корня

1. Минеральное и водное питание (поглощение воды и минеральных веществ).

2. Закрепление растения в почве (заякорение).
3. Синтез продуктов первичного и вторичного метаболизма.
4. Накопление запасных веществ.
5. Вегетативное размножение.
6. Симбиоз с бактериями.
7. Функция дыхательного органа (монстера, филодендрон и др.)

#### Типы корней и корневых систем

По происхождению корни делятся на *главные, боковые и придаточные*. Главный корень семенных растений развивается из корешка зародыша семени.

Стебель является продолжением корня, и вместе они составляют ось 1-го порядка. Место сочленения оси и семядольных листьев называют *семядольным узлом*. Участок, расположенный на границе главного корня и стебля, именуется *корневой шейкой*. Участок стебля от корневой шейки до первых зародышевых листьев (семядолей) называют *подсемядольным коленом*, или *гипокотилем*, а от семядолей до первых настоящих листьев - *эпикотилем*, или *надсемядольным коленом*. У двудольных и голосеменных растений от главного корня за счет меристематической активности перицикла отходят боковые корни 1-го порядка, которые дают начало боковым корням 2-го и 3-го порядка. Корневая система, образованная системой главного корня, называется *стержневой*, а с развитой системой боковых корней - *ветвистой*; таким образом, ветвистая корневая система является разновидностью стержневой. Чем больше боковых корней отходит от главного, тем больше площадь питания растения.

У большинства двудольных растений главный корень сохраняется всю жизнь, у однодольных растений главный корень не развивается, так как зародышевый корешок быстро отмирает, а от базальной части побега берут начало придаточные корни. *Придаточные корни* могут образовываться от листьев, стеблей, старых корней и даже от цветков и иметь ответвления 1-го, 2-го порядка и т.д. Корневая система, образованная придаточными корнями, называется *мочковатой* (рис. 3.2). У многих двудольных корневищных растений главный корень часто отмирает и преобладает система придаточных корней, отходящих от корневища (лютик ползучий, сныть обыкновенная).

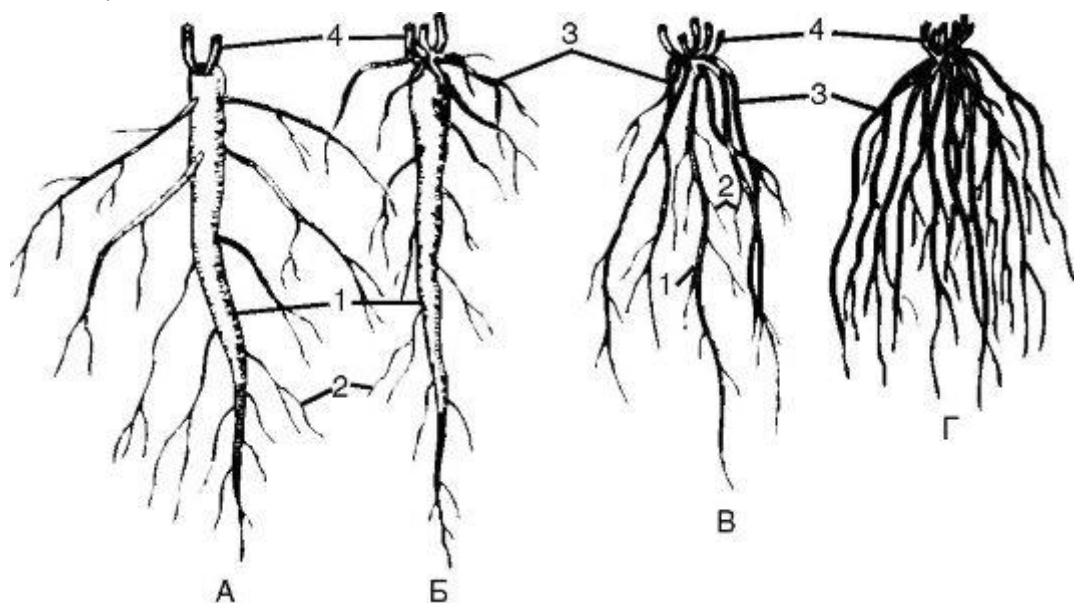


Рис. 3.2. Типы корневых систем: по форме: А, Б - стержневая; В, Г - мочковатая; по происхождению: А - система главного корня; Б, В - смешанная корневая система; Г -

придаточная корневая система; 1 - главный корень; 2 - боковые корни; 3 - придаточные корни; 4 - основания побегов

По отношению к субстрату корни бывают следующих типов: *земляные* - развиваются в почве; *водные* - находятся в воде (у плавающих водных растений); *воздушные*, развивающиеся в воздушной среде (у растений, имеющих корни на стволах и листьях).

#### Зоны корня

В молодом корне различают 4 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. От соприкосновения 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.

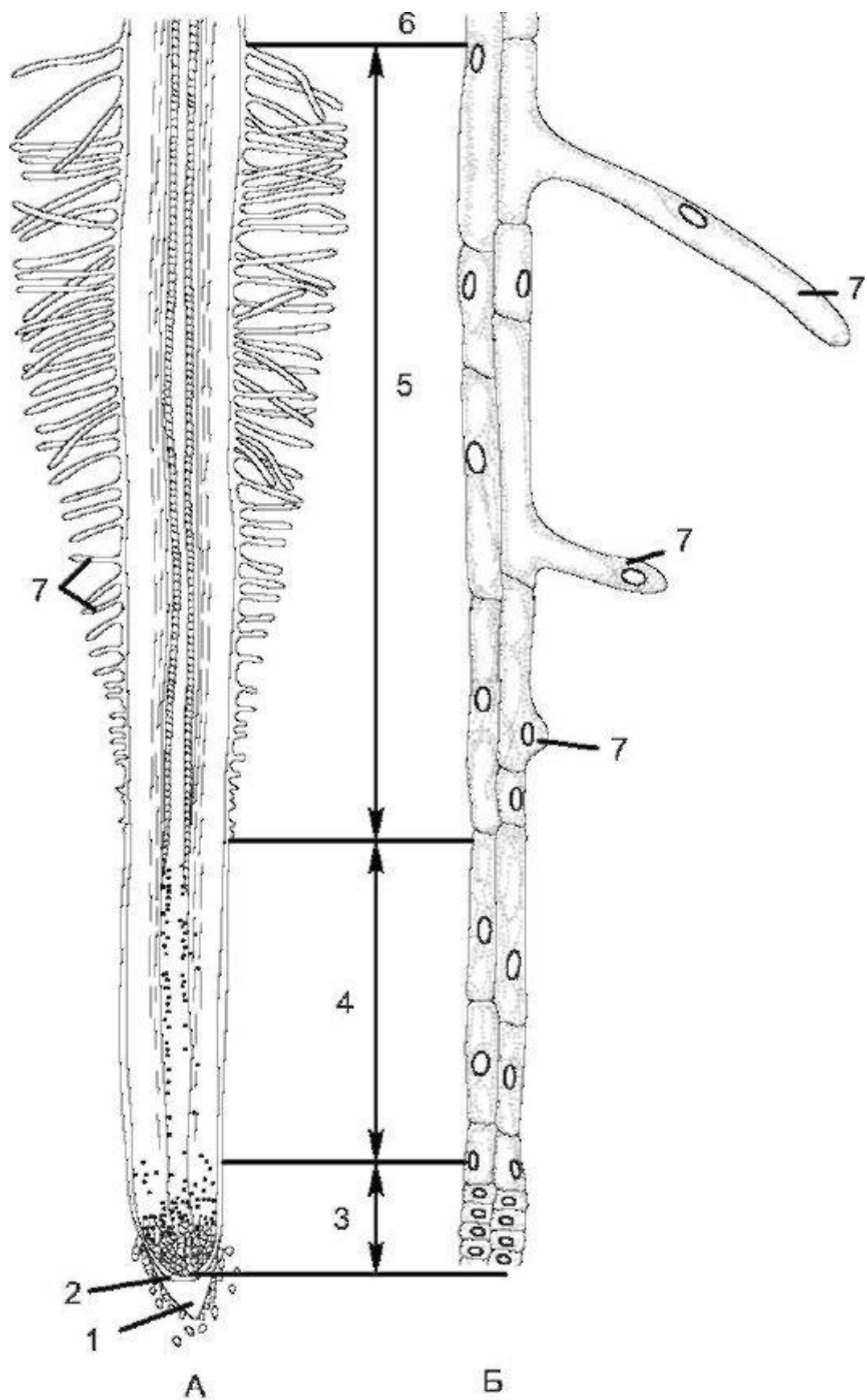


Рис. 3.3. Зоны корня (у проростка пшеницы): А - схема строения корня; Б - периферические клетки отдельных зон при большом увеличении: 1 - корневой чехлик; 2 - калиптроген; 3 - зона деления; 4 - зона растяжения; 5 - зона всасывания; 6 - зона проведения; 7 - корневые волоски

По теории гистогенов (Ганштейн, 1868), у большинства покрытосеменных растений апикальные меристемы состоят из 3 гистогенных слоев, различающихся 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. Третий слой инициалей формирует *плером*, из которого развиваются ткани центрального осевого цилиндра.

В зоне *растяжения* клетки меристемы увеличиваются в размерах (вследствие оводнения), вытягиваются в длину, и деление клеток постепенно прекращается. Вследствие вытягивания клеток в продольном направлении происходят рост корня в длину и его продвижение в почве. Зону деления и зону растяжения с учетом сохранения в них меристематической активности можно объединить в одну - зону роста. Ее протяженность составляет несколько миллиметров. В зоне всасывания происходит становление первичной структуры корня.

Протяженность *зоны всасывания* - от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров; она характеризуется наличием корневых волосков, являющихся выростами клеток ризодермы. При их формировании ядро перемещается в переднюю часть корневого волоска. Последние увеличивают всасывающую поверхность корня и обеспечивают активное всасывание воды и растворов солей, но они недолговечны (живут 10-20 дней). Новые корневые волоски образуются под зоной всасывания, а отмирают - над этой зоной. По мере роста растения зона всасывания постепенно перемещается, и растение имеет возможность поглощать минеральные вещества из разных слоев почвы.

Постепенно зона всасывания переходит в *зону проведения (укрепления)*. Она тянется вплоть до корневой шейки и составляет по протяженности большую часть корня. В этой зоне идет интенсивное ветвление главного корня и появляются боковые корни. У двудольных растений в зоне проведения формируется вторичная структура корня.

#### Анатомия корня

*Первичное строение корня* (рис. 3, см. цв. вкл.). Строение корня в зоне всасывания называется первичным, потому что здесь происходит дифференциация тканей из первичной меристемы конуса нарастания. Первичное строение корня в зоне всасывания можно наблюдать у двудольных и однодольных растений, но у однодольных оно сохраняется на протяжении всей жизни растения. На поперечном срезе корня первичного строения выделяют 3 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. Клетки ризодермы живые, с тонкой целлюлозной стенкой. Из некоторых клеток ризодермы формируются корневые волоски; каждый из них представляет собой длинный вырост одной из клеток ризодермы, ядро же клетки обычно находится в кончике выроста. 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. Протяженность зоны всасывания - от 1 до 1,5 см.

Со временем эпиблема может слущиваться, и тогда покровную функцию выполняет экзодерма, а после ее разрушения - слой клеток мезодермы и иногда

мезодермы и перицикла, стенки которых опробковывают и одревесневают. Поэтому диаметр старых корней однодольных растений меньше, чем молодых.

*Первичная кора* корня развита более мощно, чем центральный осевой цилиндр. Она состоит из 3 слоев: *экзодермы*, *мезодермы* (рис. 4, см. цв. вкл.) (паренхима первичной коры) и *эндодермы*. Клетки экзодермы многоугольные по форме, плотно сомкнуты и расположены в несколько рядов. Клеточные стенки пропитаны суберином, т.е. опробковывают. Опробкование обеспечивает непроницаемость клеток для воды и газов. В экзодерме, обычно под корневыми волосками, сохраняются клетки с тонкими целлюлозными стенками - пропускные клетки, через которые проходят вода и минеральные вещества, поглощенные ризодермой. Обычно они располагаются напротив лучей ксилемы радиального пучка.

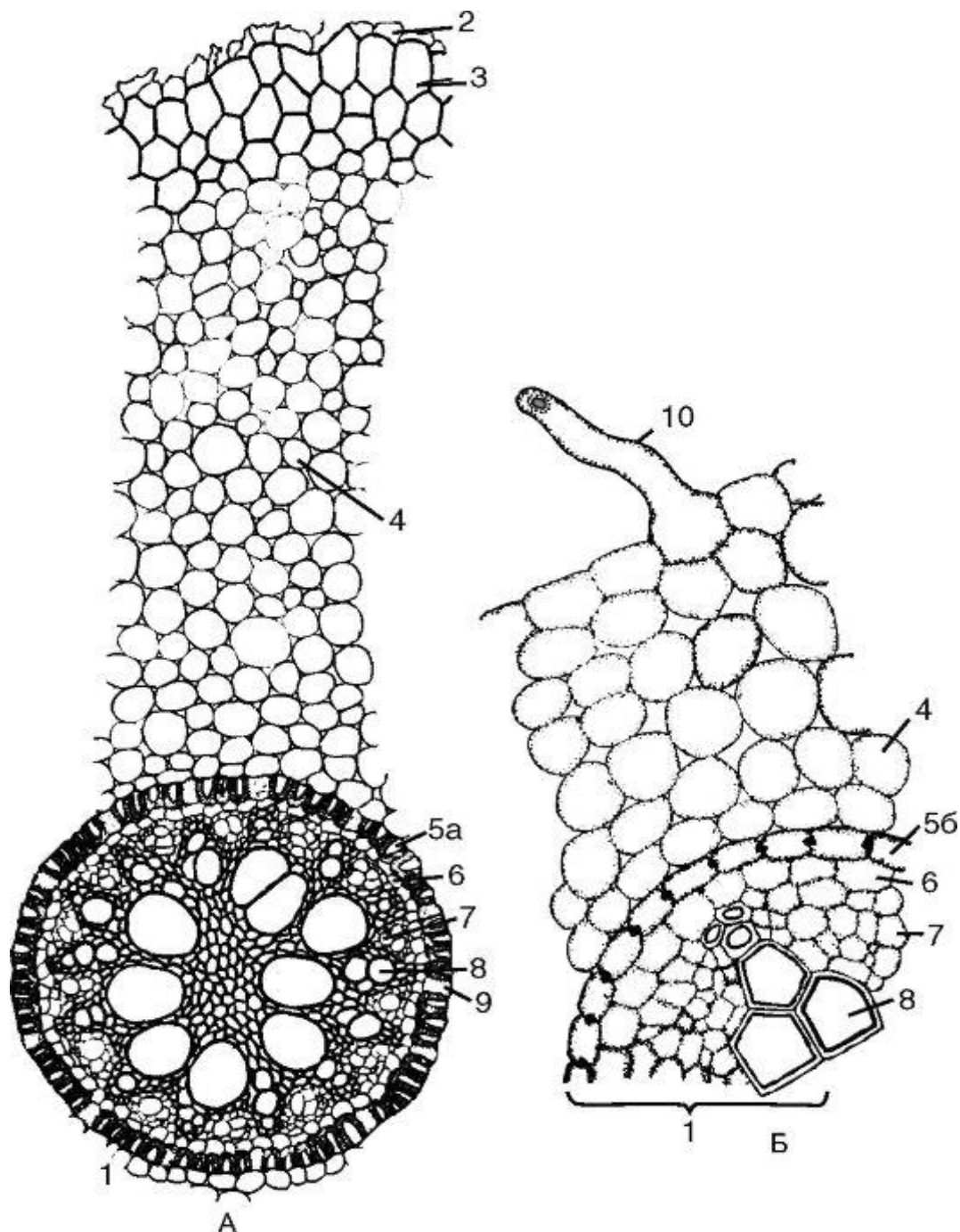


Рис. 3.4. Поперечный срез корня первичного строения: А - первичное строение корня однодольного;

Б - первичное строение корня двудольного: 1 - центральный (осевой) цилиндр; 2 - остатки эпиблемы; 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

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.

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 2 типа эндодермы - с *поясками Каспари* (на поперечном срезе они выглядят как пятна Каспари) и *подковообразными утолщениями стенок*.

Эндодерма с поясками Каспари - это начальный этап формирования эндодермы, при котором утолщению подвергаются лишь ее радиальные стенки за счет отложения веществ, сходных по химическому составу с суберином и лигнином. У многих двудольных и голосеменных растений процесс дифференциации эндодермы поясками Каспари заканчивается. У эндодермы с подковообразными утолщениями образуется толстая вторичная клеточная стенка, пропитанная суберином, в дальнейшем она одревесневает. Неутолщенной остается только наружная клеточная стенка (рис. 3.5). Эндодерма с подковообразными утолщениями развивается чаще у однодольных растений (рис. 5, см. цв. вкл.).

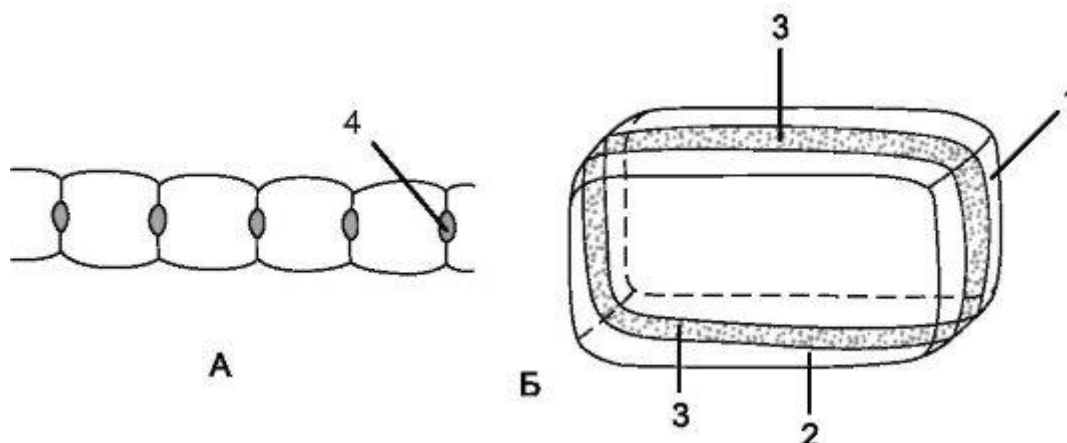


Рис. 3.5. Схема строения клетки эндодермы: А - общий вид; Б - поперечный разрез клеток: 1 - поперечная стенка клетки; 2 - продольная радиальная стенка; 3 - пояска Каспари; 4 - пятна Каспари

Считается, что эндодерма выполняет функцию гидравлического барьера, способствуя продвижению минеральных веществ и воды из первичной коры в центральный осевой цилиндр и препятствуя их выходу обратно.

*Центральный осевой цилиндр* начинается с клеток перицикла, который обычно в молодых корнях состоит из живых тонкостенных паренхимных клеток, расположенных в один ряд (но 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. У однодольных растений количество лучей первичной ксилемы - 6 и более, у двудольных - от 1 до 5. Корни в

отличие от стеблей не имеют сердцевины, так как в центре корня располагаются лучи первичной ксилемы.

Таблица 3.1. Формирование тканей корня первичного и вторичного строения

	Первичные меристемы	Первичные постоянные ткани	Вторичные меристемы	Вторичные постоянные ткани
Апикальная меристема	Дерматоген (протодерма)	Эпиблема (ризодерма)		
	Периблема	Первичная кора: экзодерма мезодерма эндодерма		
	Плером (прокамбий)	Центральный осевой цилиндр: первичная флоэма, первичная ксилема, перикцикл	Камбий  Феллоген	Вторичная флоэма Вторичная ксилема  Феллема (пробка) Феллодерма

У однодольных и споровых архегониальных растений строение корня не претерпевает значительных изменений в течение всей жизни растения. У голосеменных и двудольных растений на границе зон всасывания и проведения происходит переход от первичного строения корня ко вторичному (табл. 3.1).

*Вторичное строение корня.* В корнях голосеменных и двудольных растений камбий возникает из прокамбия (камбиальных дуг) за счет тангентального деления тонкостенных клеток, расположенных с внутренней стороны от флоэмных тяжей. На поперечном срезе клетки камбия представлены вогнутыми внутрь дугами (рис. 6, см. цв. вкл.). 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.



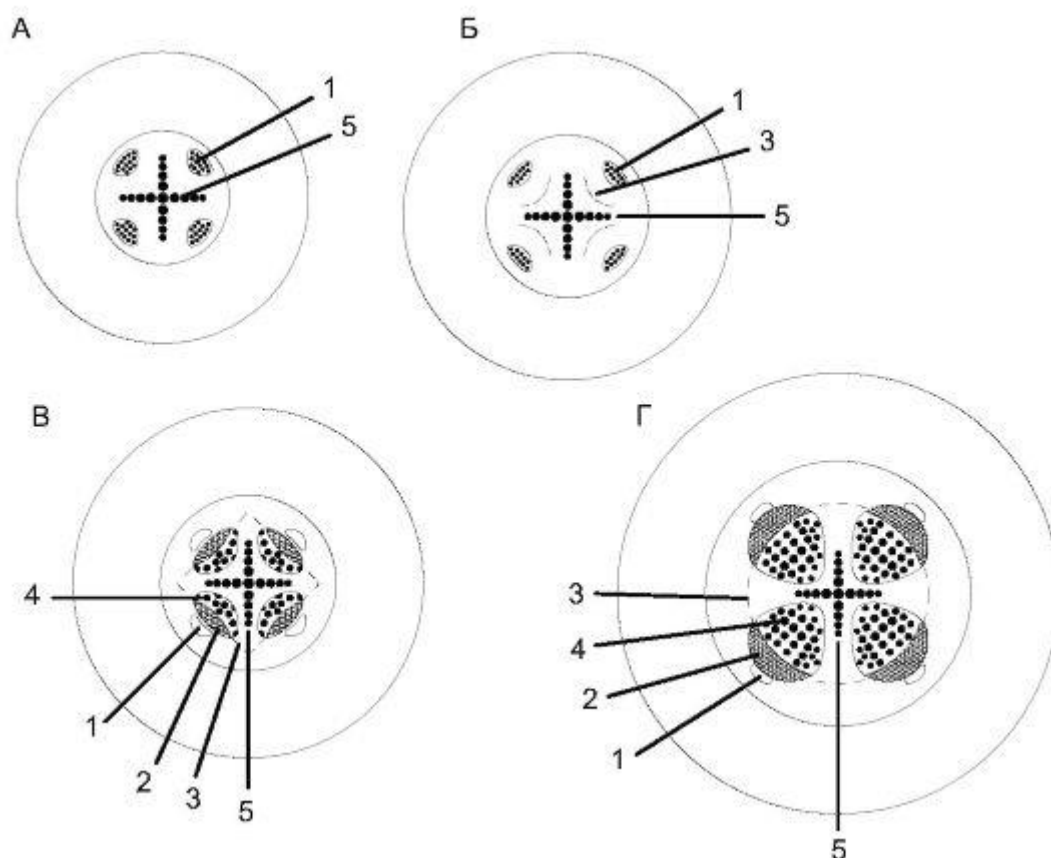


Рис. 3.6. Схема развития вторичного строения в корне: А - первичное строение; Б - заложение камбия; В - начало образования вторичных коллатеральных пучков; Г - вторичное строение корня: 1 - первичная флоэма; 2 - вторичная флоэма; 3 - камбий; 4 - вторичная ксилема; 5 - первичная ксилема

При этом дуги камбия сначала выпрямляются, а затем принимают выпуклую форму.

Когда дуги камбия достигают перицикла, его клетки тоже начинают делиться и образуют *камбий межпучковый*, а тот, в свою очередь, - *сердцевинные лучи*, представленные паренхимными клетками, отходящими от лучей первичной ксилемы. Сердцевинные лучи, образованные межпучковым камбием, - это изначально «первичные лучи».

Таким образом, в результате деятельности камбия в корне между лучами первичной ксилемы формируются открытые коллатеральные сосудисто-волокнистые пучки, число которых равно числу лучей первичной ксилемы. Первичная флоэма при этом оттесняется вторичными тканями к периферии и сплющивается (рис. 3.6 и 3.7).

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, является причиной изоляции первичной коры от центрального осевого цилиндра. Первичная кора при этом постепенно отмирает и сбрасывается. Все ткани, располагающиеся от периферии до камбия, входят в понятие «вторичная кора» (рис. 7, см. цв. вкл.). В самом центре осевого цилиндра сохраняются лучи первичной ксилемы (от 1 до 5) (рис. 8, см. цв. вкл.), между которыми располагаются открытые коллатеральные пучки в количестве, соответствующем лучам первичной ксилемы (рис. 3.8).

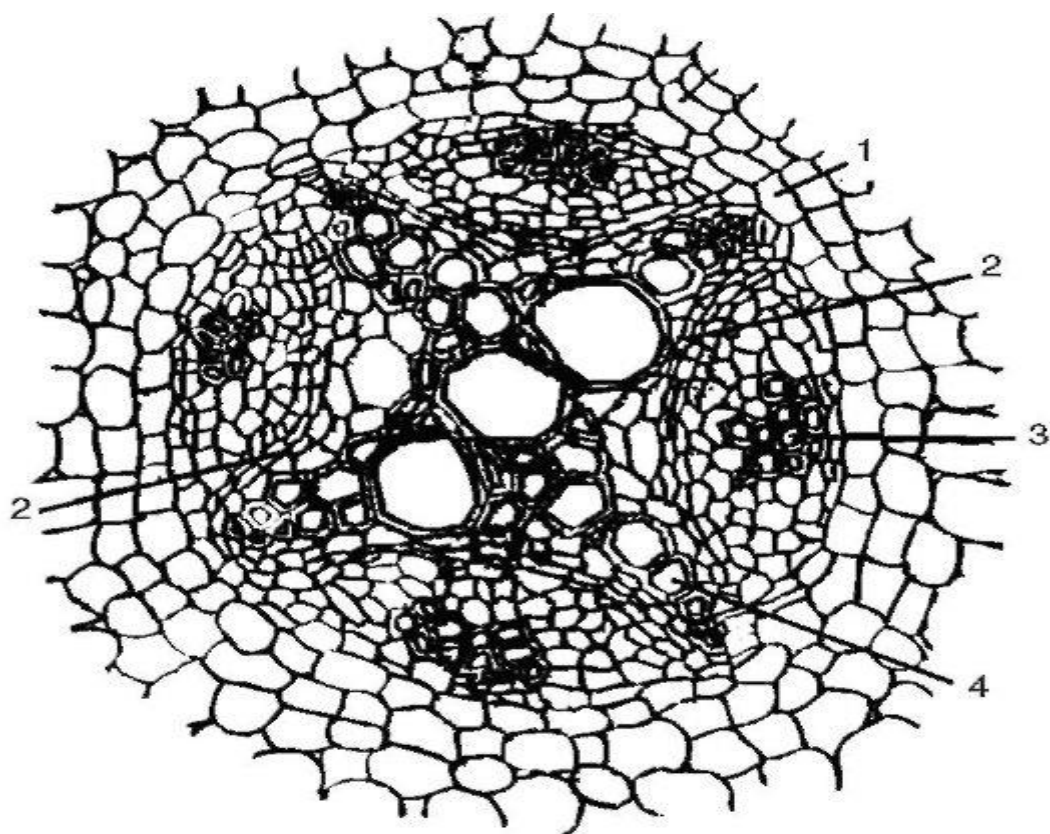


Рис. 3.7. Переход к вторичному строению корня (заложение камбиального кольца):  
1 - перицикл; 2 - камбий; 3 - первичная флоэма; 4 - первичная ксилема

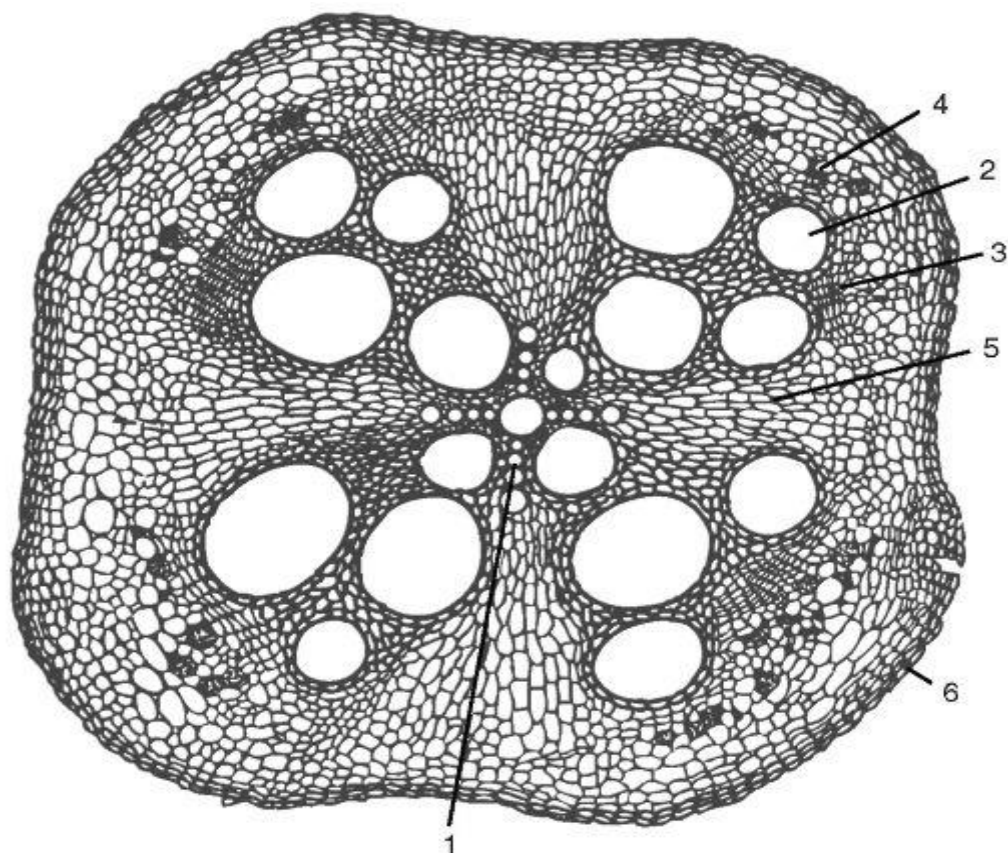


Рис. 3.8. Вторичное строение корня тыквы. Первичная кора слущилась: 1 - остаток первичной ксилемы (четыре луча); 2 - сосуды вторичной ксилемы; 3 - камбий; 4 - вторичная флоэма; 5 - сердцевинный луч; 6 - пробка

## Метаморфозы корней Микориза

Микориза (от греч. *mykes* - гриб и *rhiza* - корень) - 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. Но иногда симбиоз может переходить и 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.

### Клубеньки

Наличие клубеньков характерно для представителей семейства Бобовые (люпин, клевер и др.). Клубеньки образуются в результате проникновения через корневые волоски в кору корня бактерий рода *Rizobium*. Бактерии вызывают усиленное деление паренхимы, которая образует выросты бактериоидной ткани на корне - клубеньки. Бактерии 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. Такой симбиоз очень важен для почвы и используется в сельском хозяйстве при обогащении почв азотистыми веществами.

### Воздушные корни

У ряда тропических травянистых растений, живущих на деревьях, для поднятия вверх, к свету, образуются воздушные корни, которые свободно свисают вниз. Воздушные корни способны усваивать влагу, выпадающую в виде дождя и росы. На поверхности этих корней образуется своеобразная покровная ткань - *веламен* - в виде многослойной мертвой ткани, клетки которой имеют спиральные или сетчатые утолщения.

### Корневые клубни

У многих двудольных и однодольных растений в результате метаморфоза боковых и придаточных корней образуются корнеклубни (чистяк весенний и т.д.). Корневые клубни имеют ограниченный рост и приобретают овальную или веретеновидную форму. Такие клубни выполняют запасающую функцию, а поглощение почвенных растворов за них осуществляют хорошо ветвящиеся всасывающие корни. У некоторых растений (таких, как георгин) корнеклубни выполняют запасающую функцию только в определенной части (базальной, срединной), а остальная часть клубня имеет типичное строение корня. Такие корнеклубни могут выполнять и запасающую, и всасывающую функции.

### Корнеплоды

В образовании корнеплода могут участвовать различные части растения: *разросшаяся базальная часть главного корня, утолщенный гипокотиль* и др. Короткокорнеплодные сорта представителей семейства Капустные (редис, репа) имеют плоский или округлый клубень, большая часть которого представлена *разросшимся гипокотилем*. Такие корнеплоды имеют вторичное анатомическое строение при диархной (двулучевой) первичной ксилеме и хорошо развитой вторичной, выполняющей запасающую функцию (рис. 9, см. цв. вкл.). Клубень длиннокорнеплодных сортов представителей семейства Сельдерейные (морковь, пастернак, петрушка) состоит из утолщенной *базальной части главного корня*. Эти корнеклубни также имеют диархную первичную ксилему, но запасающую функцию выполняет разросшаяся вторичная флоэма (рис. 10, см. цв. вкл.). Корнеплод свеклы имеет поликамбиальное строение (рис. 11, см. цв. вкл.), которое достигается многократным заложением камбиальных колец и поэтому имеет мно- гокольцевое расположение проводящих тканей (рис. 3.9 и 3.10).

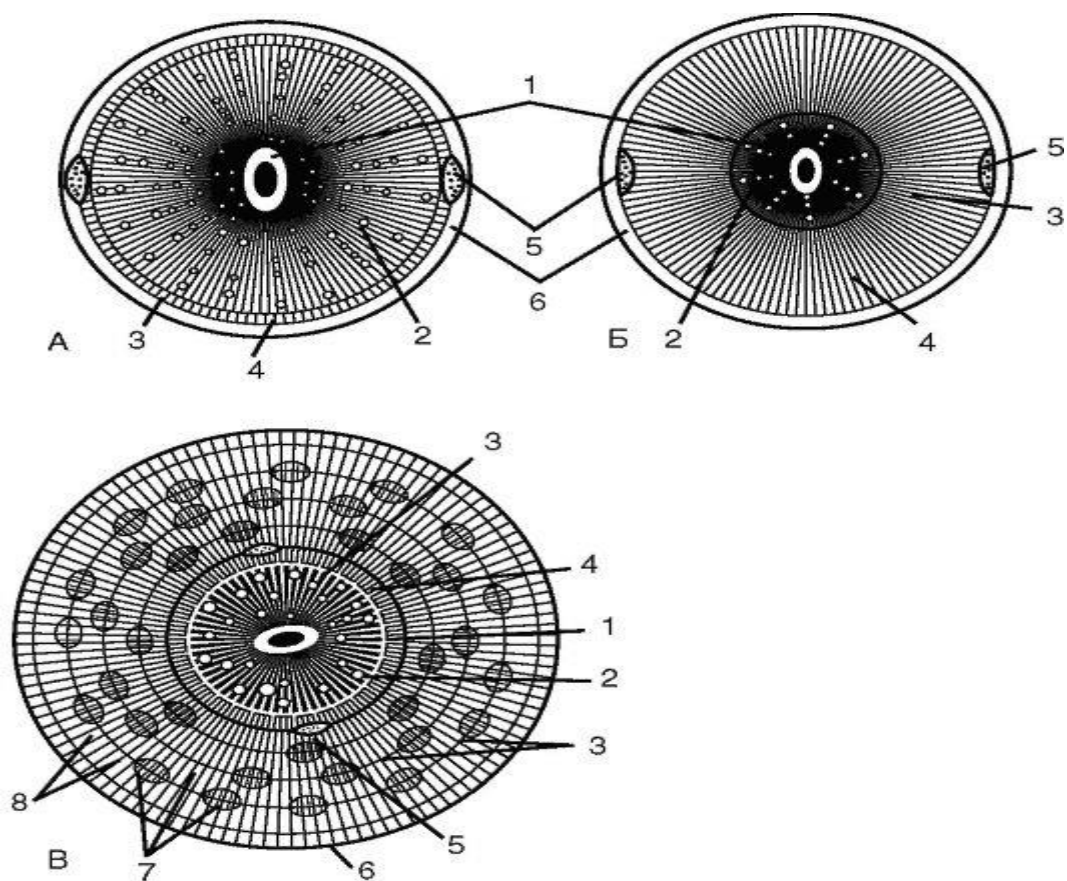


Рис. 3.9. Схема строения корнеплодов: А - тип редьки; Б - тип моркови; В - тип свеклы;

1 - первичная ксилема; 2 - вторичная ксилема; 3 - камбий; 4 - вторичная флоэма; 5 - первичная флоэма; 6 - перидерма; 7 - проводящие пучки; 8 - запасаящая паренхима

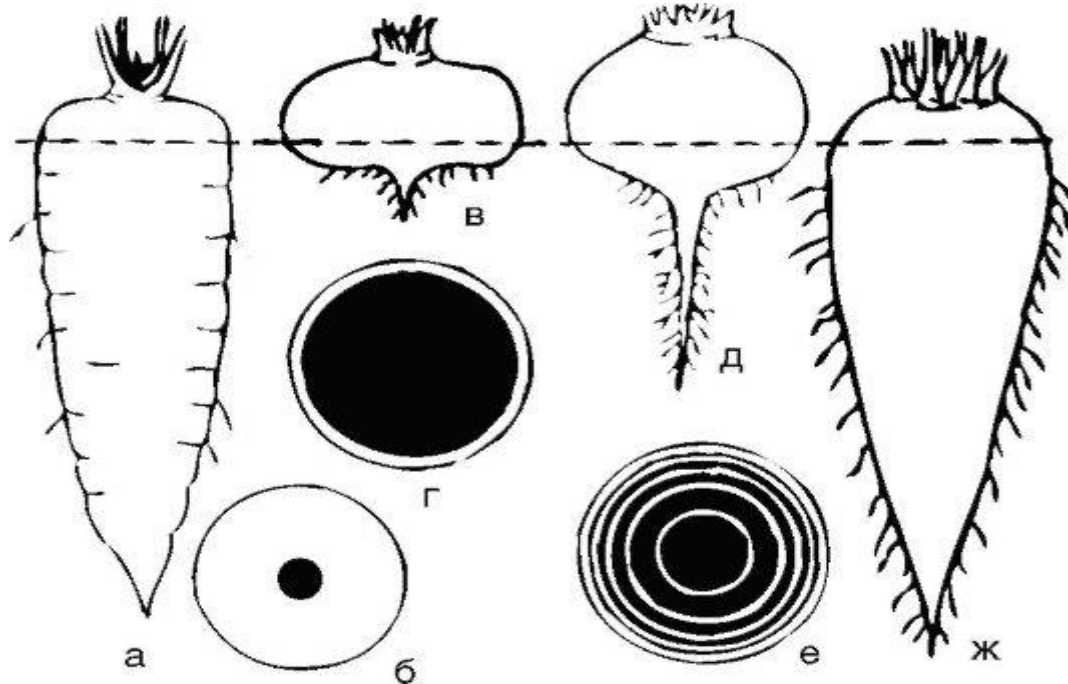


Рис. 3.10. Корнеплоды: моркови (а, б); репы (в, г); свеклы (д, е, ж). На поперечных срезах ксилема показана черным; пунктирной линией обозначена граница стебля и корня

## ПОБЕГ И СИСТЕМА ПОБЕГОВ

### Общая характеристика побегов и почки

Побег состоит из оси стебля и отходящих от его листьев и почек. В более конкретном смысле побегом можно назвать однолетний неразветвленный стебель с листьями и почками, развившейся из почки или семени. Побег развивается из почечки зародыша или пазушной почки и представляет собой один из основных органов высших растений. Таким образом, почка является зачаточным побегом. 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. 3.11). Участок стебля, от которого отходит лист (или листья), называют *узлом*, а расстояние между узлами - *междоузлием*. В зависимости от длины междоузлия каждый повторяемый узел с междоузлием называется *метамером*. Как правило, метамеров вдоль оси побега бывает много, т.е. побег состоит из серии метамеров. В зависимости от длины междоузлий побеги бывают удлинёнными (у большинства древесных растений) и укороченными (например, плодушки у яблони). У таких травянистых растений, как одуванчик, земляника, подорожник, укороченные побеги представлены в виде прикорневой розетки.

*Стеблем* называют растительный орган, представляющий собой ось побега и несущий на себе листья, почки и цветки.

*Основные функции стебля.* Стебель выполняет опорную, проводящую и запасающую функции; кроме того, он является органом вегетативного размножения. Через стебель осуществляется связь между корнями и листьями. У некоторых растений только стебель выполняет функцию фотосинтеза (хвощ, кактус). Главная внешняя черта, отличающая побег от корня, - это наличие листьев.

*Лист* является плоским боковым органом, отходящим от стебля и обладающим ограниченным ростом. Основные функции листа: фотосинтез, газообмен, транспирация. Листовой пазухой является угол между листом и вышележащим участком стебля.

*Почка* - это зачаточный, еще не развившийся побег. В классификацию почек положены различные признаки: *по составу* и *функциям* почки бывают вегетативными, вегетативногенеративными и генеративными.

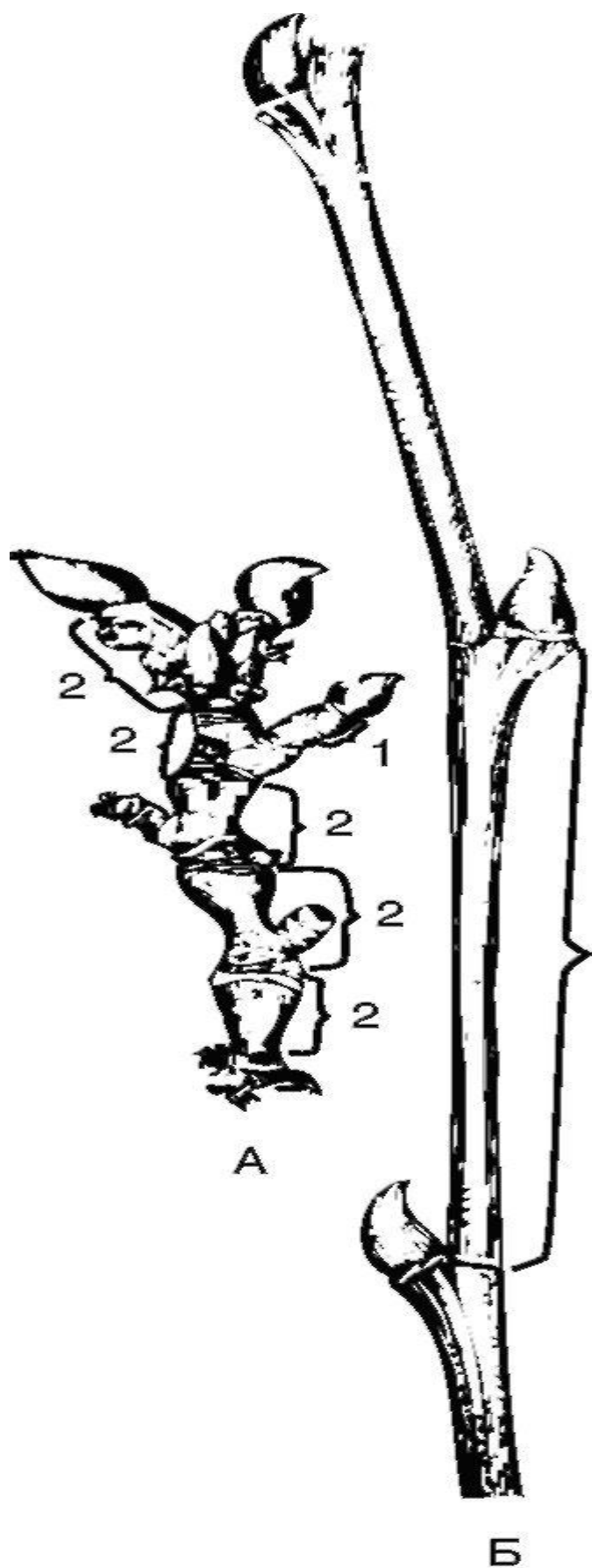


Рис. 3.11. Основные части побега: А - укороченный побег платана восточного: 1 - междоузлие; 2 - годовые приросты; Б - удлиненный побег

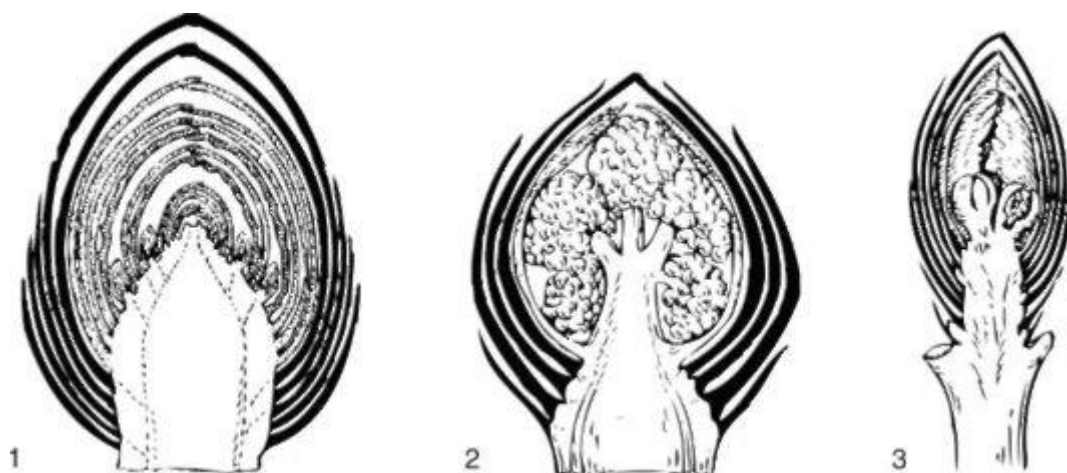


Рис. 3.12. Различные типы закрытых почек: 1 - вегетативная почка (дуб); 2 - вегетативно-генеративная почка (бузина); 3 - генеративная почка (вишня)



Рис. 3.13. Строение открытых почек: 1 - зимующие почки калины-гордовины; 2 - береза; кончик растущего побега (2а) и его верхушечная почка (2б); 3 - почка настурции; 4 - почка клевера; общий вид (4а) и схема внутреннего строения (4б); 5 - побег злака; 6 - схема продольного разреза его верхушечной почки; вегетативной (6а) и вегетативно-генеративной (6б); 7 - черемуха; кончик растущего побега

*Вегетативная почка* состоит из конуса нарастания стебля, зачатков листьев, зачатков почек и почечных чешуй.

В *вегетативно-генеративных* почках заложен ряд метамеров, а конус нарастания трансформируется в зачаточный цветок или соцветие.

*Генеративные*, или цветочные, почки заключают в себе только зачаток соцветия (вишня) или одиночный цветок.

По наличию *защитных чешуй* почки бывают закрытые (рис. 3.12) и открытые (рис. 3.13). *Закрытые* почки имеют кроющие чешуи, защищающие их от иссушения и колебания температур (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. У них конус нарастания защищают зачатки срединных листьев (у крушины ломкой; древесных пород тропиков и субтропиков; водных цветковых растений). Почки, из которых весной происходит рост побегов, называются почками *возобновления*.

По *месту расположения на стебле* почки бывают *верхушечные* и *боковые*. За счет верхушечной почки осуществляется рост основного побега; за счет боковых почек - его ветвление. Если верхушечная почка отмирает, трогаются в рост боковая почка. Генеративная верхушечная почка после разворачивания верхушечного цветка или соцветия больше не способна к верхушечному росту.

*Пазушные почки* закладываются в пазухах листьев и дают боковые побеги следующего порядка. Пазушные почки имеют такое же строение, как и верхушечные. Конус нарастания представлен первичной меристемой, защищенный зачаточными листочками, в пазухах которых находятся пазушные почки. Многие пазушные почки пребывают в состоянии покоя, поэтому их еще называют *спящими* (или глазками). 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 1-го порядка. Все последующие метамеры главного побега образуются из зародышевой почки. Из боковых пазушных почек главного побега формируются боковые побеги 2-го, а в дальнейшем - и 3-го порядка. Так формируется система побегов (главного и боковых побегов 2-го и последующих порядков).

Превращение почки в побег начинается с открытия почки, появления листьев и роста междоузлий. Почечные чешуи быстро подсыхают и опадают при начале разворачивания почки. От них у основания побега часто остаются рубцы - так называемое почечное кольцо, которое хорошо заметно у многих деревьев и кустарников. По числу почечных колец можно подсчитать возраст ветви. Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называют *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, у однодольных растений сохраняющаяся в течение всей их жизни. У двудольных и голосеменных растений в результате деятельности вторичных образовательных тканей довольно быстро из первичной структуры формируется вторичное строение стебля.

*Листорасположение* - порядок размещения листьев на оси побега (рис. 3.14). Различают несколько вариантов листорасположения:



1) очередное, или спиральное - от каждого узла стебля отходит один лист (береза, дуб, яблоня, горох);

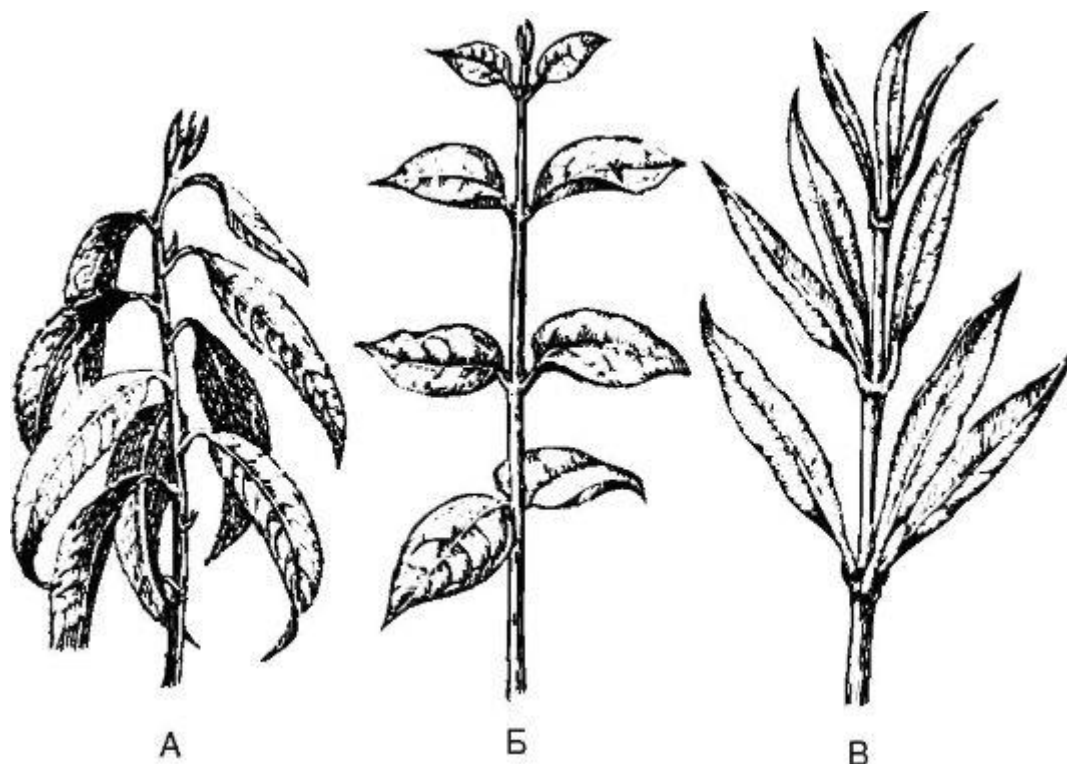


Рис. 3.14. Листорасположение: А - очередное (персик обыкновенный); Б - супротивное (бирючина овальнолистная); В - мутовчатое (олеандр)

2) супротивное - на каждом узле прикреплены друг против друга два листа (клен);

3) накрестсупротивное - разновидность супротивного, когда супротивно расположенные листья одного узла находятся во взаимно перпендикулярной плоскости другого узла (яснотковые, гвоздичные);

4) мутовчатое - от каждого узла отходят 3 листа и более (вороний глаз, ветреница).

*Характер ветвления побега* (рис. 3.15). Ветвление побега у растений необходимо для увеличения площади соприкосновения со средой водной, воздушной, почвенной. Различают моноподиальное, симподиальное, ложнодихотомическое и дихотомическое ветвления побега.



развиты механические ткани (вьюнок); *це- пляющийся* стебель растет, 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, являясь запасными побегами, часто выполняют функцию вегетативного размножения. Кроме того, видоизменения побега способны служить органом прикрепления (усики) и средством защиты (ко- лючки).

#### 1. Подземные видоизменения побегов (рис. 3.16):

а) *корневище* (папоротник, ландыш) - многолетний подземный побег, имеющий редуцированные листья в виде бесцветных или бурых мелких чешуек, в пазухе которых лежат почки;

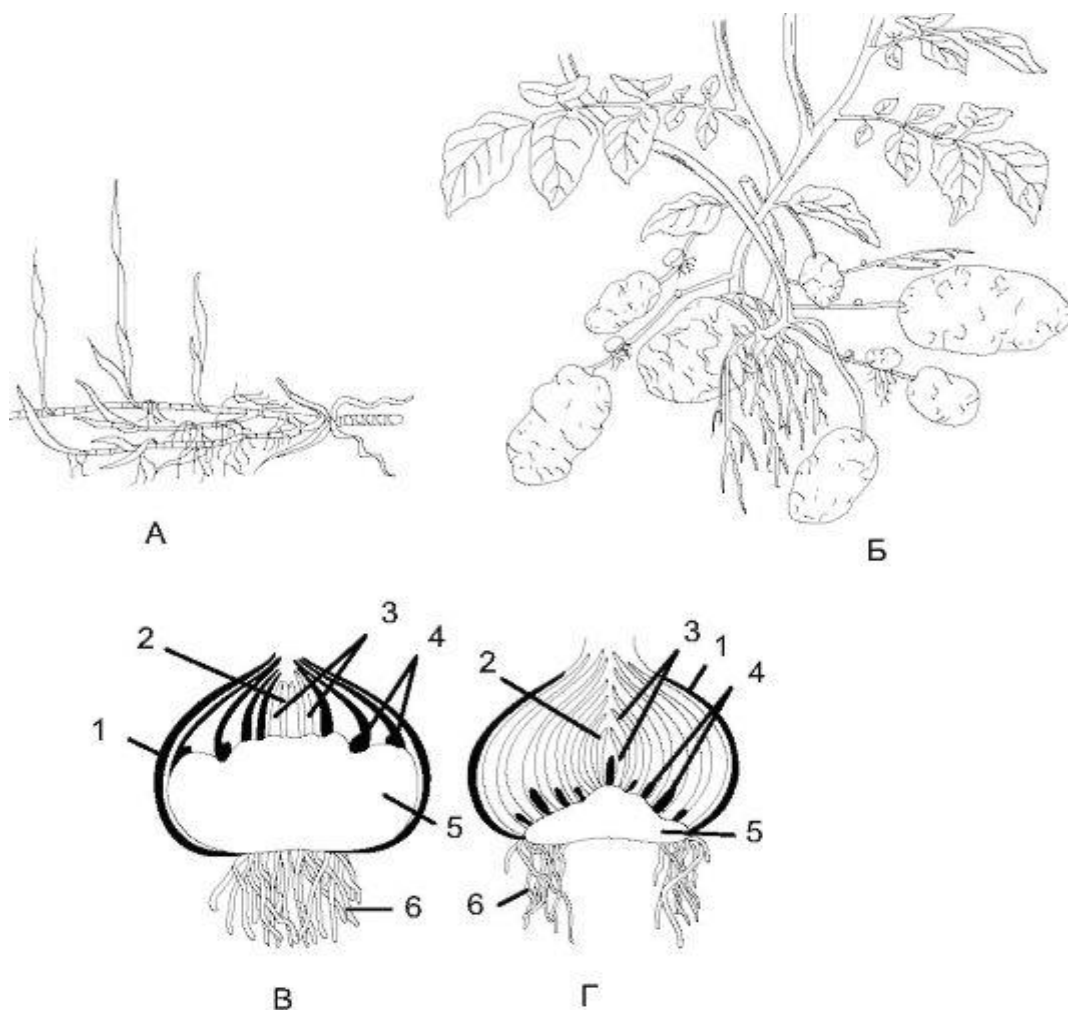


Рис. 3.16. Подземные видоизменения побегов: А - корневище; Б - клубень; В - клубнелуковица (продольный разрез); Г - луковица (продольный разрез): 1 - отмершие чешуи; 2 - зачаток цветоносного побега; 3 - листья будущего вегетативного периода; 4 - почки; 5 - укороченный стебель (у луковиц - донце); 6 - придаточные корни

б) *клубень* (картофель) - метаморфоз побега с ярко выраженной запасной функцией стебля, наличием чешуевидных листьев, которые быстро шелушиваются, и почек, формирующихся в пазухах листьев и называемых глазками. У клубня также имеются столоны - однолетние подземные недолговечные корневища, на которых образуются клубни;

в) *луковица* - это укороченный побег, стеблевая часть которого называется *донцем*. В луковице различают 2 типа видоизмененных листьев: с чешуевидными сочными основаниями, запасаящими воду с растворенными в ней питательными веществами (главным образом сахарами), и сухие, покрывающие луковицу снаружи, выполняющие защитную функцию. Из верхушечной и пазушных почек вырастают фотосинтезирующие надземные побеги, а на донце образуются при-даточные корни.

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

## 2. Надземные видоизменения побега (рис. 3.17).

*Колючки* побегового происхождения выполняют главным образом защитную функцию. Они могут образовываться за счет превращения верхушки побега в острое - 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 Рутовые - лимона, апельсина, грейпфрута - в колючку полностью превращается специализированный боковой побег. У таких растений в пазухе листа имеется 1 крупная прочная колючка. У многих видов боярышника - многочисленные колючки, представляющие собой видоизмененные укороченные побеги, развивающиеся из пазушных почек нижней части однолетних побегов.

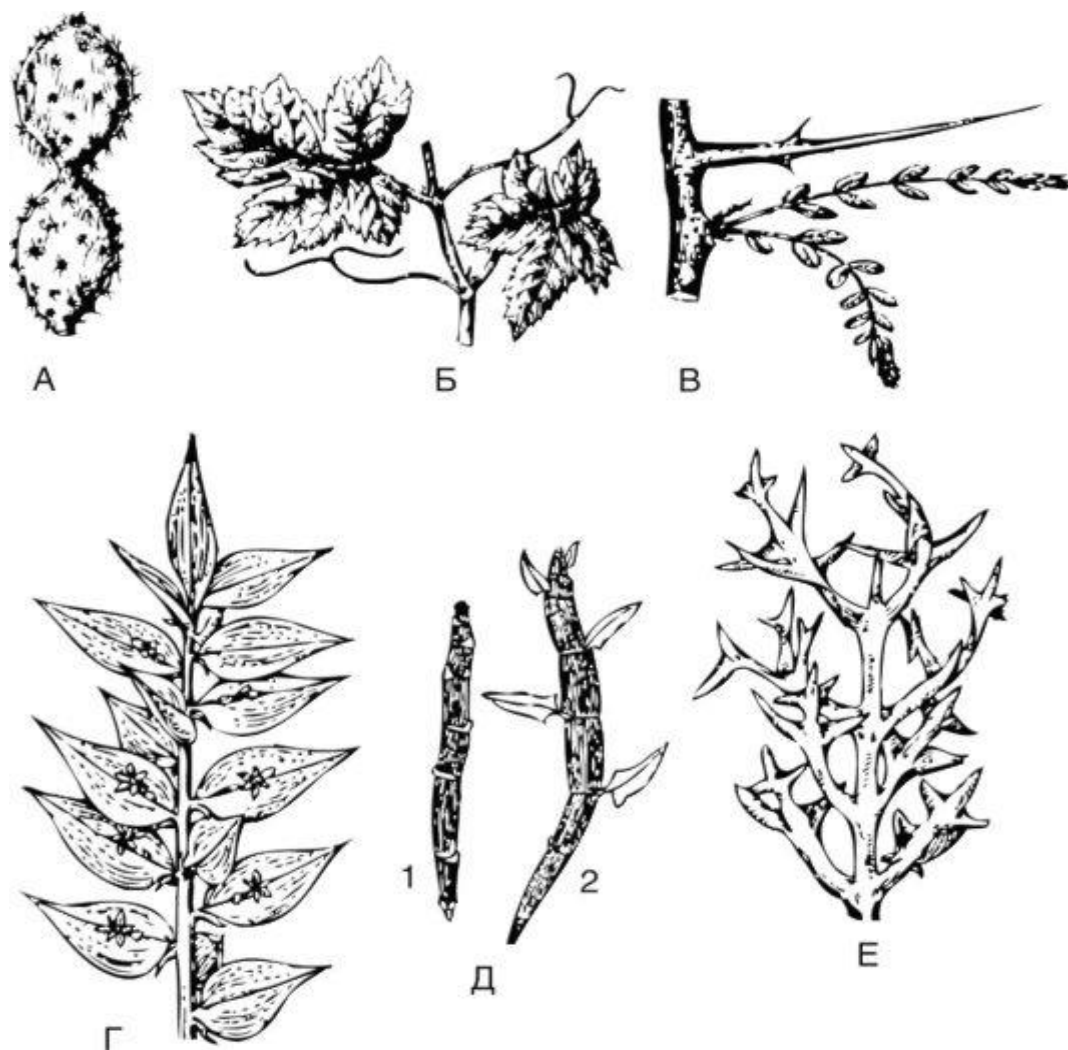


Рис. 3.17. Надземные видоизменения побега: А - мясистый побег кактуса с редуцированными листьями; Б - усыприщепки винограда (видоизмененные соцветия); В -

колючка гледичии; Г - филлоклады иглицы; Д - кладодии мяленбекии (1 - нормальные; 2 - в условиях повышенной влажности); Е - кладодии коллации

*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 представителей семейства Тыквенные (огурец, дыня) усики простые, неветвящиеся; а у арбуза, тыквы - сложные, образующие от 2 до 5 ветвей.

*Кладодии и филлоклады* - видоизмененные побеги, выполняющие функцию листьев.

*Кладодии* - это боковые побеги, сохраняющие способность к длительному росту, находящиеся на зеленых плоских длинных стеблях (у опунции).

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

#### Анатомия стебля

В 1924-1928 гг. немецкие ученые Дж. Будар и А. Шмидт разработали теорию туники и корпуса, отличающуюся от гистогенной теории Ганштейна (от греч. *histos* - ткань и *genos* - род, происхождение). Согласно их теории, в конусе нарастания стебля покрытосеменных выделяются 2 зоны: наружная - *туника* и внутренняя - *корпус*. Туника состоит из нескольких слоев клеток, чаще из 2, 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 слои туники) образуют все ткани первичной коры. Иногда внутренние слои туники могут образовывать только наружную часть первичной коры,

в этом случае происхождение внутренней ее части 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 2-м 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

	Первичная меристема	Первичные постоянные ткани	Вторичные меристемы	Вторичные постоянные ткани
	Протодерма	Эпидерма		
Апикальная меристема	Основная меристема	Первичная кора	Феллоген	Феллема Феллодерма
		Паренхима сердцевинны		
			Камбий межпучковый	Паренхима сердцевинных лучей
	Прокамбий	Первичная проводящая система	Камбий	Вторичная проводящая система

#### Формирование тканей стебля первичного строения

Первичное строение стебля формируется за счет деятельности первичных меристем апекса и включает 3 анатомо-топографические зоны: покровную ткань, первичную кору и центральный осевой цилиндр (рис. 3.18-3.20) (рис. 12, см. цв. вкл.).

С поверхности стебель покрыт однослойной *эпидермой*, которая впоследствии покрывается кутикулой. Непосредственно под эпидермой располагается первичная кора.

*Первичная кора* представлена однородными клетками хлорофиллоносной паренхимы, граничащей со склеренхимой перициклического происхождения центрального осевого цилиндра (рис. 13, см. цв. вкл.). Иногда хлорофиллоносная паренхима отсутствует, и тогда перициклическая склеренхима располагается сразу под эпидермой.

*Центральный осевой цилиндр* начинается с перициклической склеренхимы, придающей прочность растению. Центральный осевой цилиндр пронизан изолированными сосудисто-волокнистыми пучками, которые образуются за счет деятельности прокамбия. 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: ближе к периферии стебля располагаются элементы первичной флоэмы, а к центру - первичной ксилемы. У стеблей однодольных формируются пучки коллатерального типа, всегда закрытые, поэтому стебель к дальнейшему утолщению не способен. Сформировавшиеся сосудисто-волокнистые пучки расположены беспорядочно. Как правило, они окружены склеренхимой, максимальное количество которой сосредоточено возле поверхности стебля. От периферии к центру стебля происходит увеличение размера пучков. Пространство между пучками занято запасющей или основной паренхимой. Клетки основной паренхимы крупные, среди них могут быть межклетники.

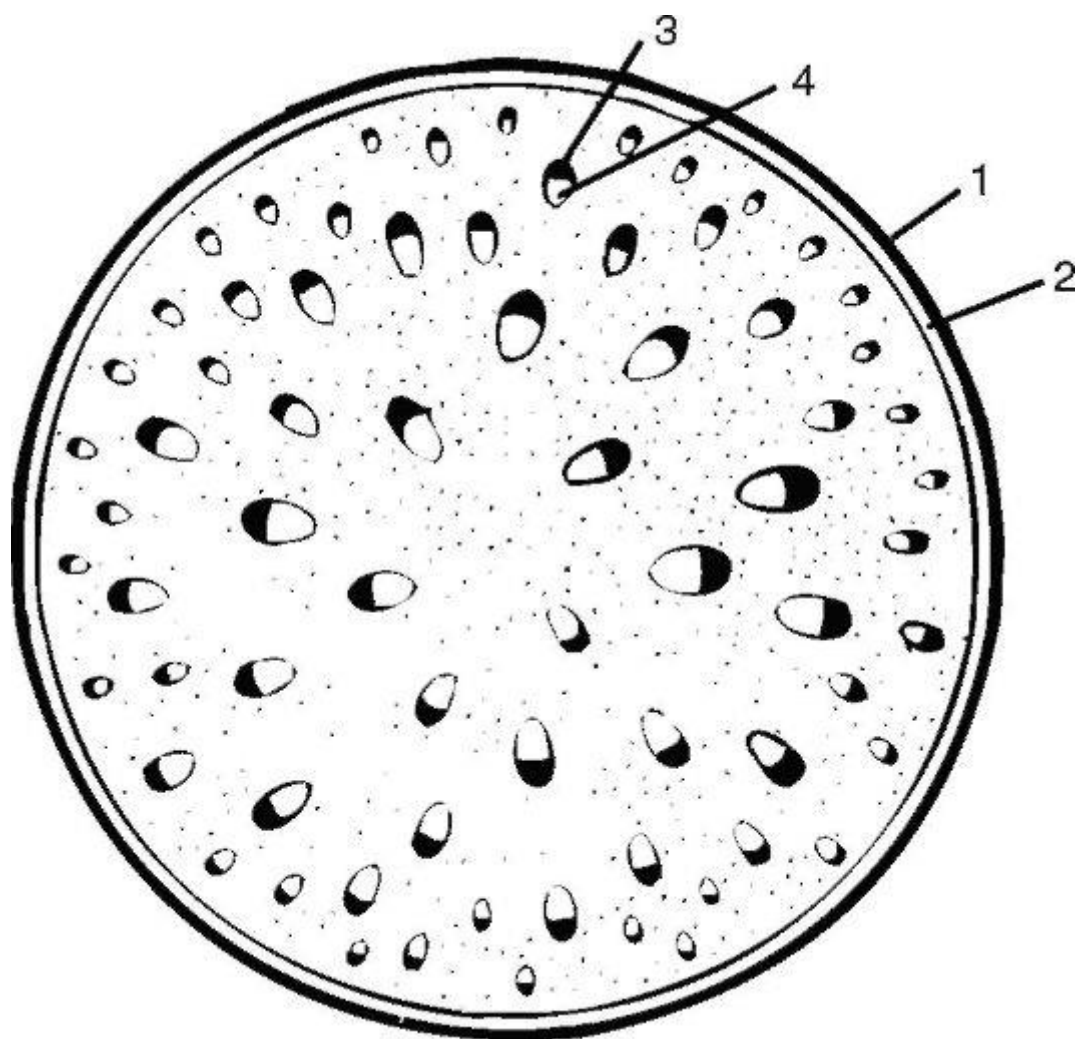


Рис. 3.18. Схема строения стебля однодольного растения (кукурузы): 1 - эпидерма; 2 - механическое кольцо; 3 - флоэма; 4 - ксилема

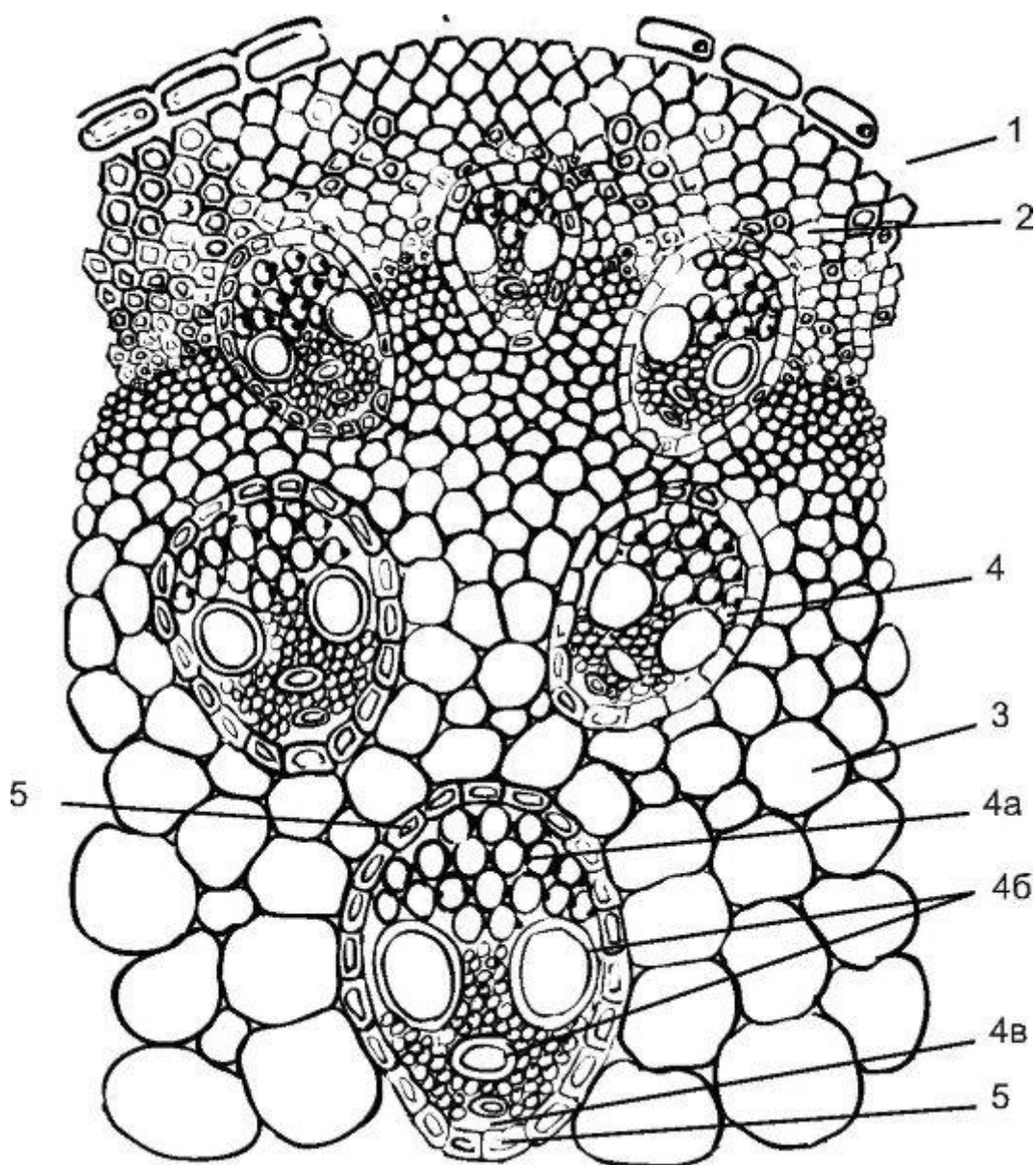


Рис. 3.19. Поперечный срез стебля кукурузы: 1 - эпидерма; 2 - склеренхима; 3 - основная паренхима; 4 - закрытый коллатеральный пучок: 4а - флоэма, 4б - сосуды ксилемы, 4в - воздухоносная полость; 5 - склеренхимная обкладка пучка

Для однодольных растений в отличие от двудольных нехарактерно наличие сердцевины в центре стебля, хотя может быть развита центральная воздушная полость (например, у стеблей злаков - со- ломина). Соломина (рис. 3.21 и 3.22) - это особый тип стебля с полыми междоузлиями и узлами между ними. В зрелой соломине ржи, пшеницы и других злаков эпидерма и хлорофиллоносная паренхима, утратившая хлоропласты, подвергаются одревеснению (рис. 14, 15, см. цв. вкл.). Это происходит к моменту созревания зерна для придания механической прочности стеблю, который приобретает в этот период вместо зеленой окраски желтую. Пучки располагаются в 2 слоя в шахматном порядке и окружены склеренхимой. Внутренние пучки более крупные, наружные - мельче, их склеренхимная обкладка сливается с перициклической склеренхимой, образуя кольцо механической ткани.



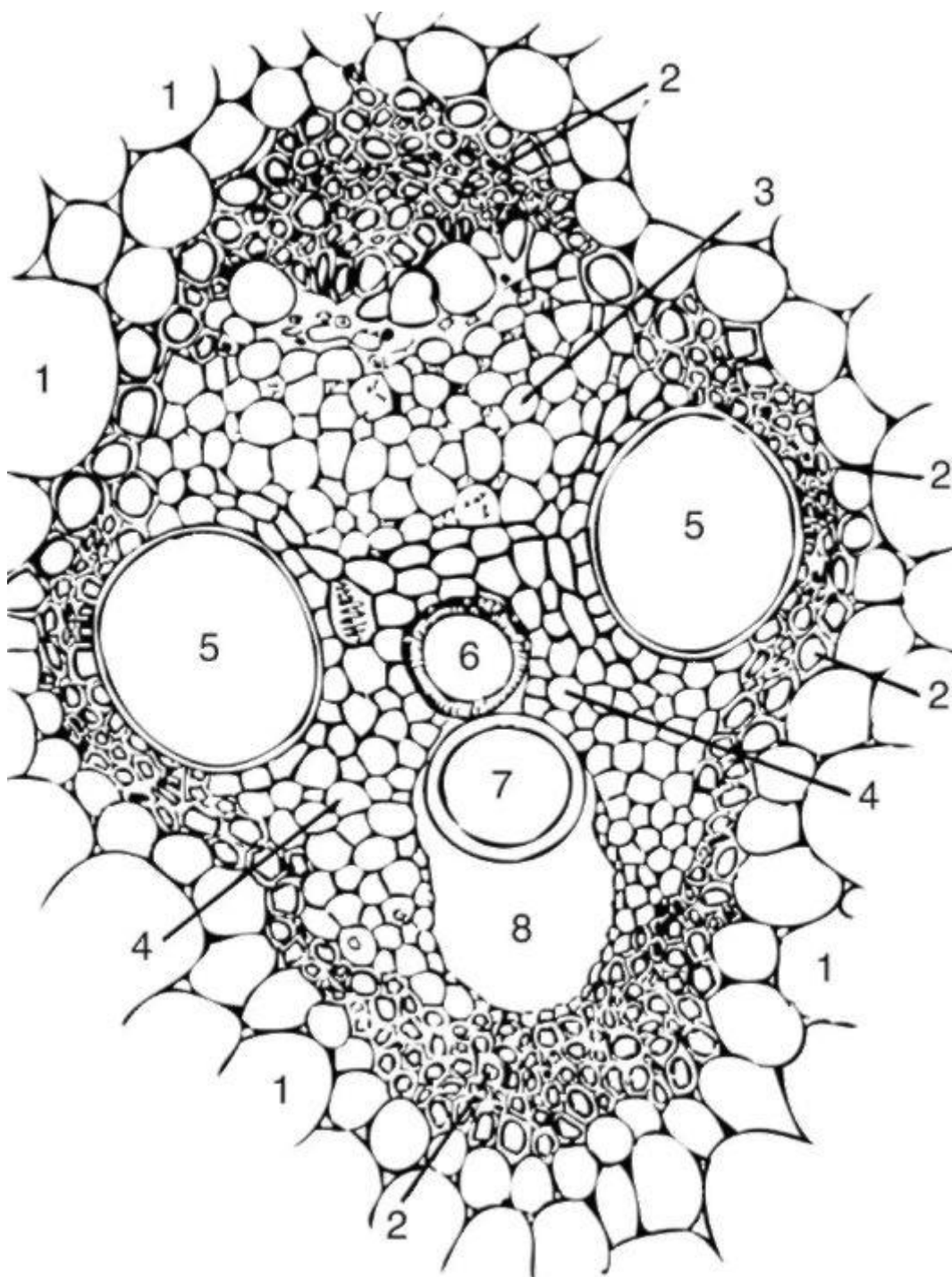


Рис. 3.20. Закрытый сосудисто-волокнистый пучок кукурузы (поперечный срез): 1 - тонкостенная паренхима стебля; 2 - склеренхима; 3 - луб (флоэма); 4 - древесинная паренхима; 5 - сетчатые сосуды; 6 - кольчато- спиральный сосуд; 7 - кольчатый сосуд; 8 - воздушная полость

*Особенности строения стебля однодольных:*

- 1) сохранение первичного строения в течение всей жизни;
- 2) слабо выраженная первичная кора;
- 3) разбросанное расположение сосудисто-волокнистых пучков;
- 4) коллатеральные пучки только закрытого типа (без камбия);
- 5) наличие во флоэме только проводящих элементов - ситовидных трубок с клетками-спутницами;

б) отсутствие сердцевины;

7) вторичное утолщение стеблей однодольных.

Вторичное утолщение стеблей древесных однодольных растений осуществляется за счет кольца утолщения (оно представляет собой особый валик вокруг конуса нарастания), дающего дополнительный ряд сосудисто-волокнистых пучков. Подобное утолщение наблюдается у таких однодольных, как пальмы, бананы, алоэ.

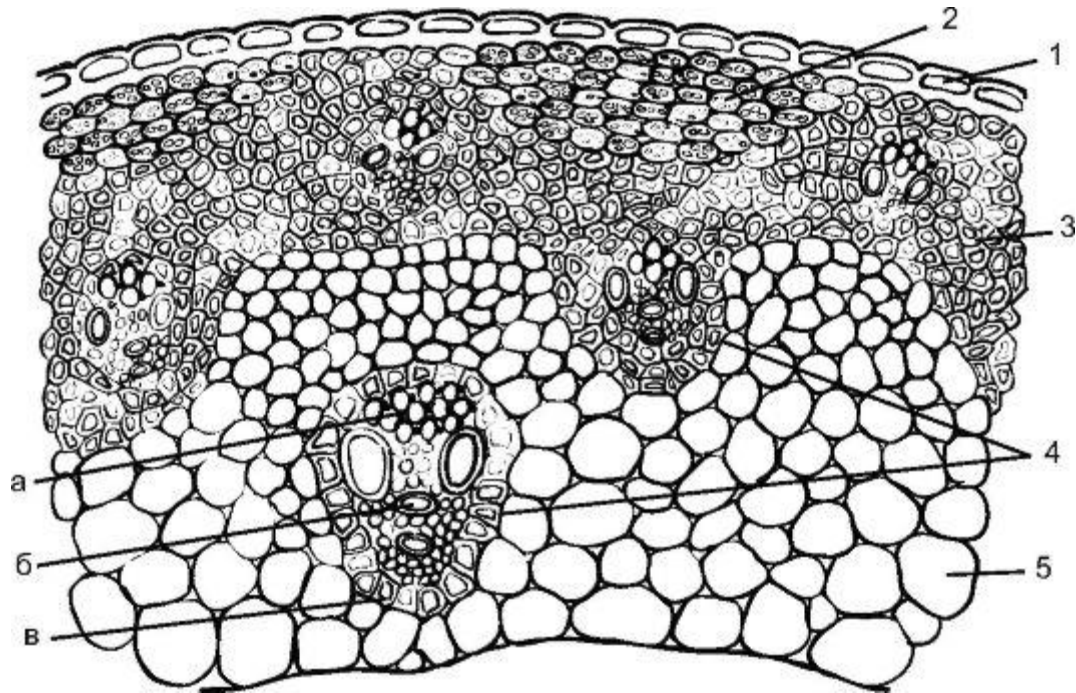


Рис. 3.21. Схема строения соломины ржи: 1 - эпидерма; 2 - хлорофиллоносная ткань; 3 - склеренхима; 4 - закрытые коллатеральные сосудисто-волокнистые пучки; а - флоэрма; б - ксилема; в - склеренхимная обкладка пучка; 5 - основная паренхима

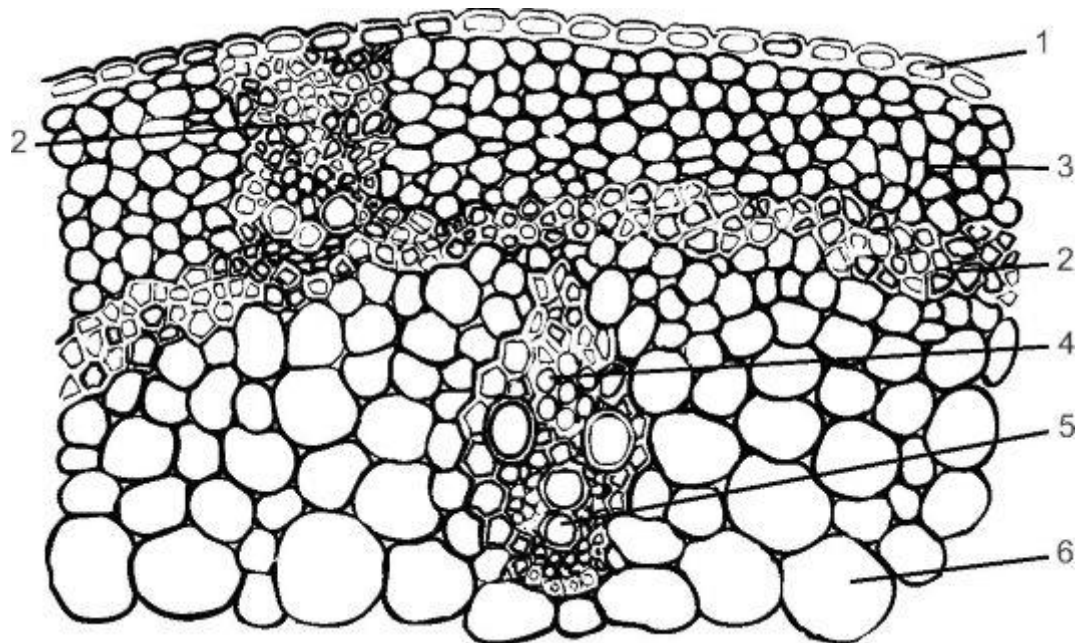


Рис. 3.22. Строение соломины пшеницы: 1 - эпидерма; 2 - склеренхима; 3 - хлоренхима; 4 - флоэма; 5 - ксилема; 6 - основная паренхима

*Особенности строения корневищ однодольных.* Корневища, являясь подземным видоизменением побега, в своем анатомическом строении сохраняют характерные черты стеблей и приобретают некоторые особенности, связанные с подземным существованием.

Покровной тканью остается эпидерма, часто одревесневшая. Первичная кора значительно шире и представлена запасающей паренхимой. Во внутреннем слое первичной коры, примыкающем к центральному осевому цилиндру, формируется однослойная эндодерма (подковообразная или с пятнами Каспари). Изредка (например, в корневище ландыша) она бывает двухслойной.

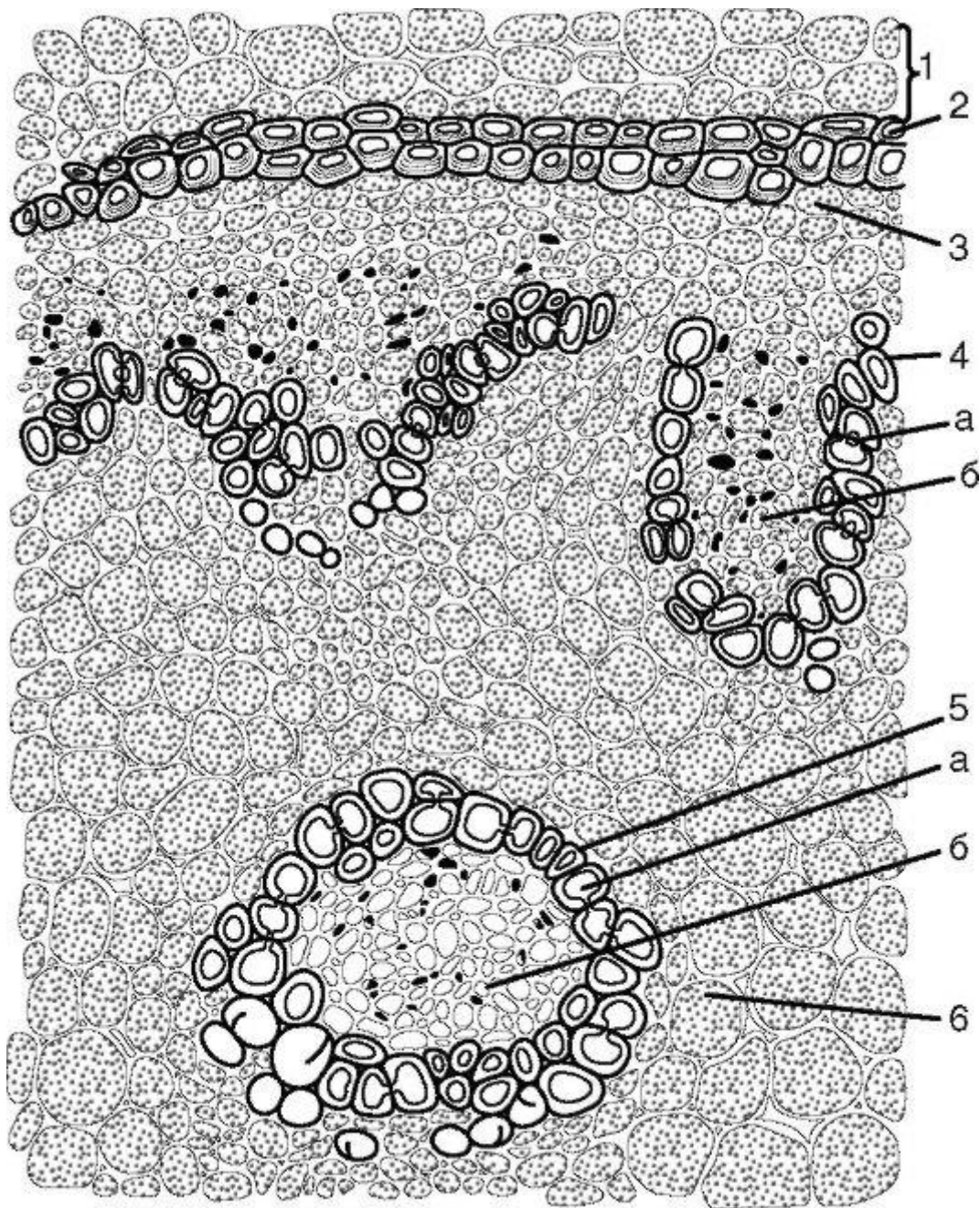


Рис. 3.23. Часть центрального цилиндра корневища ландыша: 1 - паренхима первичной коры; 2 - эндодерма с подковообразными утолщениями; 3 - перицикл; 4 - закрытый коллатеральный пучок; 5 - концентрический пучок; а - ксилема; б - флоэма; 6 - паренхима

Центральный осевой цилиндр начинается с живого перицикла. Его роль в подземных побегах - формирование придаточных корней. Пучки бывают 2

типов: *закрытые коллатеральные и концентрические*, расположенные также беспорядочно в центральном цилиндре (рис. 3.23) (рис. 16, см. цв. вкл.).

#### Формирование тканей стебля вторичного строения

Вторичное строение стебля характерно для однолетних и многолетних травянистых, древесных двудольных, а также голосеменных растений. У двудольных растений первичное строение очень недолговечно, и с началом деятельности камбия образуется вторичная структура. В зависимости от закладки прокамбия формируется несколько типов вторичного строения стебля. Если тяжи прокамбия разделены широкими рядами паренхимы, то формируется пучковое строение, если они сближены так, что сливаются в цилиндр, - формируется непучковое строение.

*Пучковое строение стебля* встречается у таких растений, как клевер, горох, лютик, укроп (рис. 3.24). У них прокамбиальные тяжи закладываются в один круг по периферии центрального цилиндра. Каждый

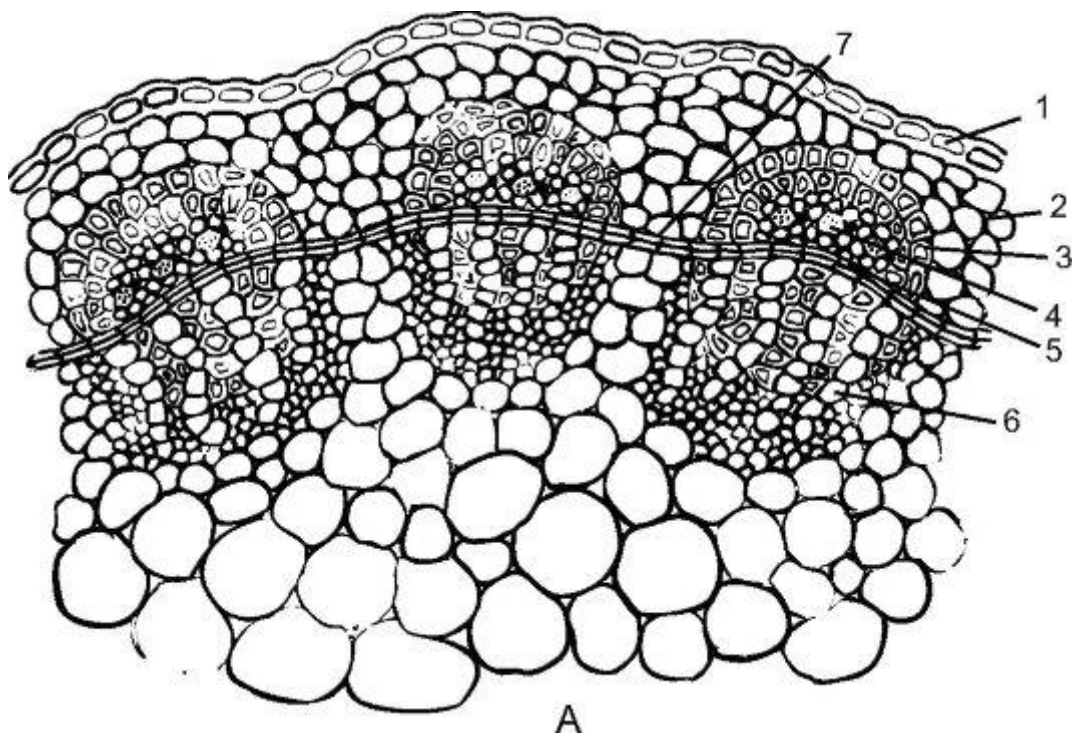


Рис. 3.24. Пучковый тип строения стебля двудольного растения: А - клевер: 1 - эпидерма; 2 - хлоренхима; 3 - склеренхима перициклического происхождения; 4 - флоэма; 5 - пучковый камбий; 6 - ксилема; 7 - межпучковый камбий

прокамбиальный тяж превращается в коллатеральный пучок, состоящий из первичной флоэмы и первичной ксилемы. В дальнейшем между флоэмой и ксилемой из прокамбия закладывается камбий, формирующий элементы вторичной флоэмы и вторичной ксилемы. К периферии органа откладывается флоэма, а к центру - ксилема, причем ксилемы 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. 17, см. цв. вкл.).

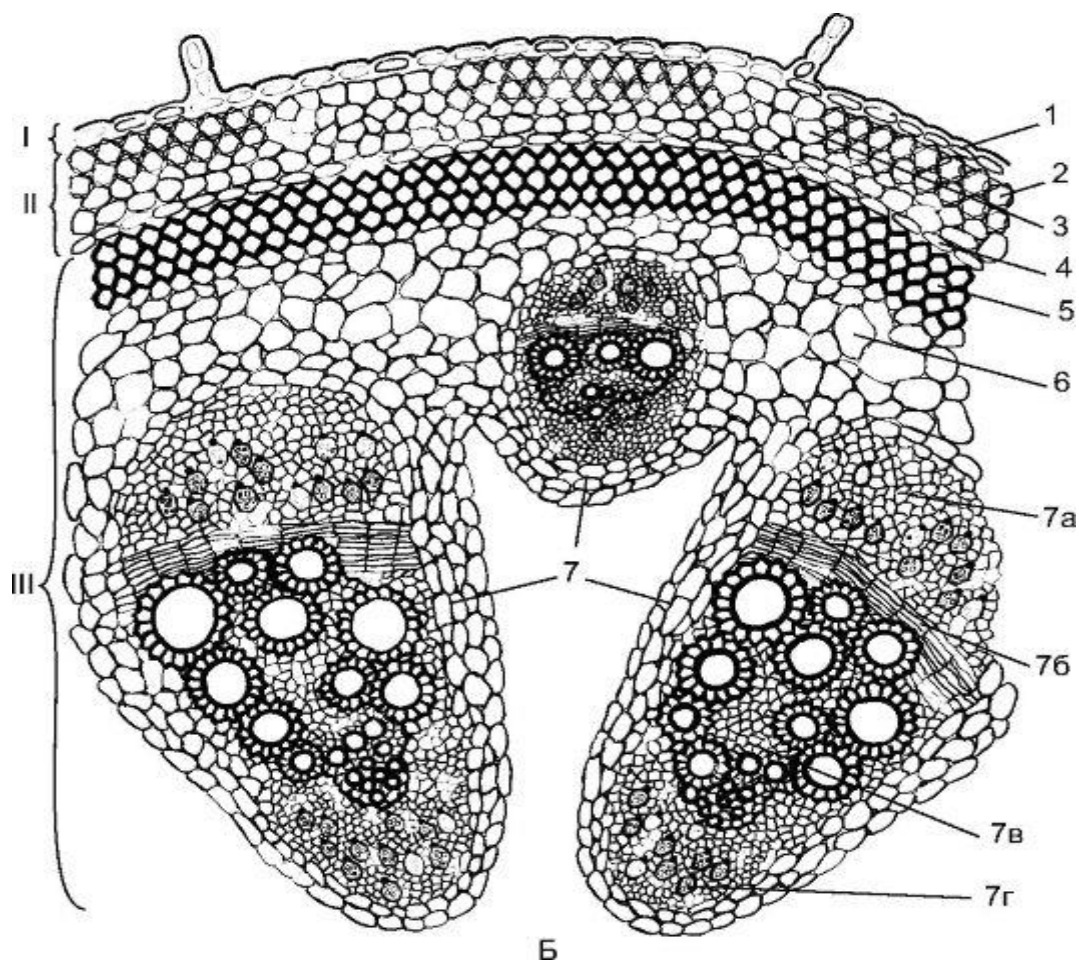


Рис. 3.24. (продолжение) Б - тыква: I - покровная ткань; II - первичная кора; III - центральный осевой цилиндр; 1 - эпидерма; 2 - уголко́вая колленхима; 3 - хлоренхима; 4 - эндодерма; 5 - склеренхима; 6 - основная паренхима; 7 - биколлатеральный сосудисто-волокнистый пучок: 7а - флоэма; 7б - камбий; 7в - ксилема; 7г - внутренняя флоэма

Также для стеблей двудольных растений характерна дифференциация *первичной коры*, в состав которой входят: колленхима (уголковая (рис. 18, см. цв. вкл.) или пластинчатая), хлорофиллоносная паренхима и внутренний слой - эндодерма. В эндодерме накапливается крахмал; такое *крахмалоносное влагалище* играет важную роль в геотропической реакции стеблей. На границе первичной коры в центральном осевом цилиндре располагается *перициклическая склеренхима* - сплошным кольцом или участками в виде полудуг над флоэмой. Сердцевина стебля выражена и представлена паренхимой. Иногда часть сердцевины разрушается с образованием полости (см. рис. 3.24).

*Непучковое строение* характерно для древесных растений (липа) (рис. 19, см. цв. вкл.) и многих трав (лен). 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 которыми закладывается кольцо камбия. Клетки камбия делятся (параллельно поверхности органа) и наружу откладывают кольцо вторичной флоэмы, а внутрь - кольцо вторичной ксилемы в соотношении 1:20. Непучковое строение рассмотрим на примере многолетнего древесного стебля липы (рис. 3.25).

Молодой побег липы, образовавшийся весной из почки, покрыт эпидермой. Все ткани, лежащие до камбия, называют корой. Кора бывает первичная и вторичная. *Первичная кора* представлена пластинчатой колленхимой, располагающейся сразу под эпидермой сплошным кольцом, хлорофиллоносной паренхимой и однорядным



крахмалоносным влагалищем. В этом слое находятся зерна «оберегаемого» крахмала, которые растение не расходует. Считается, что этот крахмал участвует в поддержании растением равновесия.

Центральный осевой цилиндр у липы начинается с перициклической 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 заготавливают, снимая до камбия, особенно легко это делать весной, когда клетки камбия активно делятся. Раньше кору липы (лыко) использовали для плетения лаптей, изготовления коробов, мочалок и др.

Трапецевидная флоэма разделена треугольными первичными сердцевинными лучами, пронизывающими древесину до сердцевины. Состав флоэмы у липы неоднороден. В ней имеются составляющие твердый луб одревесневшие лубяные волокна, а мягкий луб представлен ситовидными трубками с клетками-спутницами и лубяной паренхимой. Луб теряет способность проводить органические вещества обычно через год и обновляется новыми слоями за счет деятельности камбия.

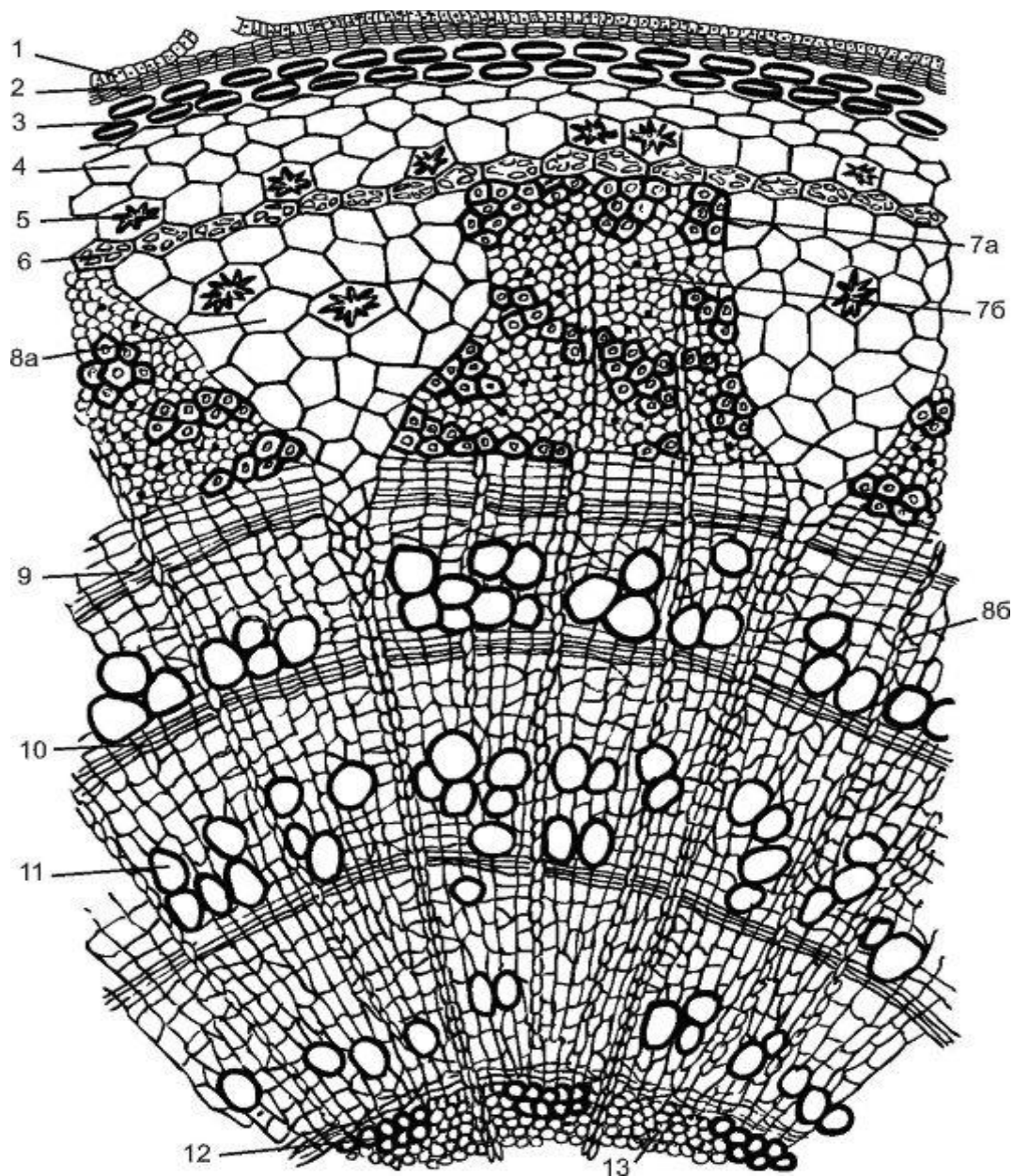


Рис. 3.25. Поперечный разрез трехлетней ветви липы: 1 - остатки эпидермы; 2 - пробка; 3 - пластинчатая колленхима; 4 - хлоренхима; 5 - друзы; 6 - эндодерма; 7 - флоэма;

7а - твердый луб, (лубяные волокна); 7б - мягкий луб - (ситовидные трубки 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

Камбий образует и вторичные сердцевинные лучи, но они не доходят до сердцевины, теряясь во вторичной древесине. Серцевинные 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. Отмершие же клетки древесины не участвуют в проведении веществ, но способны поддерживать колоссальную тяжесть кроны растения.

Состав древесины неоднороден, в нее входят: *трахеиды* (рис. 20, см. цв. вкл.), *трахеи*, *древесинная паренхима* и *либриформ*. Древесина характеризуется наличием *годовых колец*. 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 годичный прирост, или годичное кольцо (от одной весны до другой), хорошо различимое на поперечном срезе. По годичным кольцам можно определить возраст растения (см. рис. 3.25).

*Особенности строения стебля двудольных:*

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

*Особенности строения корневищ двудольных.* Покровной тканью корневищ двудольных может быть эпидерма, а у многолетних корневищ эпидерма сменяется перидермой. Первичная кора представлена запасающей паренхимой и эндодермой с пятнами Каспари. Причем ширина первичной коры приближается к ширине центрального цилиндра. Строение центрального осевого цилиндра, сосудисто-волокнистых пучков и их расположение в нем имеют те же особенности, что и для надземных стеблей.

## 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. Лист имеет одну плоскость симметрии и характерную плоскую форму.

Зачаток листа увеличивается в длину за счет роста верхушки, в ширину - за счет краевого роста. У семенных растений верхушечный рост быстро прекращается. После разворачивания почки происходят многократное деление всех клеток листа (у двудольных) и увеличение их размеров. После дифференциации клеток меристемы в постоянные ткани лист нарастает за счет интеркалярной меристемы основания листа. У большинства растений деятельность этой меристемы быстро заканчивается, и лишь у немногих (таких, как клivia, 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.

Первыми листьями семенных растений являются семядоли зародыша. Следующие (настоящие) листья формируются в виде меристематических бугорков - *примордиев*, возникающих из верхушечной меристемы побега.

*Основными функциями листа* являются фотосинтез, транспирация и газообмен.

*Основные части листа* (рис. 3.26):

- листовая пластинка;

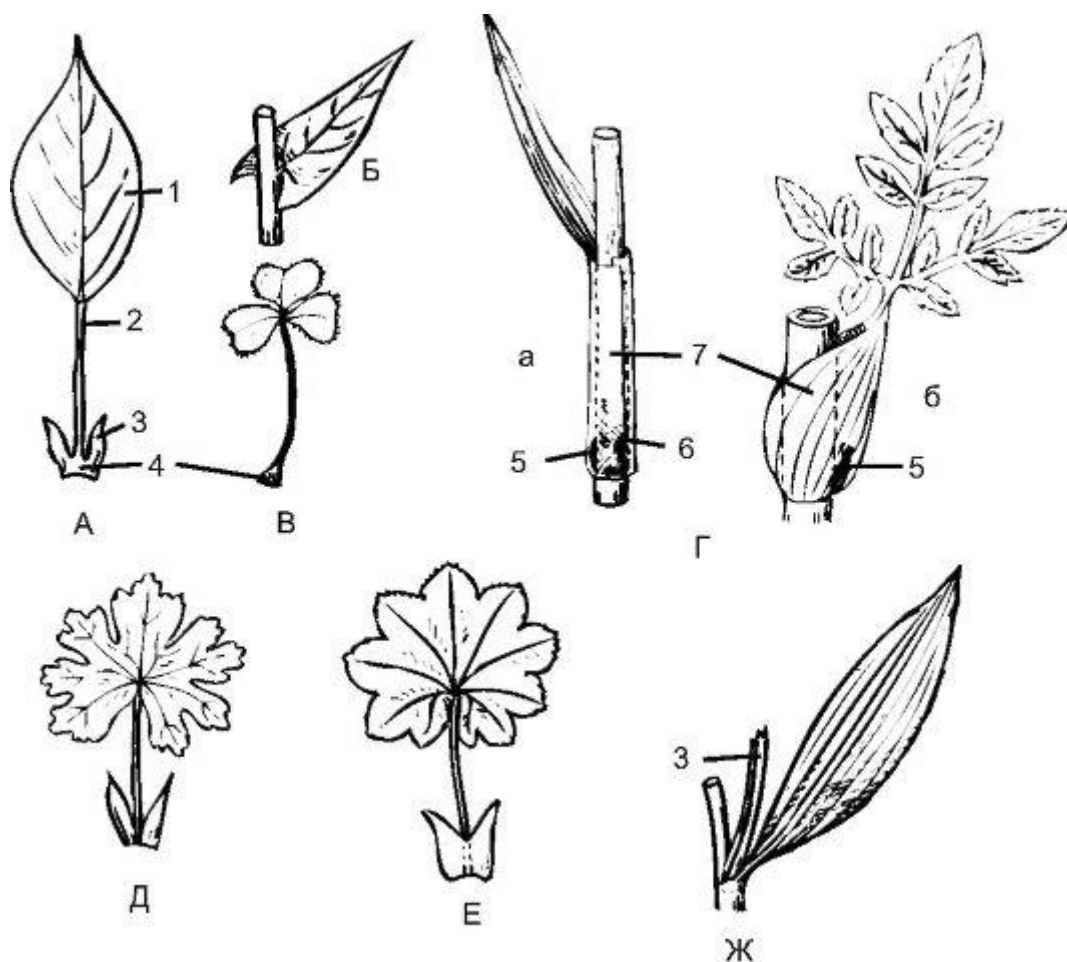


Рис. 3.26. Части листа (схема): А - черешковый; Б - сидячий; В - с подушечкой в основании; Г (а и б) - с влагалищем; Д - со свободными прилистниками; Е - с приросшими прилистниками; Ж - с пазушными прилистниками; 1 - пластинка; 2 - черешок; 3 - прилистники; 4 - основание; 5 - пазушная почка; 6 - интеркалярная меристема; 7 - влагалище

- черешок;
- основание листа;



- прилистники - выросты из основания листа.

*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 за счет: различной длины и изогнутости черешка; различной величины и формы листовой пластинки; вследствие светочувствительности листьев. Если черешок отсутствует, лист называется сидячим; тогда он прикрепляется к стеблю основанием листовой пластинки.

*Основание* - это базальная часть листа, сочлененная со стеблем. Если основание листа разрастается, образуется листовое *влагалище* (семейства Злаковые, Лилейные, Зонтичные). Влагалище защищает пазушные почки и основания междоузлий.

*Прилистники* - парные боковые выросты основания листа. Они прикрывают боковые почки и предохраняют их от различных повреждений. В почке прилистники обязательно закладываются вместе с листьями, однако у многих растений быстро опадают или пребывают в зачаточном состоянии. Если прилистники сростаются, образуется *раструб* (например, в семействе гречишные).

#### 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 жилок отходят боковые жилки 1-го, 2-го и т.д. порядка. Между собой жилки могут соединяться сетью мелких жилочанастомозов.

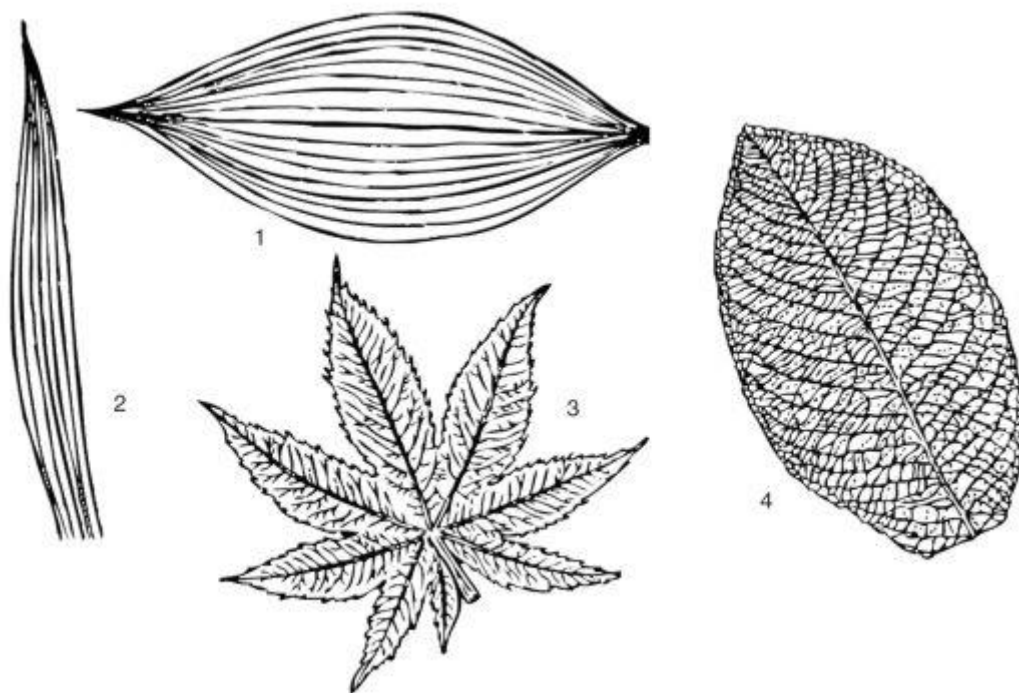


Рис. 3.27. Типы жилкования: 1 - дуговое; 2 - параллельное; 3 - пальчатое; 4 - перистое

*Дуговое* и *параллельное* жилкование чаще встречается 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 входит несколько главных жилок 1-го порядка (в виде пальцев руки). От главных жилок отходят жилки последующих порядков (у двудольных растений - например, клена татарского).

*Перистое жилкование* - выражена центральная жилка, идущая от черешка и сильно ветвящаяся в листовой пластинке в виде пера (характерно для двудольных растений - например, листа черемухи обыкновенной) (рис. 3.27).

#### Классификация листьев

Лист, состоящий из одной листовой пластинки, называется простым. Такие листья опадают в месте сочленения стебля с черешком у деревьев и кустарников, где возникает разделительный слой. Лист называется *сложным*, если на общей оси, называемой *рахисом* (от греч. *rhachis* - хребет), располагаются несколько листовых пластинок (листочков), имеющих свои черешочки. При листопаде у сложного листа сначала опадают листочки, а затем рахис (семейства Бобовые, Розоцветные).

Простые листья подразделяются на листья с цельной и расчлененной листовой пластинкой.

Простые листья с цельной листовой пластинкой характеризуются рядом признаков (рис. 3.28):

- а) формой листовой пластинки (округлая, яйцевидная, продолговатая и т.д.);
- б) формой основания листа (сердцевидное, копьевидное, стреловидное и т.д.);
- в) формой края листовой пластинки (зубчатый, пильчатый, выямчатый и т.д.).

Простые листья с расчлененной листовой пластинкой в зависимости от жилкования (пальчатое или перистое) и степени глубины расчленения подразделяют на:

- а) пальчатолопастные, или перистолопастные - если расчленение листовой пластинки доходит до  $\frac{1}{3}$  ширины пластинки или полупластинки;
- б) пальчатораздельные, или перистораздельные - если расчленение листовой пластинки доходит до  $\frac{1}{2}$  ширины пластинки или полупластинки;
- в) пальчаторассеченные, или перисторассеченные - если степень расчленения листовой пластинки доходит до ее основания или центральной жилки (рис. 3.29).

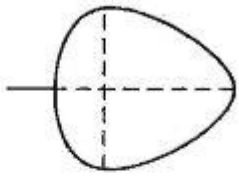
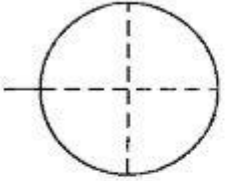
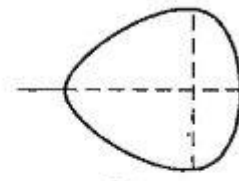


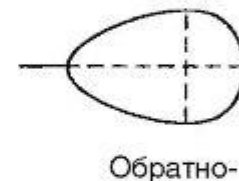




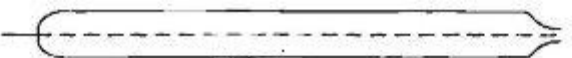
	Наибольшая ширина листовой пластинки		
	Ближе к основанию листа	Посередине листа	Ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или несколько превышает ее	 Широко-яйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1,5–2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратно-яйцевидный
Длина превышает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

Рис. 3.28. Простые листья с цельной листовой пластинкой

Сложные листья бывают тройчато-сложные, состоящие из 3 листочков (земляника), и пальчато-сложные, состоящие из множества листочков (каштан). У этих типов сложных листьев все листочки прикрепляются к верхушке рахиса.

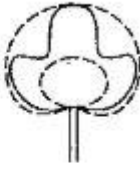
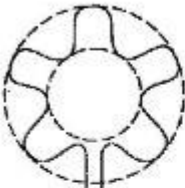
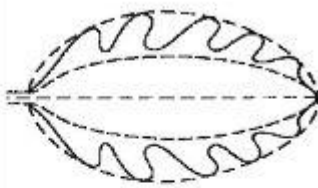

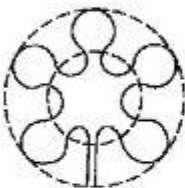
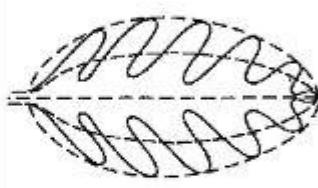


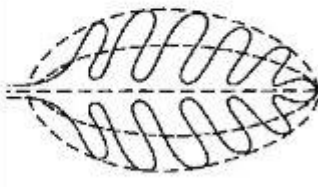

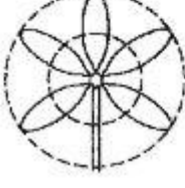
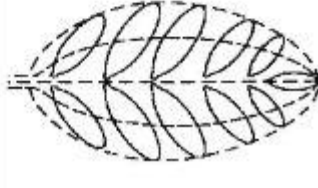
		Тройчато- расчленен- ный	Пальчато- расчленен- ный	Перисто- расчлененный
Простые листья	Лопастной (разделен ме- нее чем до половины ширины полупластика)			
	Разделенный (глубже поло- вины ширины полупластика)			
	Расчетный (до основа- ния)			
Сложные листья на че- решиках с сочле- нениями				

Рис. 3.29. Сложные и простые листья с расчлененной листовой пластинкой

Кроме того, есть сложные листья, листочки которых располагаются по всей длине рахиса. Среди них различают парноперистосложные, если они заканчиваются на верхушке листовой пластины парой листочков (горох посевной), и непарноперистосложные (рябина обыкновенная), заканчивающиеся одним листочком (см. рис. 3.25).

#### Анатомическое строение листовой пластинки

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

матического слоя зачатка листа, дифференцируются в проводящие пучки.

По анатомическому строению выделяют *дорсовентральные, изолатеральные и радиальные листья*.

При равномерном освещении листа с обеих 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 листа гладиолуса, нарцисса, ириса; рис. 21, см. цв. вкл.).

У большинства растений вследствие неравномерного освещения листа с верхней и нижней стороны на верхней стороне листовой пластинки происходит развитие столбчатой хлоренхимы, а на нижней - губчатой. Такая структура называется *дорсовентральной*, т.е. ярко выраженной дорсальной и вентральной сторона (свекла сахарная).

У хвой сосны ассимиляционная часть листа представлена складчатой хлоренхимой, расположенной вокруг центрального осевого цилиндра. Структура таких листьев называется *радиальной*.

Рассмотрим анатомическое строение листа дорсовентральной структуры (рис. 3.30 и 3.31).

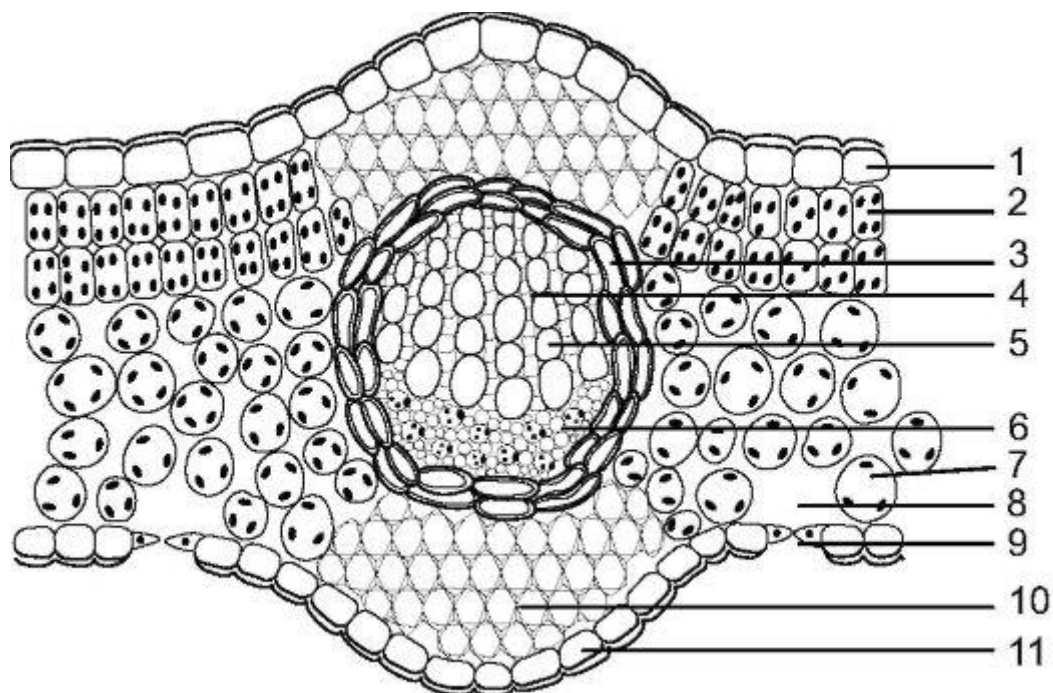


Рис. 3.30. Схема строения дорсовентрального листа: 1 - верхняя эпидерма; 2 - столбчатая хлоренхима; 3 - склеренхима; 4 - сердцевинные лучи ксилемы; 5 - сосуды ксилемы; 6 - флоэма; 7 - губчатая хлоренхима; 8 - воздухоносная полость; 9 - устьице; 10 - колленхима; 11 - нижняя эпидерма

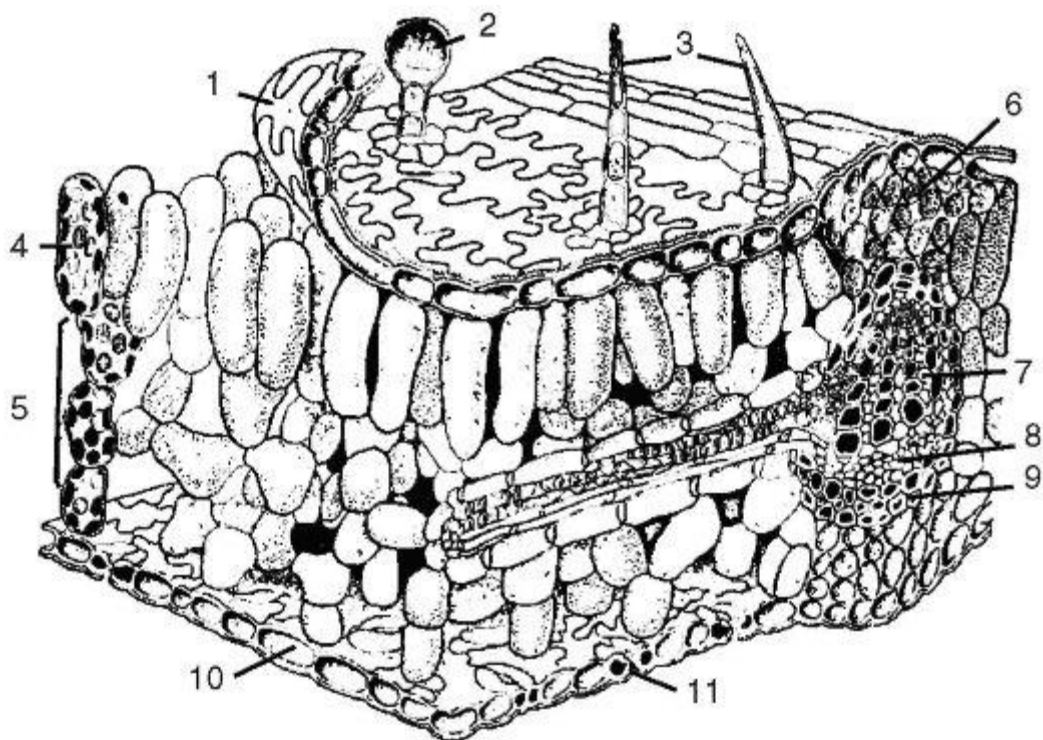


Рис. 3.31. Полусхематическое объемное изображение части листовой пластинки:

1 - верхняя эпидерма; 2 - железистый волосок; 3 - кроющий волосок; 4 - палисадный (столбчатый) мезофилл; 5 - губчатый мезофилл; 6 - колленхима; 7 - ксилема; 8 - флоэма; 9 - обкладочная склеренхима пучка; 10 - нижняя эпидерма; 11 - устьице

Сверху и снизу лист покрыт живой однослойной *эпидермой*. Причем верхняя по сравнению с нижней эпидермой представлена более крупными клетками и покрыта кутикулой. Часто верхняя эпидерма пропитывается воском, что усиливает защитную функцию листа от потери воды. Эти клетки плотно сомкнуты, чему способствуют их извилистые очертания. Клетки эпидермы играют роль в образовании трихом. *Трихомы* могут быть различной формы: одноклеточные, многоклеточные ветвистые, щетинки, звездчатые (см. раздел «Покровные ткани»). В клетках трихом протопласт отмирает, содержимое заполняется воздухом; основная их функция - защитная (от потери воды, перегрева, поедания животными).

В эпидерме располагаются устьица. Чаще они встречаются в нижней эпидерме, но могут быть и с обеих сторон, а у водных растений с плавающими листьями только на верхней эпидерме. Если у двудольных растений устьица расположены достаточно свободно по всей эпидерме, то у однодольных с вытянутыми 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 размещается *столбчатый мезофилл* (столбчатая хлоренхима). Клетки его - цилиндрической формы, узкая их сторона примыкает к эпидерме. Это высокоспециализированная ткань для выполнения фотосинтеза.

Прямоугольная (цилиндрическая) форма клеток обеспечивает сохранность хлорофилла, содержащегося в хлоропластах. Находясь большую часть времени на вытянутых радиальных стенках, чечевицеобразные хлоропласты не подвергаются воздействию прямых солнечных лучей. Последние скользят вдоль них, равномерно освещая хлоропласты и не разрушая при этом хлорофилл. Все это способствует активному протеканию фотосинтеза.

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

Крупные жилки листа представлены полным сосудисто-волокнистым пучком, а мелкие - неполным. Вверху полного сосудисто-волокнистого пучка располагаются ксилема, а под ней флоэма. Как правило, это закрытые пучки, но у некоторых двудольных видны следы деятельности камбия, которая прекращается рано.

У двудольных также вокруг пучка кольцом лежит склеренхима, оберегающая пучок от давления разрастающихся клеток мезофилла листа. Над пучком и под ним располагается уголковая, реже - 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.

*Своеобразное строение имеют листья хвойных растений*; рассмотрим это строение на примере хвои сосны (рис. 3.32).

Клетки эпидермы толстостенные, одревесневшие, почти квадратной формы, покрыты толстым слоем кутикулы. Под эпидермой располагается гиподерма в один слой, а по углам - несколькими слоями. Клетки гиподермы со временем одревесневают и выполняют водозапасающую и механическую функции. С обеих сторон листа имеются устьица, под которыми лежат большие воздухоносные полости. Под гиподермой находится мезофилл, представленный клетками, имеющими внутренние складки,

увеличивающие их ассимилирующую поверхность. В складчатой хлоренхиме проходят смоляные ходы.

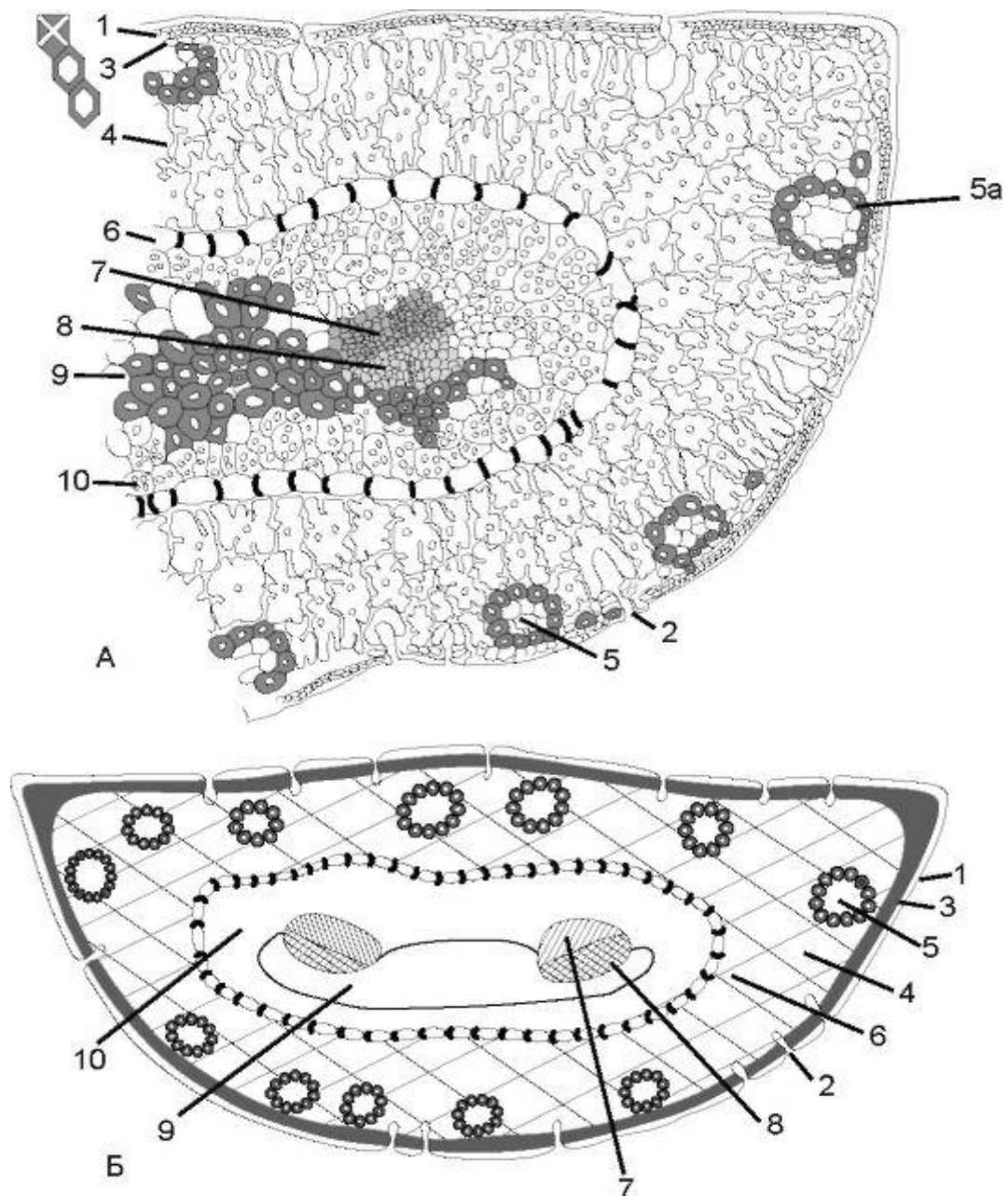


Рис. 3.32. Лист (хвоя) сосны в поперечном разрезе (А) и схематическое изображение (Б):

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)

Центральный осевой цилиндр отделяется от складчатой хлоренхимы эндодермой с пятнами Каспари. Проводящая система представлена 2 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, а по мертвым клеткам - вода из ксилемы к хлоренхиме.

## Листопад

Листопад - это биологическое явление, обусловленное жизнедеятельностью растения. Лист, достигший предельных размеров, довольно быстро начинает стареть и отмирать. При старении листа в нем замедляются жизненно важные процессы: дыхание, фотосинтез. Начинают преобладать процессы распада, а не синтеза, и из листа начинают оттекать органические вещества (углеводы, аминокислоты). Лист опустошается 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 низкая температура, солнечная погода, 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 остается на стебле, у деревьев и кустарников старые листья опадают - таким образом растения реагируют на уменьшающийся световой день, 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. На этом месте остается *листовой рубец*; он покрыт пробкой, которая защищает ткани стебля в месте, где крепился лист. Опадание листьев может происходить и летом - для предотвращения растением физиологической засухи, так как оставшиеся листья испаряли бы воду, которая не может в это время в достаточном количестве поступить в корни.

Кроме *листопадных* растений есть *вечнозеленые*, которые в течение всего года имеют зеленые листья, но они также после истечения жизненного срока (несколько лет) опадают.

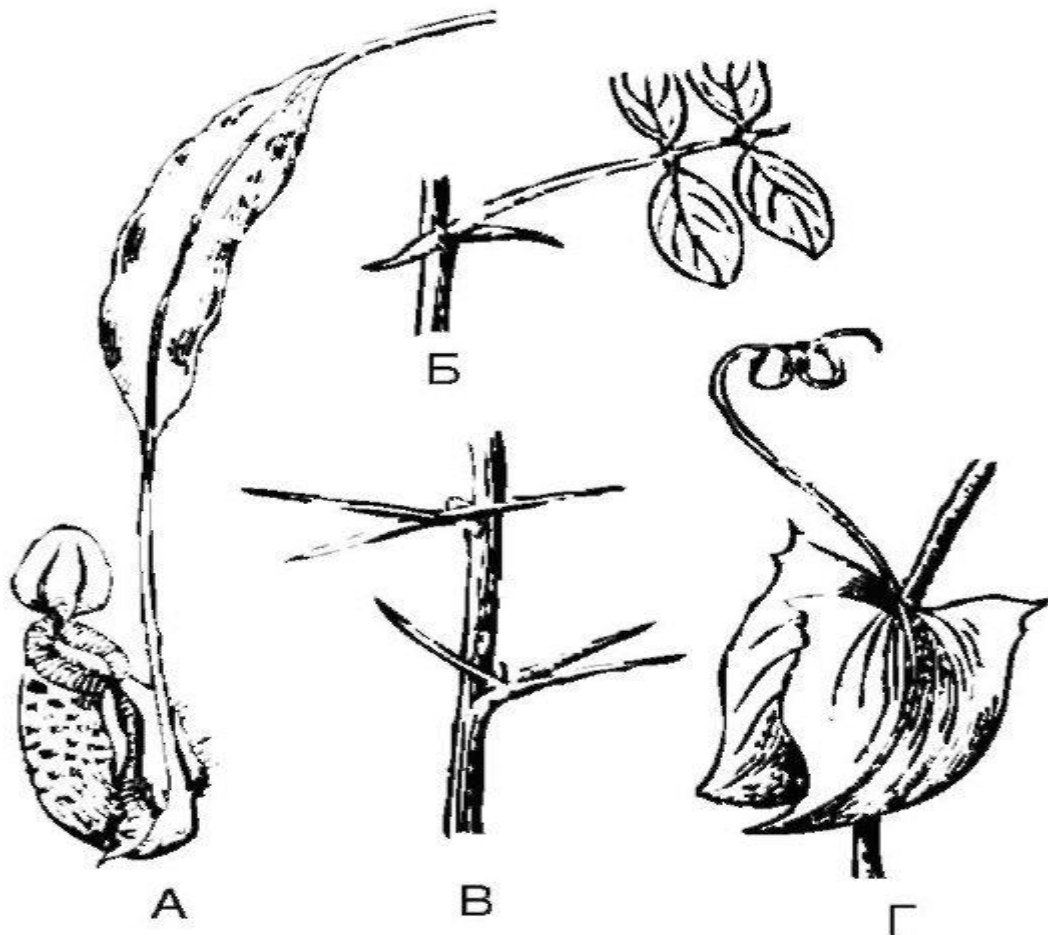




Рис. 3.33. Гомологичные органы листового происхождения: А - ловчий аппарат непентеса; Б - колючки акации белой; В - колючки барбариса; Г - усик чины

#### Метаморфозы листа

*Усики.* У многих лазающих растений (таких, как диоскорея, настурция) часть листа или весь лист превращаются в усики. У многих представителей Бобовых (горох посевной, чечевица) усиками становятся верхняя часть рахиса и несколько пар листочков.

*Колючки* - это приспособления, уменьшающие испарение влаги и защищающие от поедания животными. Лист может полностью преобразоваться в колючку (например, у кактусов). У некоторых растений (акаций, робинии, молочаи) колючки образуются из прилистников, после опадания листьев.

*Филлодий* - это метаморфоз черешка (у некоторых видов чин Кавказа) или основания листа в образование, похожее на плоский лист. Филлодии выполняют функцию фотосинтеза и характерны для растений, обитающих в засушливом климате.

*Ловчие аппараты* насекомоядных растений - это видоизмененные листья. Эти растения автотрофные, но наряду с этим они способны переваривать животных и добывать готовые органические вещества. Например, росянка, обитающая на торфяных болотах, имеет ловчий аппарат в виде пурпурной ножки - вырост пластинки листа и овальной головки - желёзки, выделяющей секрет с кислотой и ферментом, схожим с пепсином (рис. 3.33).

## ГЛАВА IV ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

### ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦВЕТКА

Древнейшие ископаемые цветки достоверно известны, начиная с середины мелового периода. Относительно происхождения обоеполого цветка существуют различные гипотезы. Наиболее распространена и хорошо обоснована *стробильная* (от греч. *strobilos* - шишка хвойная) гипотеза, согласно которой цветок - это метаморфизированный укороченный спороносный побег, первоначально напоминавший обоеполую шишку вымерших голосеменных. Мегаспорофиллы в процессе метаморфоза превратились в плодолистики, а микроспорофиллы - в тычинки. Многие исследователи связывают эти видоизменения с приспособлением покрытосеменных к насекомопылению (энтомофилии).

### 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 непосредственно на семязачаток, а при последующем половом процессе семязачатки у цветковых развиваются в семена внутри завязи.

По месторасположению цветок может быть верхушечным или боковым, т.е. выходит из пазухи прицветного листа (прицветника). Цветок состоит из стеблевой (цветоножка, цветоложе), *листовой* (чашелистики, лепестки) и *генеративной* (тычинки, пестики) частей. Цветок прикрепляется к стеблю посредством *цветоножки*. Если цветоножка укорочена или отсутствует, цветок называется *сидячим*. Верхняя расширенная часть цветоножки, к которой прикрепляются все части цветка, называется *цветоложем*. Форма его бывает различной: *плоское* цветоложе

(пион), *выпуклое* полушаровидное (лютик, ветреница), *удлиненное коническое* (магнолия, горицвет, малина, земляника, гравилат), *вогнутое* (миндаль) (рис. 4.1.). У некоторых растений в результате срастания цветоложа и нижних частей покрыва и тычинок образуется *гипантий*. Его форма может быть блюдцевидной (смородина альпийская); шаровидной (роза морщинистая), кувшинчатой (роза коричная), бокаловидной (мушмула японская, таволга дубровколистная), воронковидной (вишня мелкоплодная). Гипантий иногда участвует в образовании плода (шиповник) и характерен для представителей семейства Розовые.

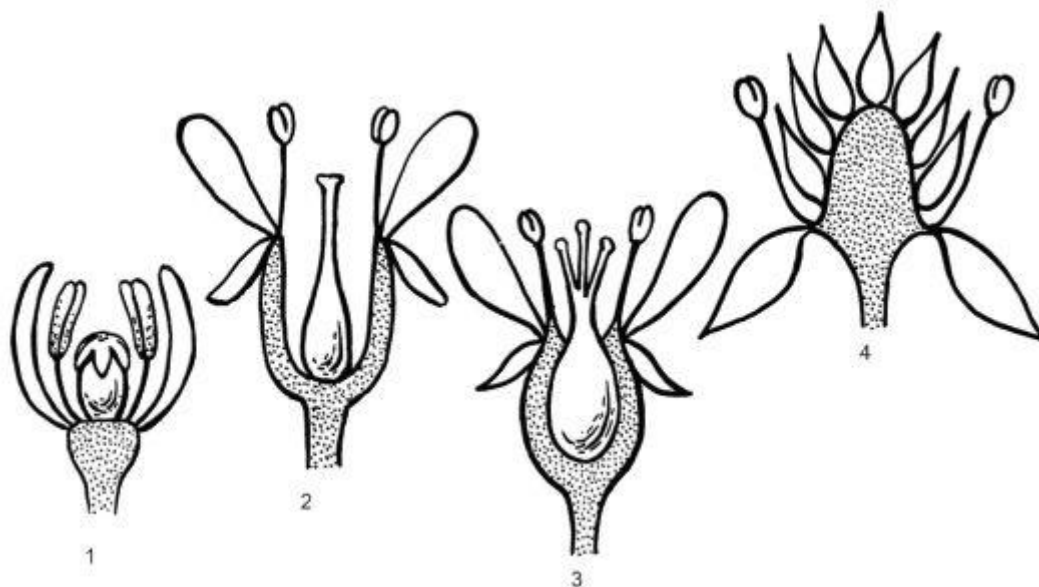


Рис. 4.1. Формы цветоложа и различное положение завязи в цветке: 1 - плоское; 2 - вогнутое; 3 - стенки завязи срастаются со стенками вогнутого цветоложа; 4 - выпуклое; 1, 2, 4 - верхнее положение завязи в цветке; 3 - нижнее положение завязи в цветке

Одни части цветка считаются *стерильными* - это чашелистики, лепестки, а другие *репродуктивными* - это 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 (более 70%) свойственны обоеполые цветки. Но цветки могут быть *однополыми* - содержать только тычинки или только пестик. У *однодомных растений* однополые цветки могут находиться на одном экземпляре (кукуруза, дуб, огурец), у *двудомных* (крапива двудомная, тополь, осина) тычиночные или пестичные цветки - на разных экземплярах.

#### Околоцветник

Околоцветник - стерильная часть цветка, является его покрывом, защищающим более нежные части - тычинки и пестики. Околоцветник бывает *двойным*, тогда он состоит из чашечки (Ca - *calyx*) и венчика (Co - *corolla*), и *простым* (P - *perigonium*), тогда он может быть чашечковидным или венчиковидным, состоящим и в том, и в другом случае из листочков простого околоцветника (рис. 4. 2).

*Чашечка* образует наружный круг околоцветника и состоит из совокупности чашелистиков, стоящих в формуле цветка на первом месте. Чашелистики возникли в процессе эволюции из верховых листьев эпидермы. Они покрыты эпидермой с кутином, для которой характерно наличие устьиц и трихом. Чашечка может быть *раздельнолистной*, состоящая из свободных чашелистиков (лютик, вишня), *иссростнолистной* - из сросшихся между собой на большем или меньшем протяжении чашелистиков (картофель,

наперстянка, горох). В сростнолистной чашечке выделяют трубку чашечки с зубцами, лопастями и долями - в зависимости от степени срастания чашелистиков. Если любые части цветка срастаются, то в формуле цветка количество срастающихся элементов берется в скобки. Чашечка называется дву- губой, если она расчленена на 2 неравные части, каждая из которых именуется губой (шалфей, шлемник). Иногда чашечка имеет 2 круга чашелистиков (земляника, лапчатка), в этом случае наружный круг называется *подчашием*.

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 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). В некоторых случаях чашечка слабо развита (например, в семействах Зонтичные, Сложноцветные, Валериановые).

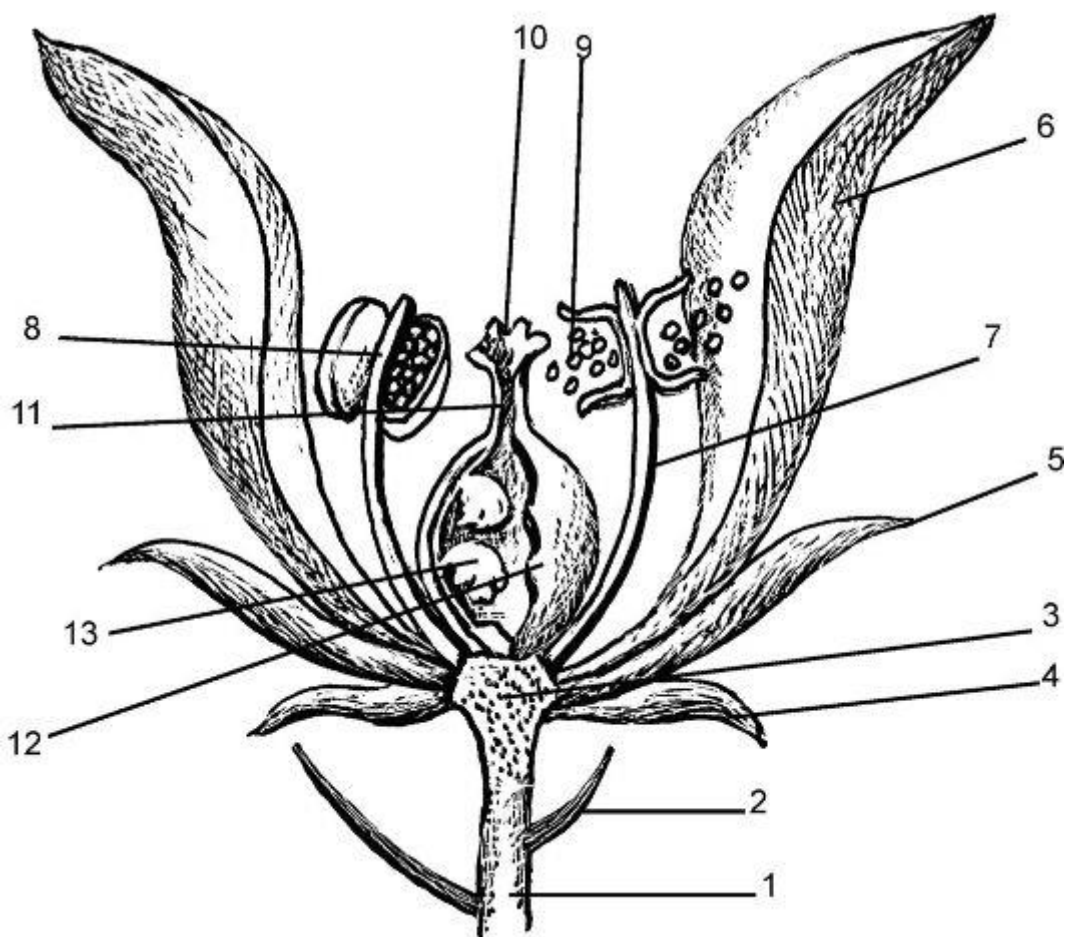


Рис. 4.2. Схема строения цветка: 1 - цветоножка; 2 - прицветник; 3 - цветоложе; 4 - подчашка; 5 - чашечка; 6 - венчик; 7 - тычиночные нити; 8 - пыльник тычинок; 9 - пыльца; 10 - рыльце пестика; 11 - столбик пестика; 12 - завязь пестика; 13 - семязачаток

*Венчик*, состоящий из совокупности *лепестков*, образует следующий круг в цветке за чашечкой и в формуле цветка обозначается *Co*. Венчик может быть *свободнолепестным* и *спайнолепестным*. Обычно он ярко окрашен, что привлекает насекомых-опылителей. Именно венчик создает облик цветка. В процессе эволюции лепестки произошли из потерявших пыльники тычинок. У лепестков могут развиваться различные трихомы, простые и железистые волоски, чешуйки и др.

*Простой околоцветник (Perigonium)* состоит из совокупности однородных листочков. Околоцветник, состоящий из зеленых листочков, называют *чашечковидным* (семейство Злаковые), из окрашенных в любой другой цвет - *венчиковидным* (тюльпан). Он может быть *раздельнолистным* (тюльпан, лук, ветреница) и *срослолистным* (ландыш, купена). Околоцветник может быть редуцирован и представлен в виде щетинок (камыш) или волосков (пушица), а может отсутствовать (ива, тополь). Цветок, лишенный покрова, называется *беспокровным*, или *голым*. Редукция околоцветника, как полагают, связана с приспособлением к ветроопылению. Для насекомоопыляемых растений характерно наличие *нектарников*, содержащих главным образом сахара; они разнообразны по происхождению и форме.

У большинства растений части цветка образуют хорошо заметные круги (циклы). Наиболее распространены 5- и 4-, т.е. пента- и тетрациклические цветки. Число частей цветка в каждом круге может быть различным. В зависимости от этого цветки бывают: 5-членные (пятимерные) - у большинства двудольных; реже - 2- или 4-членные (маковые, капустные); 3-членные (трехмерные) - у большинства однодольных. Иногда число кругов и членов в них увеличивается (у садовых форм). У большинства покрытосеменных все части цветка расположены на цветоносе 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 последних околоцветник имеет циклическое, а тычинки и пестики - спиральное расположение (лютик) или чашечка - спиральное, а остальные части цветка - циклическое (шиповник).

По особенностям симметрии цветки делят на *актиноморфные*, или *правильные*, через которые можно провести много плоскостей симметрии (зонтичные, капустные); их обозначают в формуле цветка как \*; и *зигоморфные* (бобовые, злаковые), через которые можно провести только одну вертикальную плоскость симметрии (↑) (рис. 4.3). Если через цветок нельзя провести ни одной плоскости симметрии, его называют *несимметричным*, или *асимметричным* (валериана лекарственная, канновые).

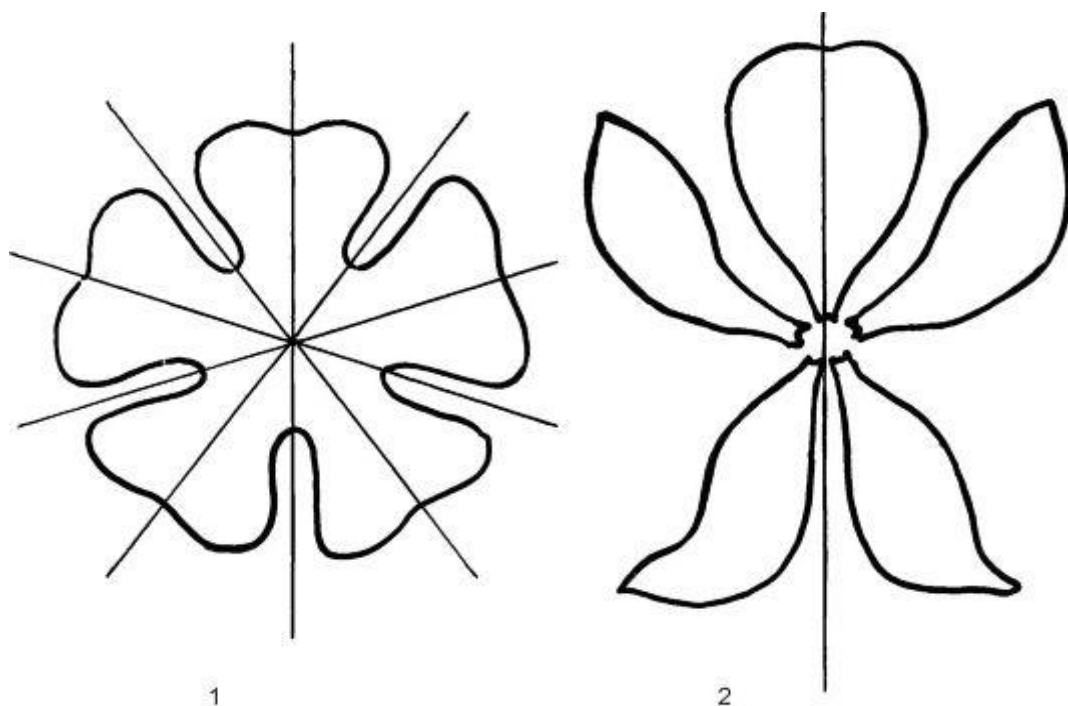


Рис. 4.3. Актиноморфные (1) и зигоморфные (2) цветки

## Андроцей (*Androeceum*)

Совокупность тычинок одного цветка называют андроцеем (А). Они обычно располагаются в 1-2 круга. Как правило, число тычинок постоянно для всего вида. Тычинки могут быть свободными или сросшимися. Различают разные типы андроцея: *однобратственный* - все тычинки в цветке срастаются в одну группу (люпин, камелия); *двубратственный* - тычинки срастаются в 2 группы (у многих бобовых 9 тычинок срастаются, а 1 остается свободной); *многобратственный* - многочисленные тычинки цветка срастаются в несколько групп (зверобой, магнолия); *братственный* - тычинки остаются несросшимися. По длине тычинки бывают *равные*, если они одной длины (тюльпан), *неравные* - разной длины (водосбор олимпийский), *двусильные*, если из 4 тычинок 2 длинные, а 2 короткие (яснотковые); *трехсильные*, если из 6 тычинок 3 более длинные (нарцисс гибридный); *четырёхсильные*, 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 цветоножке, и расширенной части - *пыльника* (рис. 4.4). Пыльник покрыт эпидермой, под которой располагается слой клеток - эндотеций (фиброзный слой), способствующий вскрытию гнезд пыльника. Он состоит из 2 половинок, соединенных связником, т.е. продолжением тычиночной нити. Каждая половинка несет 2 пыльцевидных гнезда, называемые пыльцевыми мешками (микроспорангиями). Гнезда пыльников называют пыльцевыми мешками. В зрелом пыльнике перегородки между гнездами часто не выявляются. Самый внутренний слой, выстилающий полость гнезда, называется *тапетумом*. Содержимое клеток тапетума идет на питание микроспор. Многие ученые считают, что тычинки эволюционно представляют собой редуцированные микроспорофиллы вымерших голосеменных растений.

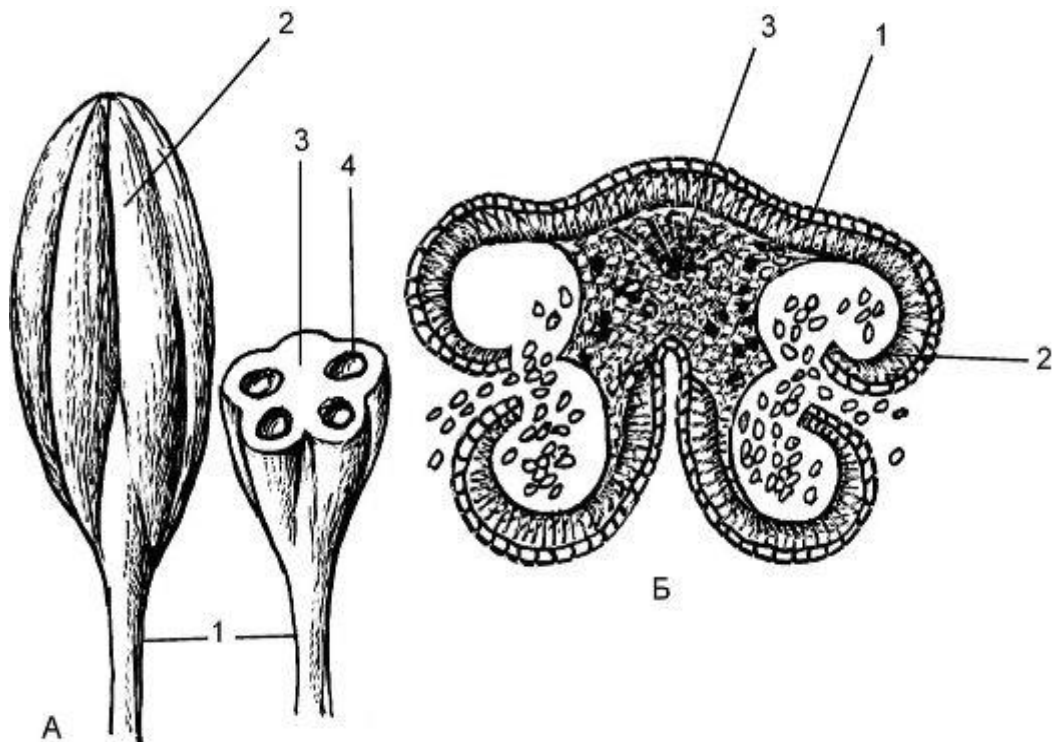


Рис. 4.4. Тычинка и строение пыльника: А - тычинка: 1 - нить тычинки; 2 - пыльник; 3 - связник; 4 - гнезда пыльника; Б - вскрывающийся пыльник: 1 - эпидерма; 2 - фиброзный слой; 3 - проводящий пучок связника

### Гинецей (*Gynoeceum*)

Совокупность плодолистиков одного цветка, образующих один или несколько пестиков, называют *гинецеем* (от греч. *gune* - женщина).

Плодолистики представляют собой мегаспорофиллы, несущие семязачатки.

**Строение пестика.** Пестик возникает из плодолика или плодолистиков вследствие срастания их 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 плодолика, и сложным - из нескольких сросшихся плодолистиков (рис. 4.5).

*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.

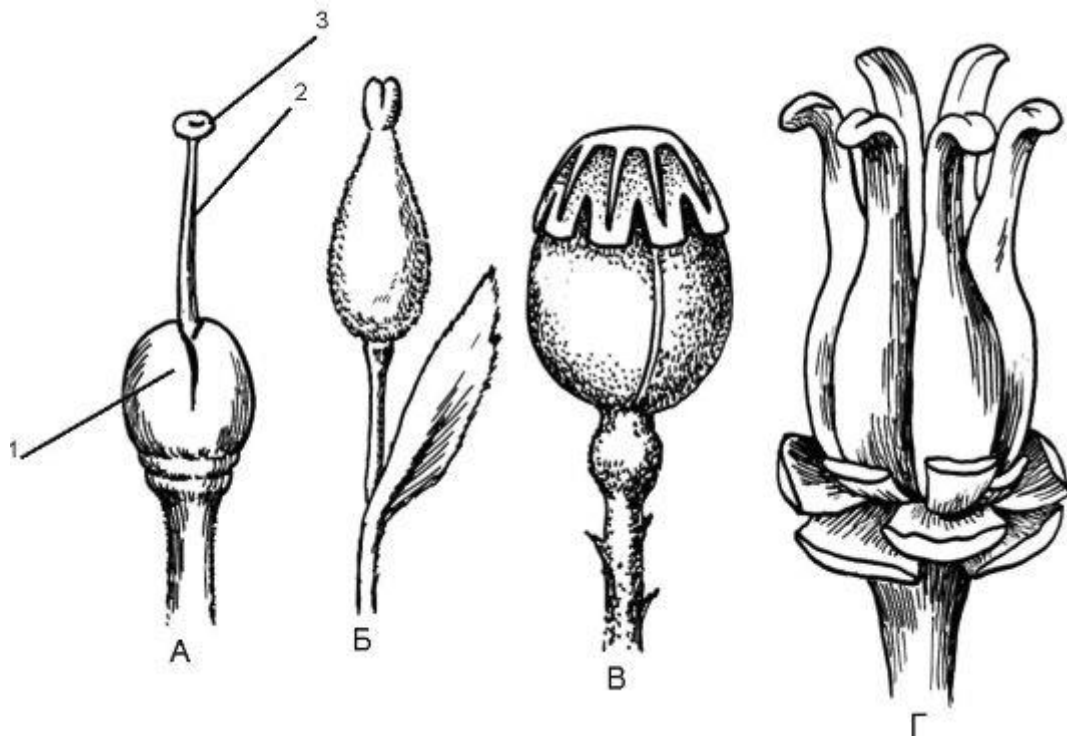


Рис. 4.5. Гинецей:

А-В - ценокарпий (А - махорка, Б - ива, В - мак); Г - апокарпий (сусак); 1 - завязь; 2 - столбик; 3 - рыльце

**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 число пестиков в цветке определяется числом завязей, а не столбиков. О числе плодолистиков, образующих пестик, определяют (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 называется *плацентой*. Семязачатки сообщаются с плацентой с помощью семяножки. Плацента обычно имеет вид вздутия, выступа или выступа, образованного тканями завязи. В зависимости от формы цветоложа различают *положение завязи в цветке* - *нижнее* и *верхнее* (рис. 4.6). Верхняя завязь располагается на цветоложе любой формы (плоское, вогнутое, выпуклое) 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.

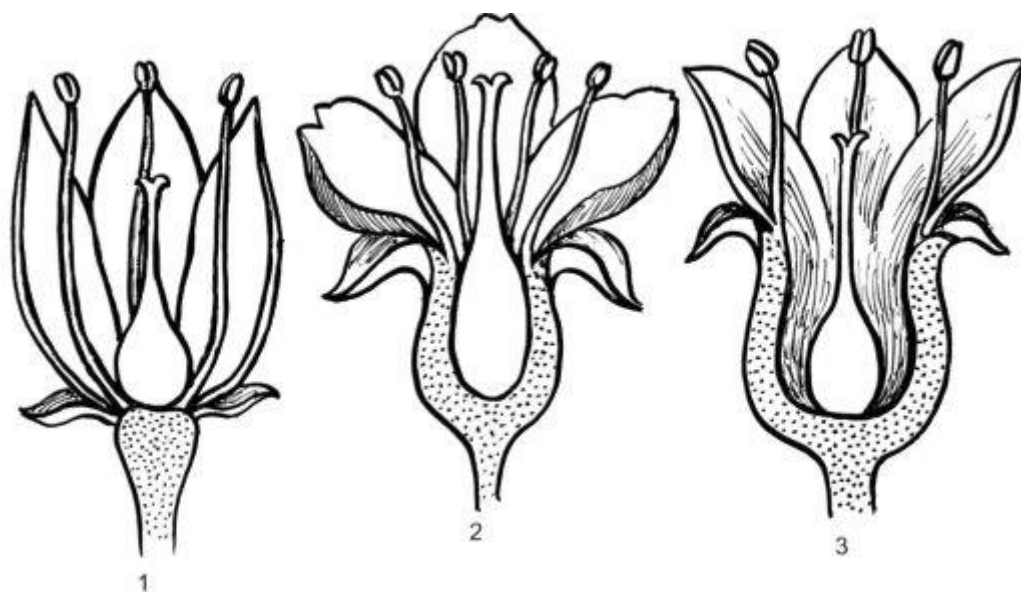


Рис. 4.6. Типы завязи в зависимости от ее положения относительно места прикрепления других частей цветка: 1 - верхняя; 2 - нижняя; 3 - верхняя, окруженная стенками гипантия

*Типы гинецея (G).* Структурная единица гинецея - плодolistик. Если плодolistик образует единственный пестик в цветке, то такой гинецей называется *монокarpным* (бобовые). Края единственного плодolistика свертываются и срастаются, образуя на месте сращения так называемый брюшной шов. На стороне, противоположной брюшному шву, находится средняя жилка плодolistика, образующая спинной шов. В результате формируется одногнездная завязь с семязачатками. Если 2 плодolistика и более образуют множество самостоятельных простых пестиков, такой гинецей называется *апoкарпным* (земляника, малина). Гинецей, формирующийся из нескольких сросшихся плодolistиков, образующих единый пестик, называется *ценокарпным* (яблоня, мак, помидор).

## 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 цветков имеют также условные обозначения: обоеполый (соответствующий значок в формуле обычно опускают), пестичный ♀, тычиночный ♂, актиноморфный \*, зигоморфный ↑.

Число членов каждой части цветка обозначают цифрами (5-лепестный венчик —  $Co_5$ ; 6-членный андроцей —  $A_6$ , а если их число в цветках одного и того же вида непостоянно (обычно больше 12), — значком  $\infty$ ). В случае срастания между собой одноименных членов число заключают в скобки: сросшийся 5-членный венчик —  $Co_{(5)}$ , двубратственный андроцей —  $A_{(9,1)}$ . Если они расположены несколькими кругами, цифры, указывающие на число членов в отдельных кругах, соединяют знаком плюс ( $P_{3+3}$ ). При верхней завязи цветок является подпестичным, поэтому ставят черточку под числом плодolistиков  $G_{(2)}$ , при обозначении нижней завязи (цветок надпестичный) черточку ставят над цифрой —  $G_{(2)}$ . Например, формула цветков яблони —  $*Ca_5Co_5A_\infty G_{(5)}$ , шиповника —  $*Ca_5Co_5A_\infty G_\infty$ , гороха —  $\uparrow Ca_{(5)}Co_{(1,2,1)}A_{(9),1}G_1$ , цветка картофеля —  $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$ .

При простом околоцветнике знаки чашечки и венчика не применяются, и, например, формула цветка тюльпана (простого околоцветника) —  $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ .

Для пространственного изображения всех частей цветка составляют схематическую проекцию 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. 4.7). Части околоцветника на диаграмме обозначаются дугами: чашелистики — с выступом на середине дуги; лепестки — без выступа. Тычинки обозначаются в форме поперечного разреза пыльника, гинецей — в виде поперечного разреза завязи. В случае срастания между собой отдельных членов цветка фигуры, обозначающие их на диаграмме, соединяются дугами.



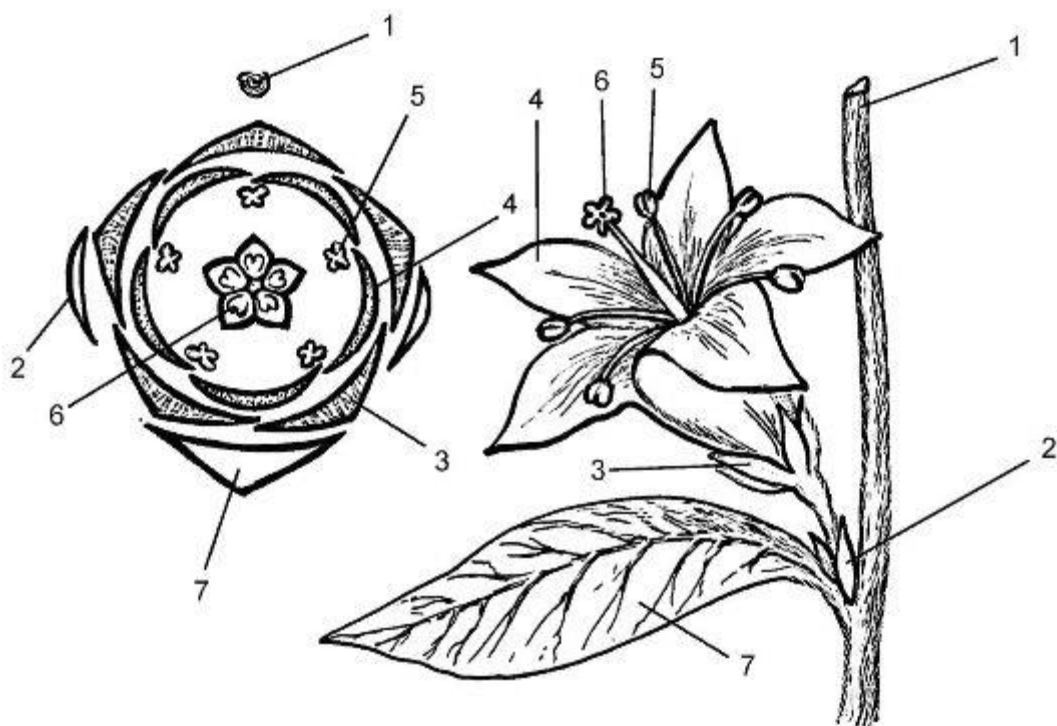


Рис. 4.7. Построение диаграммы цветка: 1 - ось соцветия; 2 - прицветник; 3 - чашелистик; 4 - лепесток; 5 - тычинка; 6 - гинецей; 7 - кроющий лист

## СЕМЯЗАЧАТОК

Семязачатки - это небольшие образования, располагающиеся в завязи пестика и развивающиеся в семя. Семязачаток формируется из меристематического бугорка, возникающего на плодолистике. Место прикрепления семязачатка к плодолистiku называется *пла- центой*. Число семязачатков может колебаться от одного (пшеница, вишня, подсолнечник) до нескольких тысяч (мак) и миллионов (у орхидных).

Развившийся семязачаток имеет семяножку, посредством которой он прикрепляется к плаценте; центральную часть - *нуцеллус* (гомолог мегаспорангия); 1 или 2 *интегумента* (покрова) семязачатка, которые на верхушке не срастаются и образуют *микропиле*, или пылецевход; противоположную микропиле базальную часть семязачатка - *халазу*, где нуцеллус и интегументы сливаются. В семязачатке происходят следующие процессы: *мегаспорогенез* - формирование мегаспор; *мегагаметогенез* - формирование женского гаметофита и *оплодотворение*.

### Микроспорогенез и микрогаметогенез

Микроспорангиями являются гнезда пыльников. Процесс образования микроспор в микроспорангиях называется *микроспорогенезом*. Клетки спорогенной ткани, в гнездах пыльников, в результате митотических делений формируют материнские клетки микроспор (микроспороциты). Из каждого диплоидного микроспороцита в результате мейоза образуются 4 гаплоидные *микроспоры*. Сформировавшаяся микроспора имеет оболочку и единственное гаплоидное ядро. Такая микроспора дает начало пыльцевому зерну. Процесс образования из микроспоры мужского гаметофита - *пыльцы* - называется *микрогаметогенезом*.

*Микрогаметогенез*. При делении митозом из микроспоры формируется пыльца, состоящая из 2 новых клеток и покрытая оболочкой - спородермой. Маленькая клетка - *генеративная* (спермагенная), а более крупная - *вегетативная* (клетка пыльцевой

трубки). Таким образом, *пыльца*, или мужской *гаметофит*, формируется из микроспоры внутри пыльника.

Спородерма пыльца имеет 2 слоя - *экзину* и *интину*. Наружная слоистая экзина пропитана очень стойкими углеводами спорополленинами и имеет на поверхности различные выросты. Внутренняя оболочка - интина. Она менее стойка, чем экзина, состоит из целлюлозы и пектина и сохраняет эластичность (рис. 4.8). Особенности строения спородермы и пыльца являются видоспецифичными. После созревания пыльца пыльники лопаются, и пыльца рассеивается.

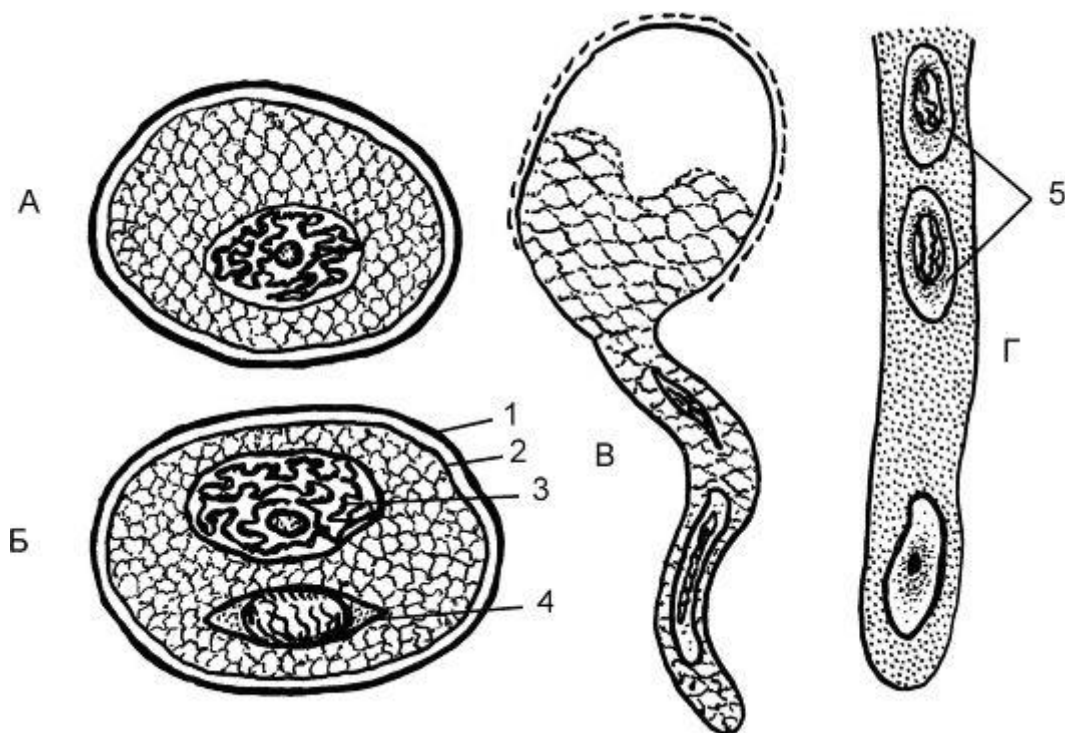


Рис. 4.8. Микроспора и ее прорастание: А - микроспора; Б - пыльцевое зерно; В - формирование пыльцевой трубки; Г - часть пыльцевой трубки; 1 - экзина; 2 - интина; 3 - вегетативная клетка; 4 - репродуктивная клетка; 5 - спермии

Жизнеспособность пыльца может сохраняться от нескольких часов (у ржи - 12 ч) до нескольких лет (у яблони 4,5 года).

#### Мегаспорогенез и мегагаметогенез

Центральной частью семязачатка является 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, располагающиеся, как правило, линейно - от микропиле к халазе. Таким образом, происходит *мегаспорогенез*.

После этого начинается *мегагаметогенез*, т.е. формирование женского гаметофита - *зародышевого мешка*. Из 4 образовавшихся мегаспор 3 дегенерируют и рассасываются, а 1 мегаспора, обращенная ближе к халазе, начинает делиться, и из нее развивается женский гаметофит - зародышевый мешок. При этом ядро мегаспоры претерпевает 3 последовательных митотических деления (эндомитоз), в результате чего образуется 8 моноплоидных ядер. После 1-го деления мегаспоры образуются 2 ядра, которые расходятся к полюсам удлиняющейся мегаспоры. Далее каждое из этих ядер синхронно делится еще 2 раза; в результате у каждого полюса возникают по 4 ядра. На этой 8-ядерной стадии процесс деления ядра женского гаметофита заканчивается. При этом

мегаспора разрастается, оттесняя ткань ну- целлуса к интегументам. От каждой из 2 четверок ядер в центральную часть зародышевого мешка отходит по 1 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. 4.9, 4.10).

У микропилярного полюса гаметофита три клетки формируют яйцевой аппарат, одна из которых, наиболее крупная, называется *яйцеклеткой*, а две другие - вспомогательными *клетками-синергидами*. 3 клетки халазального полюса получили название *антипод*. В централь- ной части зародышевого мешка располагается клетка с диплоидным ядром. Так возникает женский гаметофит, который сильно редуцирован даже по сравнению с гаметофитом голосеменных и полностью лишен архегониев.

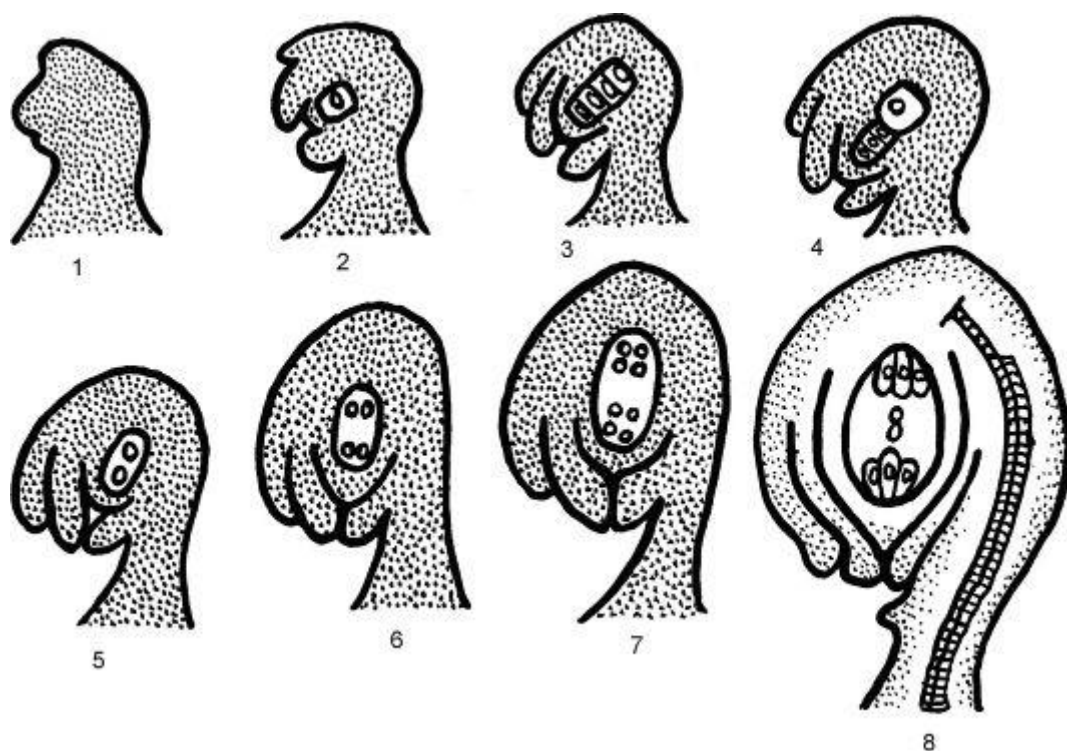


Рис. 4.9. Схема формирования зародышевого мешка: 1-4 - развитие нуцеллуса, обособление и мейоз клетки археспория, отмирание 3 мегаспор; 5-8 - развитие женского гаметофита - зародышевого мешка из оставшейся мегаспоры; 9 - 8-ядерный зародышевый мешок



у гороха) и может вести к расщеплению вида на ряд чистых линий, т.е. делает популяции гомозиготными.

Для эволюционного процесса оптимальным считается сочетание самоопыления и перекрестного опыления, что чаще и происходит в природе. Одна из форм, ограничивающих самоопыление, - дву- домность, т.е. на одних растениях развиваются только мужские (тычиночные) цветки, а на других - женские (пестичные), имеющие только гинецей. Однодомные растения имеют цветки, содержащие и андроцей, и гинецей. Другая форма, ограничивающая самоопыление, - полная и физиологическая несовместимость. Она выражается в подавлении при самоопылении прорастания пыльцы на рыльце пестика той же особи.

Выделяют 2 типа перекрестного опыления - *биотическое* и *абиотическое*. Биотическое опыление осуществляется животными, абиотическое - с помощью неживых факторов внешней среды (ветер, вода у водных растений).

#### Двойное оплодотворение

Пыльца, попав на рыльце пестика, начинает прорастать. Из вегетативной клетки образуется пыльцевая трубка, а из генеративной - 2 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*, располагающимся в центре зародышевого мешка, что приводит к образованию триплоидного ядра. В результате формируется *триплоидная клетка*, развивающаяся в специальную питательную ткань - *эндосперм* ( $3n$ ) (от греч. *endon* - внутри и *sperma* - семя). Таким образом, происходит *двойное оплодотворение*, свойственное только покрытосеменным растениям. Оно впервые описано в 1898 г. выдающимся русским цитологом и эмбриологом С.Г. Навашиным. 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 называется «вторичным», или «белком». Только у покрытосеменных растений зародыш (спорофаза) начинает свое развитие самостоятельно за счет трипло-

идной фазы. У всех предшествующих групп (голосеменные и др.) зародыш развивается за счет гаметофазы.

Таким образом, из составных частей цветка образуются:

- из оплодотворенной яйцеклетки - *зародыш* ( $2n$ );
- из диплоидного ядра - *эндосперм* ( $3n$ );
- из интегументов семязачатка - *семенная кожура семени* ( $2n$ );
- из нуцеллуса - *перисперм семени* ( $2n$ );
- из стенок завязи, часто с участием других элементов цветка (чашечки, цветоложа), - стенка плода (перикарпий). Перикарпий имеет 3 слоя: наружный - *экзокарпий*, средний - *мезокарпий* и внутренний - *эндокарпий*.

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 из половой

(партено- генез) или вегетативной (аногамия) клетки. При этом не происходит обмена генетической информацией, и поэтому все апомиктические особи имеют одинаковую генетическую и соматическую конституцию. Ярким примером растения с апомиктическим образованием семян по типу партеногенеза является одуванчик, отличающийся высокой жизнеспособностью. Нередко, особенно у многолетних корневищных растений, преобладает вегетативное размножение, а семенное - подавлено.

#### Соцветия

Соцветия - это побег или система специализированных побегов, несущих цветки. Соцветия свойственны громадному большинству цветковых растений. Соцветие имеет главную ось (ось соцветия) и боковые. Последние могут ветвиться или быть неразветвленными и нести цветки. На осях соцветий имеются узлы и междоузлия. На узлах соцветия располагаются прицветники, а на узлах цветоножки - прицветнички.

Биологический смысл возникновения соцветия - в возрастающей вероятности опыления цветков. Несомненно, что 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.

Классификация соцветий достаточно сложна, но в справочниках и определителях по систематике растений учитывают 2 признака: характер ветвления и способ нарастания.

В зависимости от степени разветвления осей соцветия делят на простые и сложные. У *простых соцветий* на главной оси располагаются одиночные цветки (черемуха, подорожник, подсолнечник); у *сложных* - 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*, или *определенным*. У закрытых соцветий (*симподиальных*) верхушечные цветки обычно раскрываются раньше нижележащих боковых, поэтому их называют *верхними*. У других растений апикальные меристемы остаются в вегетативном состоянии, и такие соцветия называют *открытыми*, или *неопределенными*. У открытых (*моноподиальных*) соцветий цветки распускаются последовательно снизу вверх, поэтому их называют *бокоцветными*.

Существует несколько типов ботрических (от греч. *botris* - кисть) соцветий (рис. 4.11).

Простые ботрические соцветия - это моноподиальные соцветия, характеризующиеся длиной и формой главной оси, а также наличием или отсутствием цветоножек и прицветников.

*Кисть* (основной вариант простых соцветий) - ось тонкая, с цветками на цветоножках более или менее одинаковой длины, которые поочередно прикрепляются к главной оси соцветия. Кисти бывают односторонние (ландыш) и двусторонние (черемуха).

*Щиток* - соцветие, сходное с кистью, но у щитка нижние цветоножки длиннее верхних, поэтому его 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 располагаются цветки на укороченных цветоножках (клевер, люцерна).

*Колос* - производное кисти, отличающееся от нее отсутствием цветоножек (подорожник).

*Сережка* - повислый колос, т.е. колос с мягкой осью, несущий однополые цветки; после цветения соцветие обычно целиком опадает (ива, тополь).

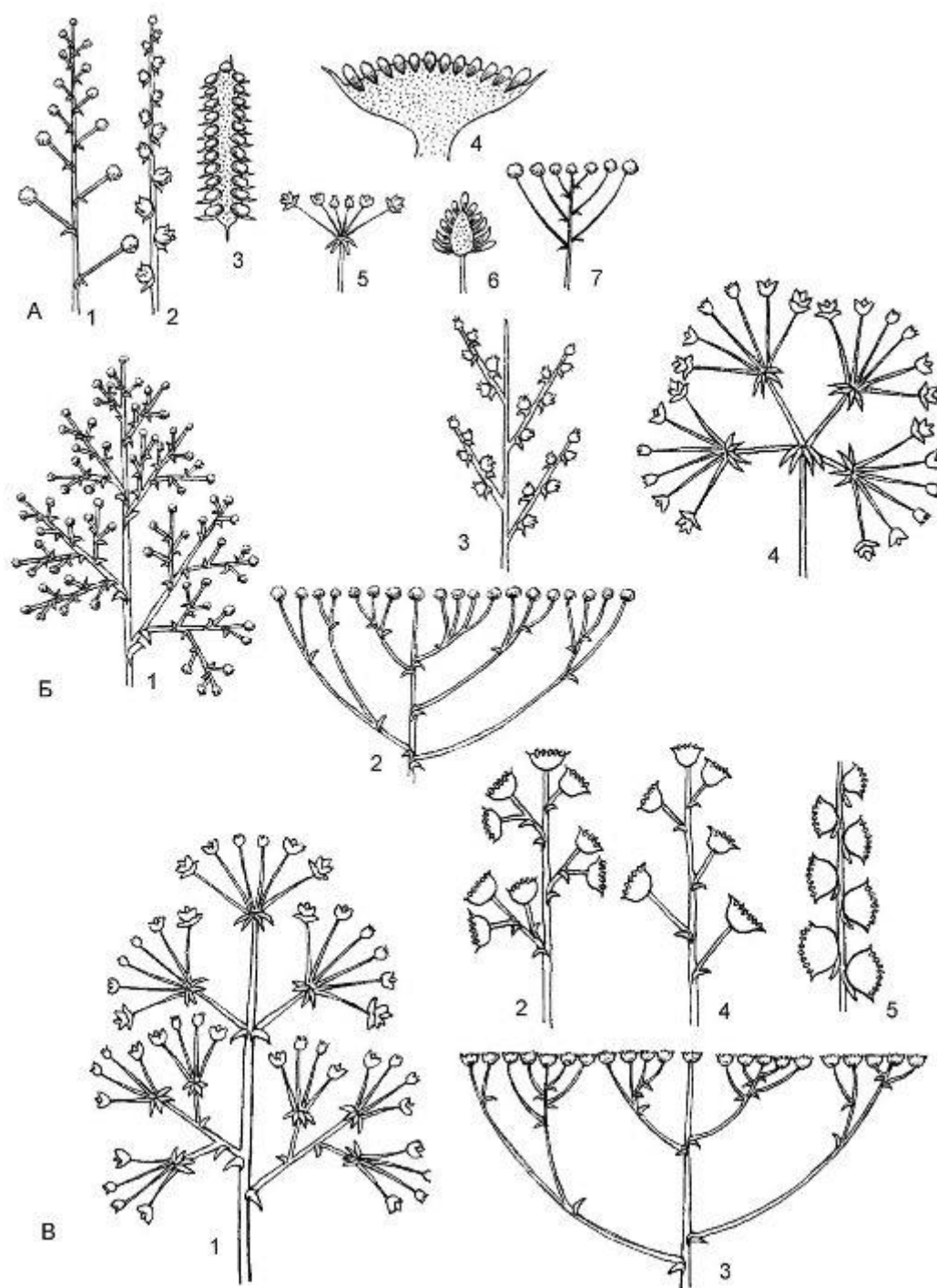


Рис. 4.11. Типы ботрических соцветий: А - простые: 1 - кисть; 2 - колос; 3 - початок; 4 - корзинка; 5 - простой зонтик; 6 - головка; 7 - щиток;

Б - сложные: 1 - метелка; 2 - сложный щиток; 3 - двойной колос; 4 - сложный зонтик;

В - типы агрегатных соцветий: 1 - метелка зонтиков; 2 - метелка корзинок; 3 - щиток корзинок; 4 - кисть корзинок; 5 - колос корзинок

*Початок* - разновидность колоса, но 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 располагаются сидячие цветки, окруженные со всех сторон (часто в 2 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 могут быть как открытыми, так и закрытыми.

*Сложная кисть (метелка)* - соцветие, у которого на удлиненной моноподиальной главной оси располагаются ботрические парциальные (или частные) соцветия, являющиеся простыми кистями. В зависимости от степени ветвления кисть может быть двойная - соцветие, у которого на главной оси располагаются простые кисти (донник, вероника простертая); тройная - имеющая оси 3-го порядка (хрен, алоэ крупноплодное). К сложным метелкам относятся *составные (агрегатные)* соцветия. Они характеризуются тем, что тип нарастания главной оси отличается от такового у парциальных соцветий - например, метелка корзинок (полынь обыкновенная), кисть зонтиков (плющ обыкновенный), колос корзинок (сушеница лесная).

*Сложный колос* - соцветие, у которого на удлиненной главной оси располагаются простые колосья, называемые колосками (пшеница, рожь, ячмень); морфологически близко к двойной кисти.

*Сложный зонтик* - соцветие с укороченной главной осью, на которой расположена розетка верховых листьев (прицветников), называемая общей *оберткой*. Из пазух листьев выходят оси, завершающиеся парциальными соцветиями - простыми зонтиками, которые называют *зонтичками*. Цветки в зонтичках часто имеют выраженные прицветники, составляющие *оберточки*. Сложные зонтики свойственны многим растениям семейства Сельдереиные (морковь, пастернак, укроп, сельдерей). Это открытые соцветия, поэтому цветки в них распускаются центростремительно.

Цимозные (симподиальные соцветия) (от греч. *кута* - волна) получили свое название по особому способу зацветания. Их соцветия 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 числа боковых осей цимойды разделяют на три основных типа: *монохазий*, *дихазий*, *плейохазий* (рис. 4.12).

*Монохазий* (однолучевик) - такое цимозное соцветие, у которого каждая материнская ось несет 1 дочернюю, формирующуюся под цветком, завершающую ось предыдущего порядка. В зависимости от направления осей различают 2 типа монохазиев: завиток и извилина.

*Завиток* (улитка) - от оси 1-го порядка отходит ось 2-го порядка, от нее - 3-го 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 Бурачниковые).

*Извилинка* - 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 2 парциальных соцветия, при этом каждая ось предыдущего порядка несет 2 оси следующего порядка. К *дихазиям* относятся развилина и двойной завиток.



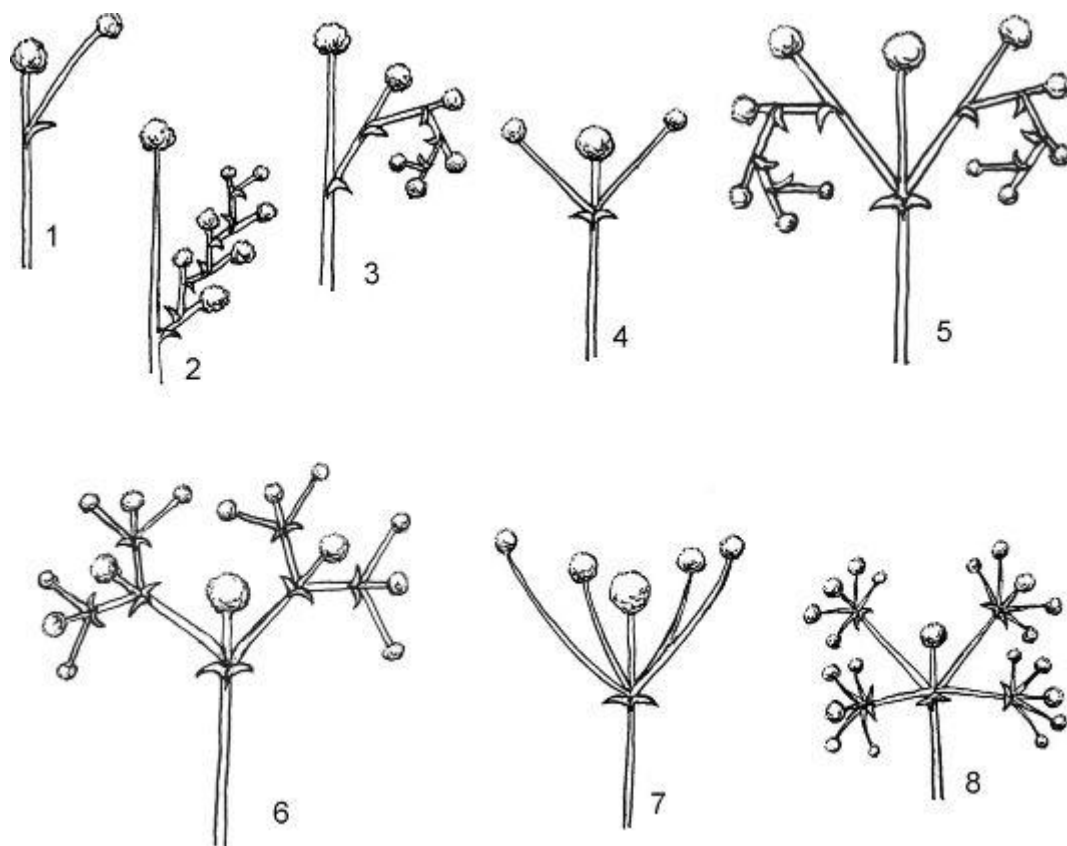


Рис. 4.12. Типы цимовидных соцветий: *монохазии*: 1 - «элементарный» монохазий; 2 - извилина; 3 - завиток; *дихазии*: 4 - простой; 5 - двойной, или двойной завиток; 6 - тройной; *плейохазии*: 7 - простой; 8 - двойной

*Развилка* - под цветком главной оси образуются супротивно расположенные ветви (оси), заканчивающиеся цветками. В дальнейшем каждая из этих осей также образует 2 супротивно расположенные оси следующего порядка (гвоздика).

*Двойной завиток* - под цветком главной оси супротивно образуются 2 простых завитка (картофель).

*Плейохазий* (многолучевик) - соцветие, у которого каждую ось предыдущего порядка сменяют более 2 осей следующего порядка (молочай, родиола).

**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 2-й 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 являются монокарпиками, т.е. после первого цветения и плодоношения отмирают (некоторые агавы, бамбуки, пальмы, ферулы).

## ПЛОД

*Плод* - орган размножения покрытосеменных растений, развивающийся из одного цветка и заключающий в себе 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, *carpos* - плод). В нем выделяют 3 зоны: наружную (*экзокарпий*), среднюю (*мезокарпий*) и внутреннюю (*эндокарпий*). Все 3 зоны хорошо различимы, например, в плоде персика:

тонкий кожистый наружный слой - экзокарпий, съедобная сочная мякоть плода - мезокарпий, твердая косточка из каменной ткани, окружающая единственное семя, - эндокарпий (рис. 4.13). Нередко эти зоны околоплодника различаются слабо. Стенка плода может быть сухой и сочной (мясистой).

*Функции плода:* формирование, защита и распространение семян. Максимальное число семян в плоде равно числу семязачатков в завязи, но обычно оно меньше, так как не все семязачатки достигают зрелости. Плоды в зависимости от *структуры стенки* делят на 2 группы: сухие и сочные. Сухие плоды бывают вскрывающимися или не вскрывающимися - в зависимости от того, вскрывается (растрескивается) стенка плода после созревания или нет. Эволюционно сочные плоды появились как производные сухих. Стенка сочного плода может развиваться из стенки завязи (перикарпа) либо из стенки завязи, сросшейся с цветочной трубкой или вогнутым цветоложем.

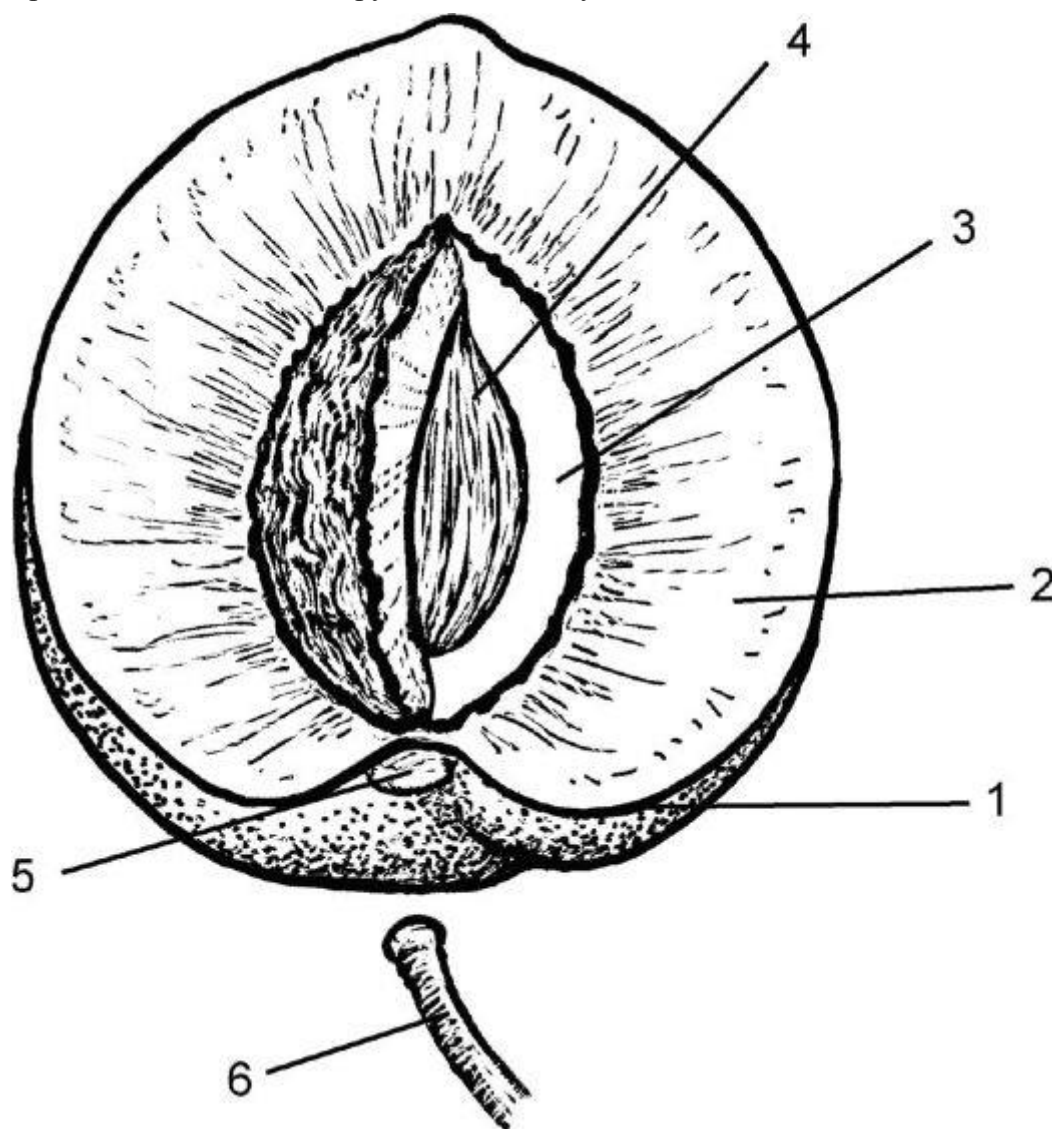


Рис. 4.13. Строение плода (однокоствянки) персика обыкновенного (*Persica vulgaris*): 1-3 - околоплодник, или перикарпий (1 - экзокарпий, 2 - мезокарпий, 3 - эндокарпий); 4 - семя; 5 - след плодоножки; 6 - плодоножка

*Соплодия* - это 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 полномместилище, мясистая стенка которого образована осями соцветия. У каштана настоящего соплодие формируется из нижней синкарпной завязи женского цветка ( $G_{(6-9)}$ ), и состоит из 2-3 желудей луковичеобразной формы.

*Морфогенетическая классификация плодов* основана на типе гинецея. По этому признаку их делят на 4 главных типа. *Апокарпии* образуются из цветков с апокарпным гинецеем; из каждого свободного пестика одного цветка формируется отдельный плодик. *Монокарпии* возникают из цветков, имеющих монокарпный гинецей. Они генетически родственны апокарпиям и образовались в результате редукции плодолистиков до 1. *Ценокарпии* (синкарпий, лизикарпий и паракарпий) формируются из цветков с ценокарпным гинецеем. *Псевдомонокарпии* внешне похожи на монокарпии, но образуются из гинецея, в котором первоначально закладываются 2 или более плодолистиков, но потом чаще развивается только 1; в результате возникает одногнездная завязь с 1 семязачатком.

Плоды монокарпии возникают из цветков, имеющих монокарпный гинецей, образованный одним плодолистиком, и всегда - верхнюю завязь (рис. 4.14).

*Однолистовка* - одногнездный многосеменной плод, вскрывающийся одной щелью только по брюшному шву, вдоль которого прикрепляются семена (живокость полевая).

*Боб* - одно-, дву-, многосеменной монокарпий, раскрывающийся по 2 швам - спинному и брюшному: от вершины к основанию. Семена располагаются непосредственно на створках вдоль брюшного шва (донник, арахис, горошек, акация). Бобы могут быть спирально закрученные (люцерна посевная), членистые (софора, вязель), односеменные не вскрывающиеся (донник, люцерна, клевер) и даже сочные не вскрывающиеся (софора японская).

*Однокостянка* - односемянный не вскрывающийся монокарпий, эндокарпий которого (косточка) - твердый, склерифицированный. 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 2 крупных семядолях которого находятся запасные вещества. Несмотря на то что плод у облепихи сочный, это по существу сухая костянка, так как экзо- и мезокарп - пленчатые и сросшиеся; эндокарп - кожистый, толстый, темно-коричневый. Сухую костянку окружают сочные ткани разросшейся трубки чашечковидного околоцветника, формирующие мякоть плода.

*Плоды апокарпии* - наиболее архаичные плоды, возникающие из цветков с верхней завязью, имеющие гинецей ( $G$ ) со свободными плодолистиками (от 2 до  $\infty$ ) (см. рис. 4.14).

*Многолистовка* - многосемянный сборный плод, состоящий из простых листовок (2 и более), каждая из которых возникает из отдельного пестика апокарпного гинецея, например у лютиковых (купальница, калужница болотная).

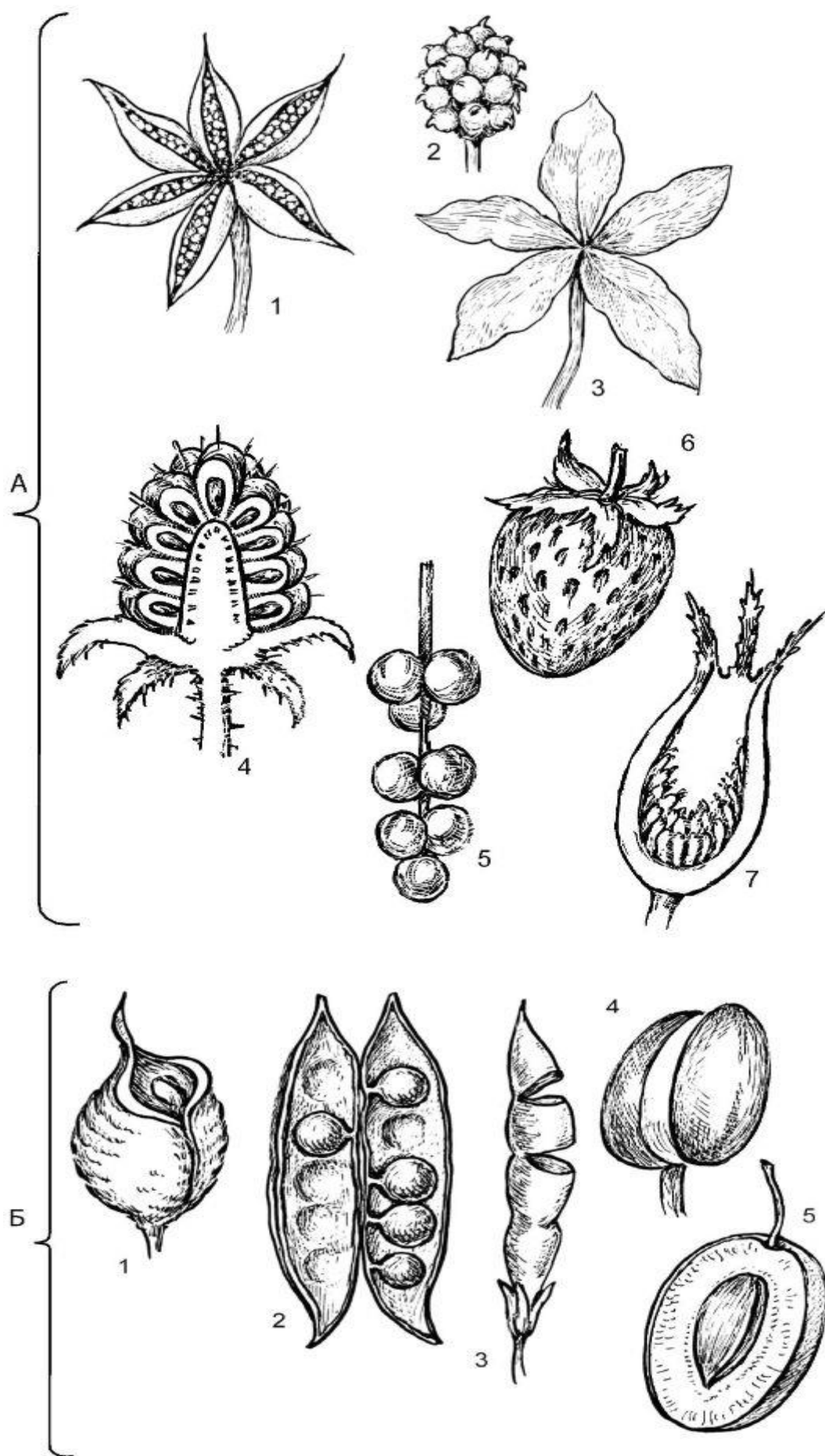


Рис. 4.14. Типы апокарпных и монокарпных плодов:

А - сухие и сочные апокарпии: 1, 3 - многолистровка (многие лютиковые и пион); 2 - многоорешек (некоторые лютиковые); 4 - многокостянка (розоцветные из рода *Rubus*); 5 - сочная многолистровка, 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 - однолистровка (род *Consolida* из сем. лютиковых); 2 - боб (большинство представителей бобовых и некоторых других семейств); 3 - членистый боб; 4 - сухая однокостянка (миндаль); 5 - сочная однокостянка (род *Prunus* из розоцветных)

*Многоорешек* - сборный многосеменной плод, возникающий из апокарпного гинецея и состоящий из отдельных односеменных не вскрывающихся плодиков - орешков. Многоорешки характерны для видов лютиков, лапчаток, горицветов, шиповников. Многоорешек шиповника, плодики которого сидят внутри сильно выгнутого 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 2 или множества плодиков - костянок. Мезокарпий каждого такого плодика сочный, а эндокарпий - твердый, склерифицированный (малина, ежевика, морошка, костяника).

*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. 4.15).

*Ягода* - многосеменной не вскрывающийся плод с сочным мясистым эндо- и мезокарпом и тонким пленчатым или кожистым экзокарпом, в который погружены семена. Например, плод помидора, картофеля, возникающий из гинецея, образованного 2 сросшимися плодолистиками.

*Гесперидий*, или померанец, формируется из синкарпного гинецея, образованного 8-12 плодолистиками с верхней завязью. Это плод цитрусовых из семейства Рутовые (мандарин, апельсин, грейпфрут, лимон). Экзокарп - желтая ткань с масляными железками с различным набором эфирных масел, покрытая кутикулой и слоем воска. Мезокарп - рыхлая белая безвкусная ткань. Эндокарп пленчатый. Субэпидермальные клетки эндокарпа формируют соковые мешочки на длинной ножке; мешочки заполняются клеточным соком и образуют съедобную мякоть плода.

*Тыквина* - плод, близкий к ягоде, образуется из паракарпного гинецея, состоящего из 3 плодолистиков с нижней завязью; отличается кожистым жестким экзокарпием (представители семейства Тыквенные). Мякоть плода образована мезо- и эндокарпом (тыква, дыня) или разросшимися плацентами (арбуз).

*Коробочка* - многосеменной плод с сухим вскрывающимся перикарпием. Возникает из гинецея, образованного 2 плодолистиками и более. Коробочки варьируют по форме и способам вскрывания.

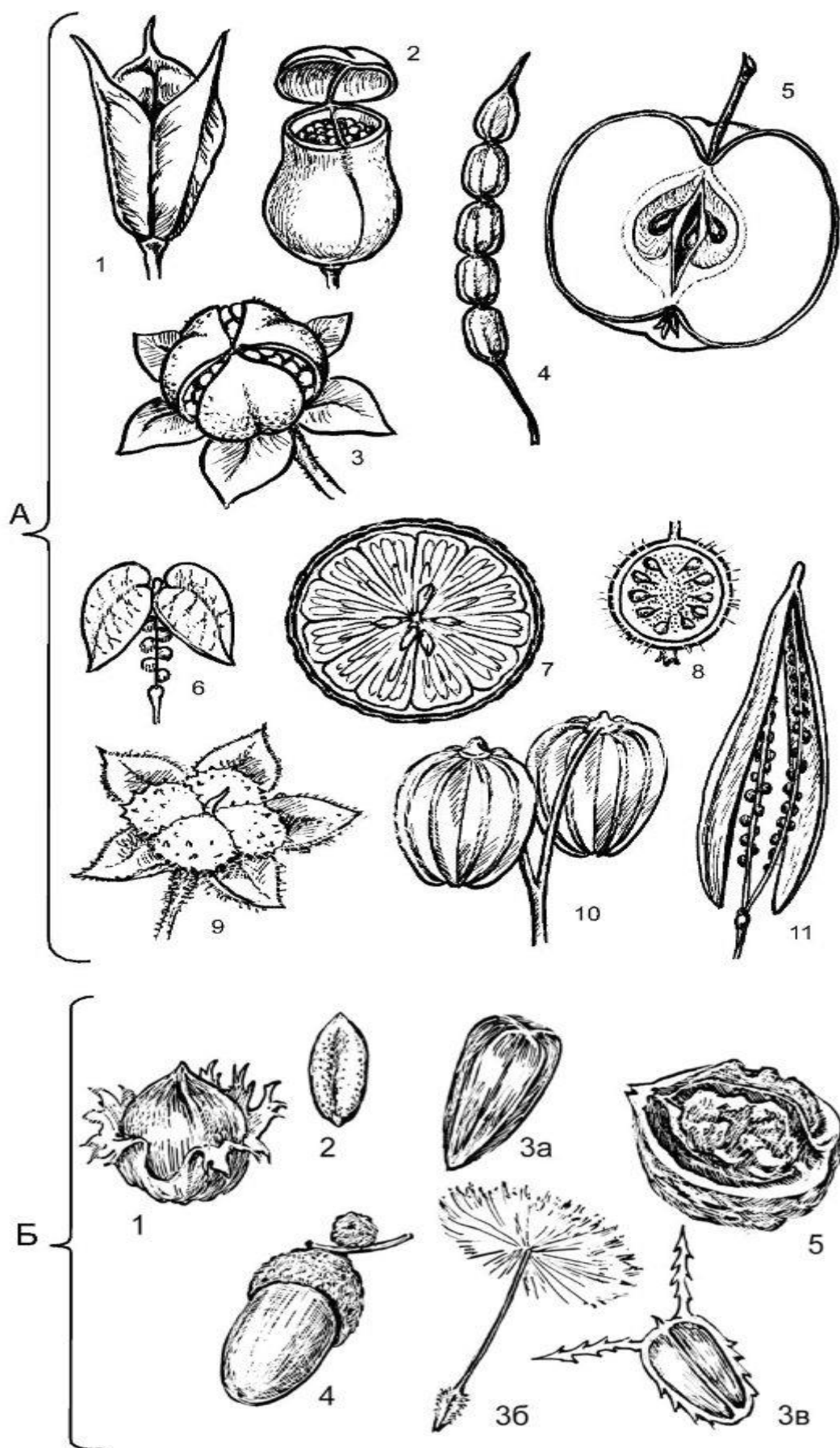


Рис. 4.15. Типы ценокарпных и псевдомонокарпных плодов: А - сухие и сочные ценокарпии: 1 - ценокарпная многостовка (водосбор из семейства лютиковых); 2 - коробочка, вскрывающаяся крышечкой (белена); 3 - коробочка, вскрывающаяся по

створкам (представители многих семейств); 4 - членистый стручок (редька дикая из крестоцветных); 5 - яблоко (все представители подсемейства Яблоневых, сем. Розоцветных); 6 - стручочек (многие крестоцветные); 7 - гесперидий, или померанец (плоды цитрусовых); 8 - ягода (представители многих семейств, типичные ягоды у черники, брусники, винограда и т. д.); 9 - ценобий, видны

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 - семянки различного типа: 3а - подсолнечника, 3б - одуванчика, 3в - череды; 4 - желудь (плоды буковых); 5 - псевдомонокарпная костянка (грецкий орех) Они могут вскрываться зубчиками на верхушке (примулы), дырочками (мак), крышечкой (подорожник, белена), а могут - створками, расходящимися по месту срастания плодолистиков (хлопчатник), по средней жилке плодолистиков (тюльпан, ирис, лилия). У чистотела большого коробочка удлиненная, стручковидная, вскрывается 2 створками.

*Схизокарпий*. Многие ценокарпии не вскрываются, а распадаются на отдельные доли, отсюда и название: *схизокарпий* (греч. *schiso* - раскалываю). Схизокарпий распадается продольно на отдельные замкнутые или вскрывающиеся доли *мерикарпии*, содержащие одно или несколько семян. Плоды мальвовых (канатник) распадаются на незамкнутые с брюшной стороны мерикарпии, называемые *калачиками*. Схизокарпий сельдерейных (вислоплодник) состоит из 2 мерикарпиев, висящих на карпофоре, который представляет собой сросшиеся брюшные участки 2 плодолистиков. Схизокарпий многих яснотковых называется *ценобием*. Он возникает из двугнездной завязи, у которой на ранних стадиях развития появляются перегородки, разделяющие ее на 4 гнезда; в каждом гнезде располагается по 1 семязачатку. Зрелый плод состоит из 4 долей.

*Стручок* - сухой двугнездный многосеменной плод, возникает из гинецея, образованного двумя сросшимися плодолистиками. По краям срастания плодолистиков на рамке располагаются семена. Стручки бывают невскрывающиеся и вскрывающиеся (вскрываются двумя швами по месту срастания краев плодолистиков от основания к верхушке). Стручки могут быть членистыми (редька дикая). У стручка длина превышает ширину в 4 раза и более (горчица, капуста), у стручочков она приблизительно равна ширине (ярутка полевая, пастушья сумка).

*Яблоко* - многосеменной невскрывающийся плод, образованный из цветка с нижней завязью. Завязь в цветке образует от 3 до 5 сросшихся плодолистиков (яблоня, рябина, боярышник). Мякоть плода яблока развивается главным образом из цветочной ткани, в меньшей - из тканей экзо- и мезокарпа; эндокарп - кожистый, образующий стенки гнезд с семенами (представители подсемейства Яблоневые семейства Розовых - яблоня, груша, айва, рябина). *Ябло-ко костянковидное* - 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 2 плодолистика или более, но развивается только 1, а остальные редуцируются (см. рис. 4.15).

*Семянка* - односеменной 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* - односеменной плод с тонким пленчатым перикарпием, срastaющим с семенем. Характерен для всех злаков (пшеница, рожь, тимофеевка). Зерновка формируется из верхней завязи, состоящей из 3 (бамбук), чаще из 2 (пшеница, рожь) плодолистиков.

*Орех* - односеменной, редко двусеменной плод с сильно склерифицированным, почти деревянистым перикарпием, не сростшимся с кожурой семени (лещина, ольха, береза).

*Крылатка*, крылатый орех - это орех без плюски, снабженный крылом. У крылатки крыло образуется из сростшихся 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, тонко- кожистый или тонкодеревянистый, не срastaющий с семенем (дуб, бук). У желудя дуба 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 получило название «амфимиксис» (от греч. *amphi* - с обеих сторон). Развитие зародыша и семян может происходить и без оплодотворения - *апомиксис*. В результате апомиксиса при мегаспорогенезе мейоз 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 розовых, рутовых, пасленовых, астровых, мятликовых.

*Семя* состоит из зародыша, эндосперма, семенной кожуры. Зародыш - это миниатюрный спорофит, являющийся основной частью семени. В нем различают 3 зародышевых органа: зародышевый корешок, зародышевый стебелек с зародышевой почкой и зародышевые листья (семядоли). Зародышевый побег представлен осью (зародышевым стебельком) и семядольными листьями, или семядолями: 2 - у двудольных и 1 - у однодольных растений (у зародыша однодольных намечаются зачатки 2 семядолей, но одна из них не получает дальнейшего развития). Участок стебелька в зародыше выше семядолей называется *эпикотилем*, или надсемядольным коленом, ниже семядолей - *гипокотилем*, или подсемядольным коленом. 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.

Эндосперм обычно состоит из округлых клеток запасющей 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 его клетки разрушаются.

## Виды семян

Различают 4 типа семян: 1) с эндоспермом; 2) с эндоспермом и периспермом; 3) с периспермом; 4) без эндосперма и перисперма. Семена двудольных без эндосперма. К этой категории относят семена бобовых, тыквенных, сложноцветных, крестоцветных, дуба, березы, клена и др. На рисунке 4.15 представлено 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. На семядолях заметно



зачаточное жилкование. Ось зародыша небольшая, обращенная корневым полюсом к микропиле; на этом же конце семени находится рубчик. Зародышевая почечка выражена слабо: на конусе нарастания побега еле заметны листовые бугорки - зачатки следующих за семядолями листьев.

Обычный учебный объект - семена бобовых. На рисунке 4.16 изображены детали строения зрелого семени фасоли, где эндосперма нет и запасными органами являются крупные, сильно утолщенные семядолевые листья зародыша. Хорошо развита зародышевая почечка с эпикотилем - 1-м 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 (капуста, редис и др.).

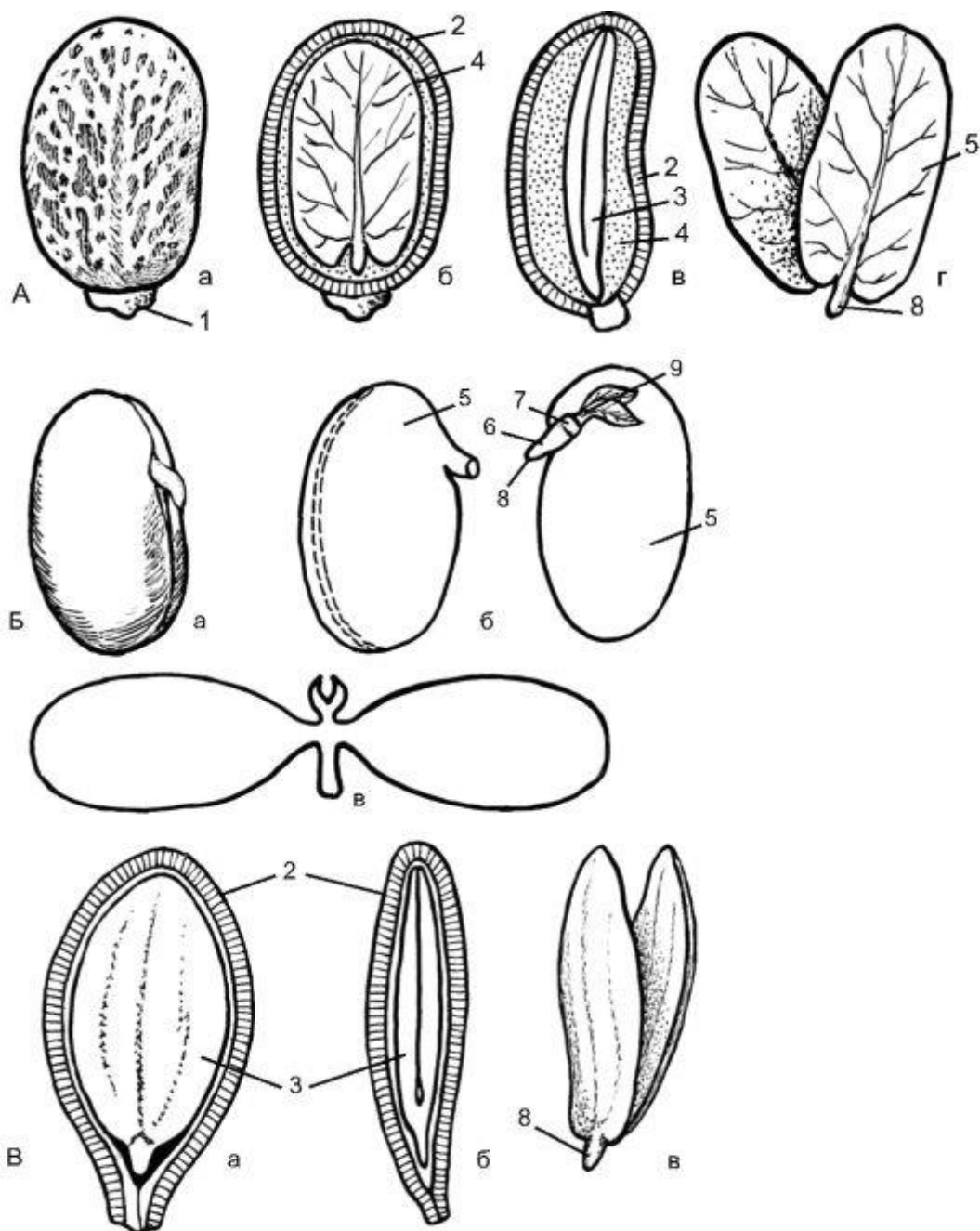


Рис. 4.16. Семена двудольных: клещевины (с эндоспермом); фасоли, тыквы (без эндосперма): А - клещевина: а - внешний вид семени; б - продольный разрез в плоскости

семядолей зародыша; в - продольный разрез, перпендикулярный плоскости семядолей; г - изолированный и полуразвернутый зародыш;

Б - *фасоль*: а - вычлененный зародыш; б - расчлененный зародыш; в - схема зародыша в выпрямленном виде);

В - *тыква*: 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

Семена двудольных с эндоспермом. Между семядолями находится конус нарастания побега; почечка еще не сформирована (у семени клещевины) (см. рис. 4.16).

Семена двудольных с периспермом и эндоспермом. Иногда, помимо эндосперма, в семенах развивается запасная ткань иного происхождения - перисперм, возникающая из нуцеллуса семязачатка и лежащая под кожурой. Функционально эндосперм и перисперм равноценны, хотя морфологически имеют разное происхождение: они аналоги, но не гомологи (у семени свеклы) (рис. 4.17).

Например, в семени перца черного (*Piper nigrum*) маленький двусемядольный зародыш погружен в небольшой эндосперм, а кнаружи от него располагается мощный перисперм (см. рис. 4.17). Иногда эндосперм в зрелом семени поглощается полностью, а перисперм остается и разрастается, как у гвоздичных, лебедовых (например, у звездчатки, куколя, свеклы).

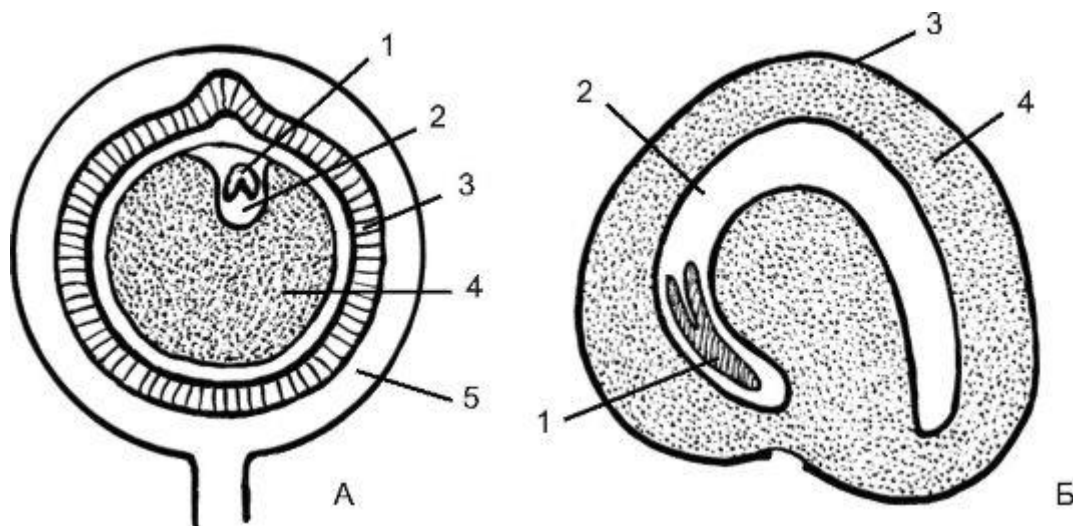


Рис. 4.17. Семена двудольных растений с периспермом: А - плодик перца черного; Б - незрелое семя свеклы (виден эндосперм, который потом исчезает); 1 - зародыш; 2 - эндосперм; 3 - семенная кожура; 4 - перисперм; 5 - околоплодник

Семена однодольных с эндоспермом. К этой категории принадлежит преобладающее большинство семян однодольных. Один из самых наглядных примеров типичного строения семени однодольных - семя ириса, или касатика (любого вида, дикорастущего или культурного). На рисунке 4.18 изображено строение семени желтого водяного ириса (*Iris pseudacorus*). Крупные уплощенные семена со- зревают в плоде-коробочке и одеты плотной коричневой кожурой. Внутренний слой кожуры обычно отстает от наружного, образуя воздушную камеру. Это способствует увеличению плавучести семян, распространяемых с током воды. 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 (верхушкой) побега, смещенным вбок. Семядоля цилиндрическая; ее нижняя часть представляет собой

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*).

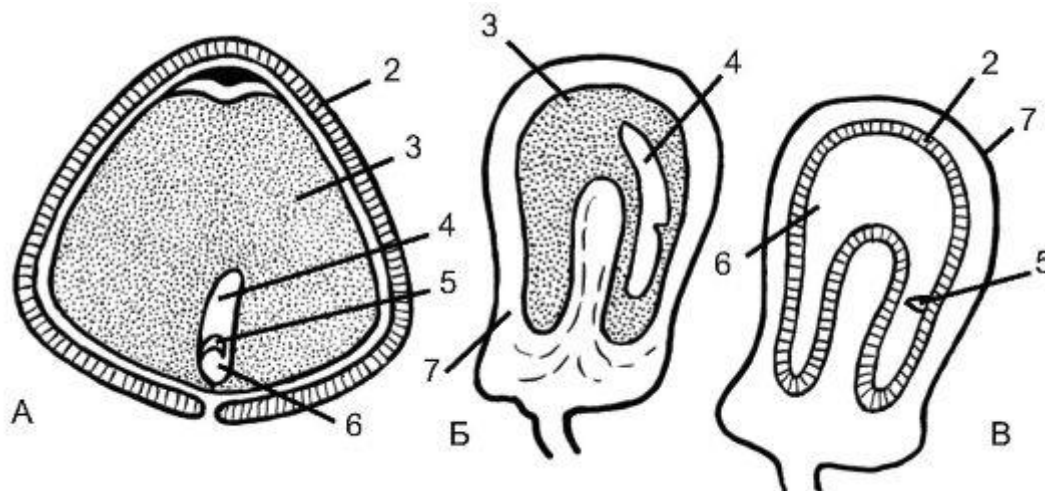


Рис. 4.18. Семена однодольных растений с эндоспермом (А - ирис) и без эндосперма (Б, В - частуха подорожниковая): А - ирис; Б, В - частуха подорожниковая (Б - незрелое семя, виден остаток эндосперма, В - зрелое, без эндосперма);.

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 - семядоля; 7 - околоплодник

**Семена злаков.** Строение семени злаков (семейство *Poaceae*) довольно своеобразно (рис. 4.19). Зародыш в плоде-зерновке 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 называется *колеоптилем*. Гипокотиль у злаков недоразвит; зародышевый корешок окружен специальным многослойным чехлом - *колеоризой*, которая при прорастании набухает, на ее поверхности развиваются 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, в то же время существуют весьма противоречивые гипотезы о происхождении и морфологической природе большинства зародышевых органов злаков.

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.

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 подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*) (см. рис. 4.18), а также полностью погруженных в воду видов рода Рдест (*Potamogeton*).

Прорастание семян

Цветковые растения размножаются семенами, созревающими внутри плода. Однако во многих случаях (например, если плоды сухие односеменные) семена распространяются, не отделяясь от околоплодника. В таких случаях посевным материалом оказываются не семена, а плоды или их части. Если плоды срастаются между собой, посевной материал морфологически представляет собой соплодие.

Для прорастания семян (многие плодовые и дикорастущие древесные) 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 при хорошей аэрации. Иногда покровы семени бывают водонепроницаемыми (твердосеменные бобовые или косточковые плодовые). Такие семена подвергают скарификации (искусственное нарушение целостности покровов семени перетираем, надрезанием, пропусканием через металлические щетки).

Прорастанию семени предшествует его набухание - процесс, связанный с поглощением большого количества воды и обводнением тканей семени. Одновременно с поглощением воды активизируются ферменты, которые переводят запасные вещества семени в легкоусвояемую, доступную для зародыша форму.

Для прорастания семян необходимы *вода* (ткани зрелых семян сильно обезвожены), *кислород* для дыхания, определенная *температура*, а иногда и *свет*. Прорастание семян - это 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 1-го 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.

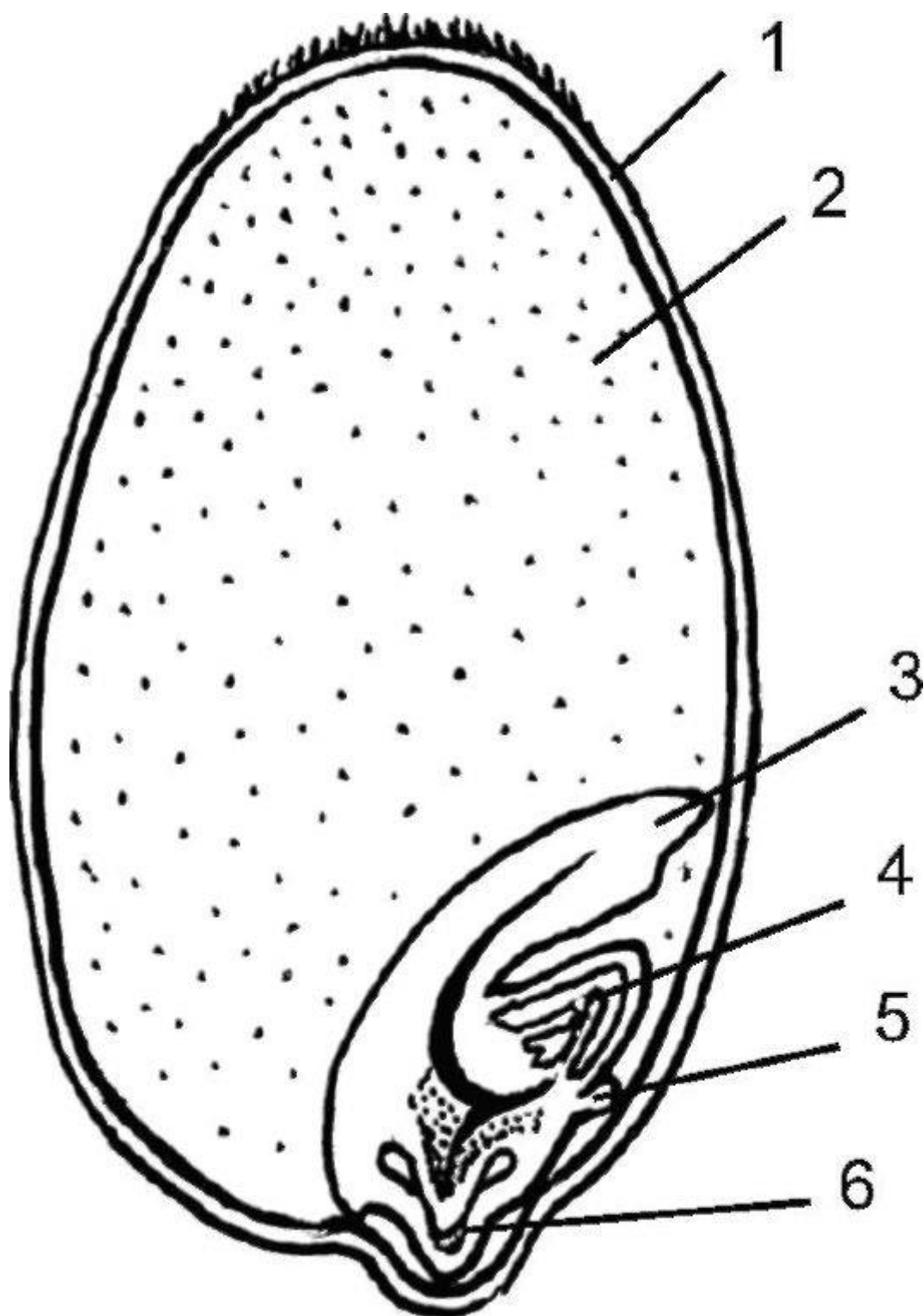


Рис. 4.19. Зерновка пшеницы:

схема продольного разреза зерновки пшеницы; 1 - покровы зерновки; 2 - эндосперм; 3 - щиток; 4 - почечка; 5 - эпипласт; 6 - главный корень

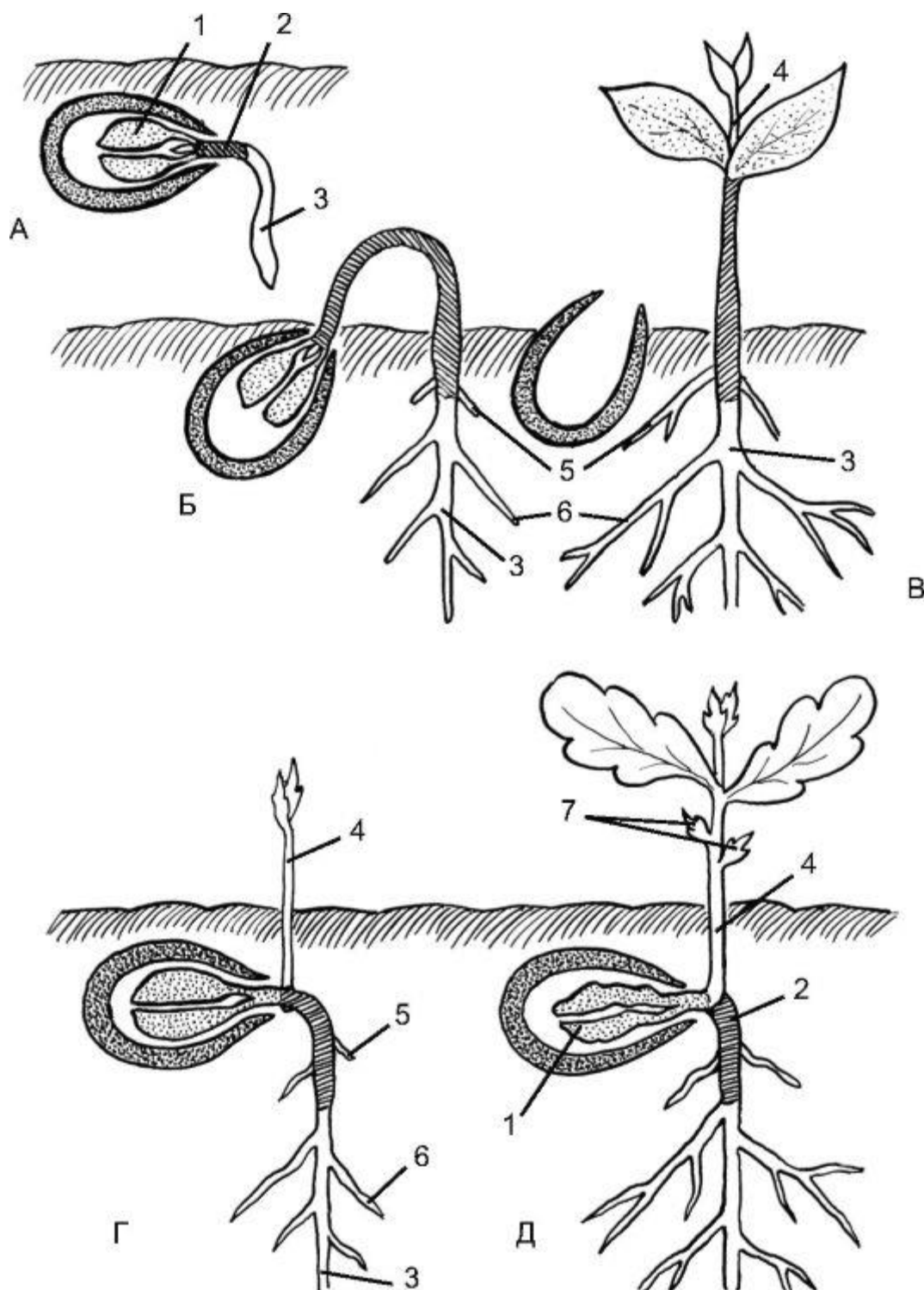


Рис. 4.20. Схема надземного и подземного прорастания двудольных растений:

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

Прорастание бывает надземным и подземным. При надземном прорастании (рис. 4.20) семядоли выносятся на поверхность, зеленеют и становятся первыми ассимилирующими листьями. Вынос семядолей над почвой у двудольных чаще происходит за счет удлинения гипокотыля (фасоль, тыква, клен) либо в результате разрастания черешков семядолей (аконит). Гипокотиль, выйдя на поверхность,

выпрямляется и вытаскивает семядоли. При надземном прорастании однодольных (лук, вороний глаз) выход семядоли на поверхность иной: за счет вставочного роста основания самой семядоли, которая петлеобразно изгибается, и при отсутствии роста гипокотилия.

При подземном прорастании семядоли, как правило, сморщиваются и отмирают, не выходя на поверхность, остаются в почве и служатместилищем запасных питательных веществ либо гаусторием, передающим их из запасающих тканей проростку (горох, дуб, настурция, пшеница, кукуруза), а первыми ассимилирующими листьями становятся следующие за семядолями настоящие листья (см. рис. 4.20). При подземном прорастании рост гипокотилия ограничен, и побег сразу начинает расти вверх.

## ГЛАВА V ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ (МУСНОТА). ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ (PROTOSTISTA). ЦАРСТВО ГРИБЫ (MYCOTA, 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 - к семейству, семейство - к порядку, порядок - к классу, класс - к отделу, отдел - к царству. При необходимости могут использоваться и промежуточные таксономические категории, например подвид, подрод, подсемейство, надпорядок, надцарство.

*Таксонами* принято называть реально существующие или существовавшие группы организмов, которые в процессе классификации отнесены к определенным *таксономическим категориям*. Например, рода или виды являются таксономическими категориями, а род Шиповник и вид Шиповник собачий - конкретные таксоны. Первый таксон охватывает все существующие виды рода Шиповник, второй - все особи, относимые к виду Шиповник собачий (табл. 5.1).

Таблица 5.1. Таксономические категории и таксоны (на примере Шиповника собачьего)

Таксономические категории	Таксоны
Царство	Растения ( <i>Plantae</i> )
Отдел	Покрывосеменные ( <i>Magnoliophyta</i> или <i>Angiospermae</i> )
Класс	Двудольные ( <i>Magnoliopsida, Dicotyledones</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> )

Научные названия всех таксонов - выше вида - состоят из одного латинского слова, т.е. униномиальны. Для видов начиная с 1753 г (дата выхода в свет книги К. Линнея «Виды растений») приняты биномиальные названия, состоящие из 2 латинских слов: первое - обозначает род, к которому относится данный вид, второе - видовой эпитет. После названия вида заглавной буквой обозначается фамилия 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».

*Подвиды* - более мелкие таксоны внутри вида, обладающие своим ареалом (щавель обыкновенный).

*Разновидности* - менее различаются между собой, 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 передающихся по наследству. Чтобы сохранить материнские признаки сорта, обычно проводят вегетативное размножение.

Надцарство Доядерные организмы - Прокариоты (*Procariota*). Царство Дробянки (*Mychota*)

Подцарство Настоящие бактерии (*Bacteriobonta*)

Микроорганизмы, клетки которых не имеют ядра, ограниченного мембраной, относятся к прокариотам (от лат. *pro* - перед и греч. *caryon* - ядро). Это очень древние организмы, появившиеся более 3 млрд лет назад. Бактерии - это в основном одноклеточные и колониальные организмы. Условно их относят к царству растений, однако связь бактерий с высшими растениями или водорослями не доказана. Бактерии распространены повсеместно, так, в 1 мл воды их содержится около тысячи, а в 1 мл 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 оболочки располагается капсула или слизистый слой. Эта часть клеточной стенки, являясь дополнительной защитой бактерий, также служит для формирования колоний из отдельных клеток. *Клеточная стенка* сверху покрывает плазматическую мембрану бактерий.

Цитоплазма бактерий имеет зернистый вид. В химическом отношении цитоплазма представляет собой сложную смесь белков, жи- ров, углеводов, многочисленных других органических соединений, минеральных веществ, воды и включений - запасных питательных веществ (волютин, содержащий фосфор, гликоген, жир). У фотосинтезируемых бактерий во впячиваниях наружной плазматической мембраны находится пигмент - бактериохлорофилл. Значительная часть органических веществ присутствует в коллоидном состоянии, причем сами вещества всегда тесно перемешаны. В цитоплазме находятся и рибосомы 70 S. Кроме рибосом, в цитоплазме бактерий можно обнаружить сложные мембранные структуры в виде самостоятельных телец - мезосом, образующихся из наружной мембраны. *Мезосомы* выполняют функцию аппарата Гольджи.

Ядерный аппарат бактерий обычно называют нуклеоидом, представленным одной кольцевой молекулой ДНК. 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 деле- нии нуклеоида. 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* (короче



и тоньше жгутиков, помогают прилипать к другим клеткам). Жгутики берут свое начало под цитоплазматической мембраной, закрепляясь там с помощью пары дисков (рис. 5.1).

Колонии большинства бактерий, растущих на неокрашенных средах, сероватые или беловатые; иногда они полупрозрачны, иногда совсем непрозрачны. Однако для некоторых видов характерно образование самых разнообразных пигментов (бактериохлорофилл, цитохромов, липохромов и др.).

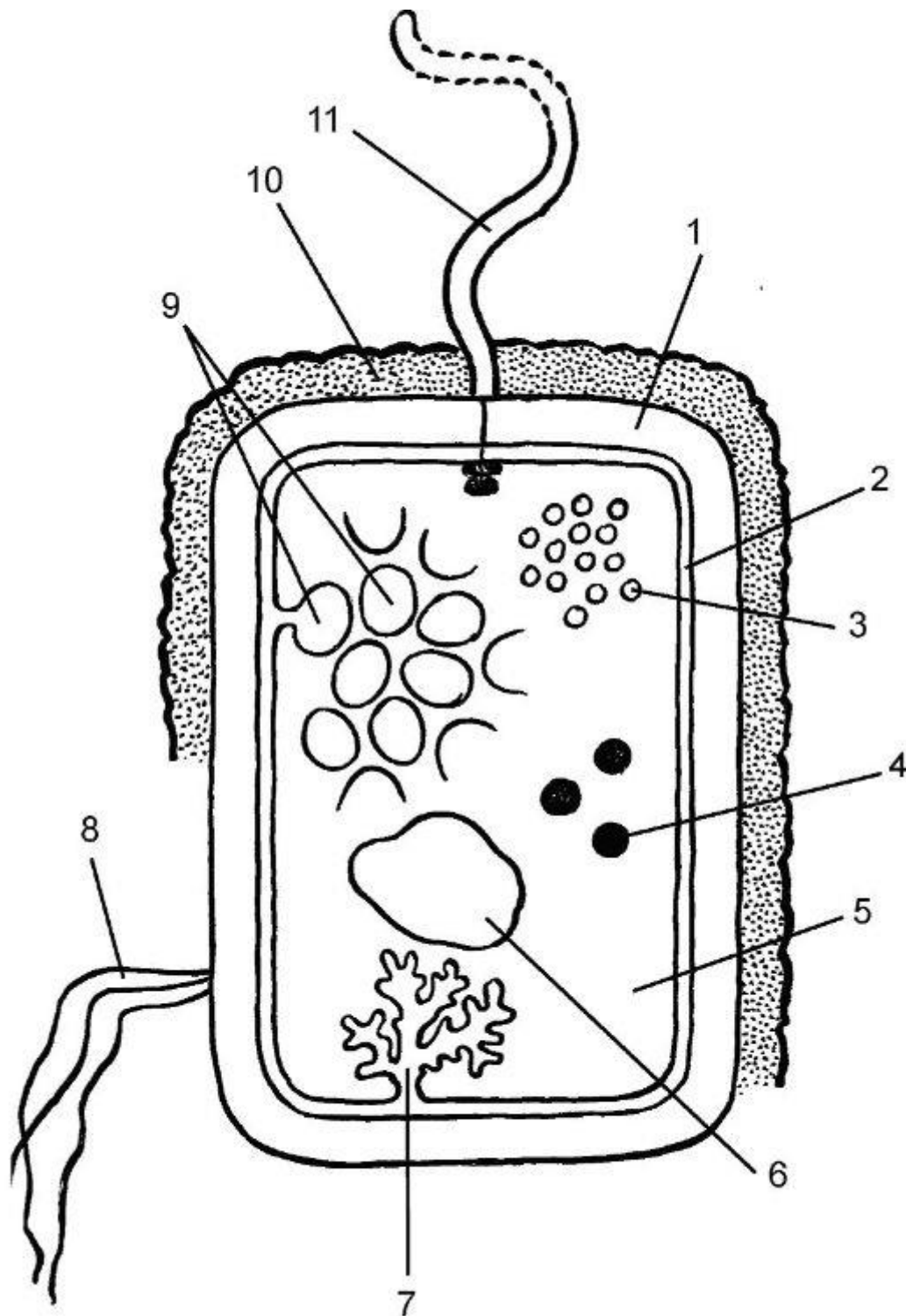


Рис. 5.1. Строение бактериальной клетки:

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

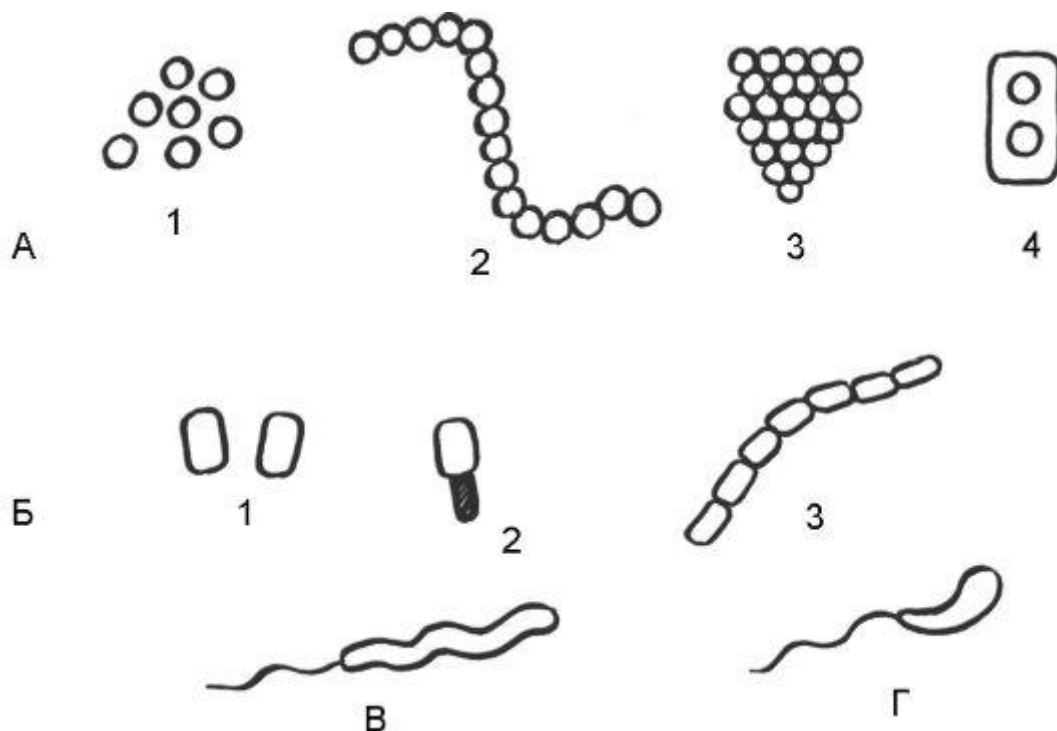


Рис. 5.2. Морфологические типы бактерий:

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 (возбудитель брюшного тифа); 2 - бациллы с эндоспорами (например, возбудитель столбняка); 3 - палочки, образующие цепочки клеток (возбудитель сибирской язвы); В - спираиллы (спиралевидные) - спиральная палочка с одним жгутиком. По форме клеток на спираиллы похожи спирохеты, но есть различия по способу передвижения, например возбудитель сифилиса; Г - вибрионы - короткие палочки, всегда изогнутые в виде запятой (возбудитель холеры)

Существуют различные морфологические типы бактерий (рис. 5.2).

#### Питание и энергетический обмен

Бактерии, как и грибы, способны поглощать питательные вещества всей поверхностью через плазматическую мембрану, которая проницаема для некрупных молекул белков, полисахаридов и др. Для этого в окружающую среду выделяются экзоферменты, расщепляющие полимеры до более простых молекул. Такое явление называется *внеклеточным перевариванием*.

По типу питания бактерии подразделяются на *автотрофы* (хемосинтетики, фотосинтетики) и *гетеротрофы* (сапрофиты, симбионты, паразиты). Источником энергии для хемосинтетиков является окисление минеральных веществ, для фотосинтетиков - свет.

К *хемосинтетикам* относятся: серобактерии, получающие энергию при окислении серы или сероводорода; железобактерии - при окислении двухвалентного железа; нитрифицирующие бактерии - при окислении аммиака или нитритов. К *фотосинтетикам* относятся зеленые и пурпурные серобактерии, живущие в соленых, пресных и серных водоемах. Фотосинтез у них проходит по анаэробному типу, т.е. без

выделения  $O_2$ , но при этом задействована фотосистема I (ФС I) в отличие от сине-зеленых водорослей и растений.

К *гетеротрофным* организмам относятся получающие углерод за счет разложения готового органического вещества мертвых организмов *сапрофиты*, а также использующие вещество живых растений, животных и человека - *паразиты*. Бактерии, живущие в симбиозе с растительными или животными организмами, являются *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

Бесполое размножение бактерий. После достижения определенных (критических) размеров клетка подвергается делению. Для подавляющего большинства прокариот характерно *равновеликое бинарное поперечное деление*, приводящее к образованию 2 одинаковых дочерних клеток. Весь цикл деления прокариот можно разделить на 3 стадии:

I - редупликация (начинается в точке прикрепления кольцевой хромосомы к цитоплазматической мембране, которая определяет начало и конец ее репликации) (см. рис. 5.3, А);

II - синтез мембраны в области контакта ДНК с цитоплазматической мембраной. Это приводит к разделению (растаскиванию) дочерних молекул ДНК и оформлению обособленных хромосом (см. рис. 5.3, Б);

III - образование поперечной перегородки. Синтез поперечной перегородки идет от периферии к центру. Она разделяет 2 дочерние

хромосомы, каждая из которых прикреплена к цитоплазматической мембране (рис. 5.3).

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, делясь, дает начало 2 дочерним клеткам, а сама исчезает.

Особым способом защиты от неблагоприятных условий является процесс *спорообразования*. Каждая клетка образует за счет потери воды одну спору внутри - эндоспору. При этом протопласт сжимается, покрывается плотной оболочкой, а прежняя оболочка клетки разрушается, и спора высвобождается. Так споры могут длительное время пережидать неблагоприятные условия (сотни и даже тысячи лет) и сохранять жизнеспособность.

Половое размножение бактерий. У некоторых бактерий известен половой процесс, при котором происходит лишь генетический обмен между клетками, но не происходит образование новых клеток. Он состоит в прямом контакте 2 клеток, при этом клеткой-донором, выполняющей мужские функции, формируется специальный вырост - копуляционный канал, по которому генетический материал (ДНК) передается в клетку-реципиент, имеющую женскую потенцию. Такой процесс называется *конъюгацией*. Очень часто наблюдается передача не всей молекулы ДНК, а только ее отдельных фрагментов.

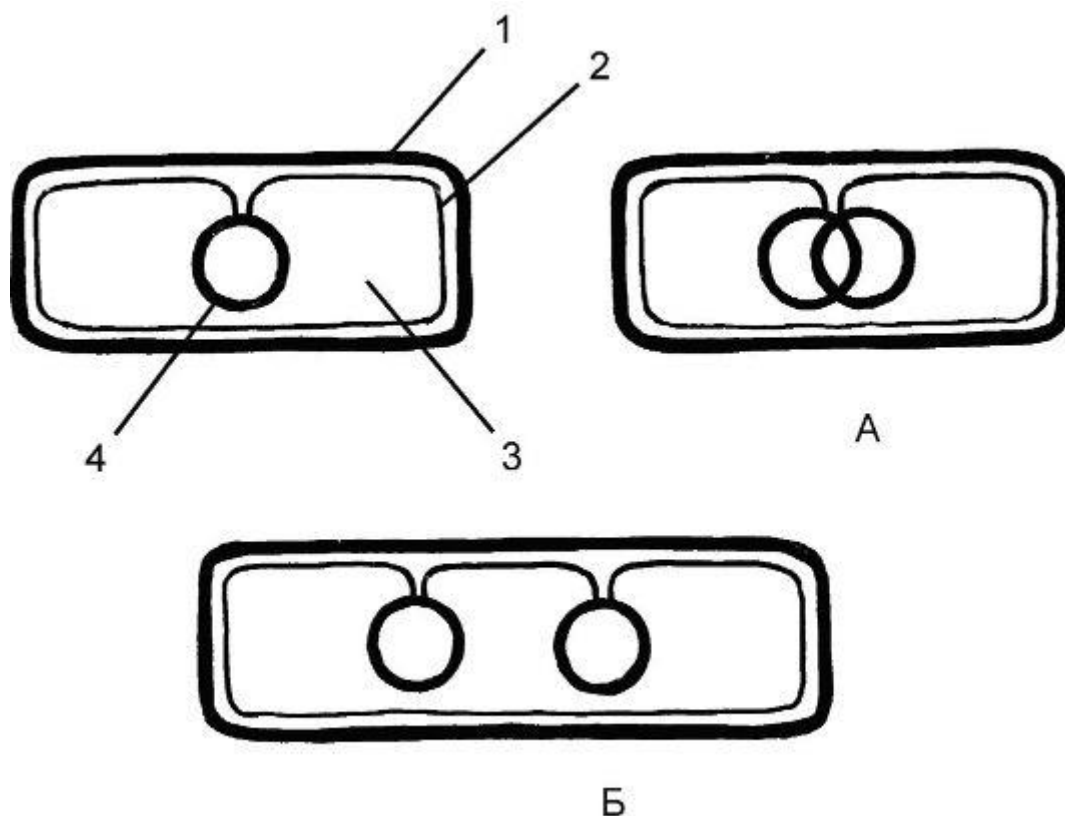


Рис. 5.3. Равновеликое бинарное поперечное деление бактерий:

1 - клеточная стенка; 2 - плазматическая мембрана; 3 - цитоплазма; 4 - молекула ДНК; А - редупликация ДНК; Б - синтез мембраны в области контакта ДНК с цитоплазматической мембраной

У бактерий имеются и другие способы передачи наследственного материала: *трансформация* и *трансдукция*. *Трансформация* 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 в природе

1. Бактерии участвуют в разрушении мертвого органического материала в экосистемах и тем самым принимают непосредственное участие в круговороте углерода, азота, фосфора, серы, железа и других элементов. Роль бактерий в процессе разложения определяющая, так как ими разлагаются практически все природные соединения.

2. Многие виды бактерий человек использует в народном хозяйстве для получения органических продуктов в результате брожения (уксуснокислые, молочнокислые). 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 используется для приготовления простокваши; сырная палочка (*Lactobacterium bulgaricum*) - для приготовления кефира, сметаны, сыров.

3. Бактерии служат источником для получения антибиотиков (стрептомицин, грамицидин).

4. Бактерии используются для создания новых способов получения важнейших для промышленности веществ, в том числе спиртов, органических кислот, сахаров, полимеров, аминокислот и ряда ферментов.

5. Симбиотические бактерии кишечника млекопитающих (микрофлора) участвуют в синтезе ряда витаминов группы В и витамина К, а также расщепляют клетчатку.

6. Многие виды бактерий служат причиной болезней животных и человека (дизентерии, холеры, туберкулеза, сифилиса, бруцеллеза и др.), а также растений (бактериозы - увядание, пятнистость и др.).

## ПОДЦАРСТВО ОКСИФОТОБАКТЕРИИ (ОХУРНОТОВАСТЕРИЯ)

### ОТДЕЛ ЦИАНОБАКТЕРИИ (СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ) - Cyanobacteria

Сине-зеленые водоросли (цианобактерии) - очень древние организмы, возникшие свыше 3 млрд лет назад, относящиеся к фототрофным прокариотам. Несмотря на близость их организации к прокариотам (строение клеток, наличие муреина, способность фиксировать азот), имеются и отличия от бактерий: наличие фотосистемы II; организация пигментной системы, аналогичной красным водорослям; фотосинтез с выделением кислорода; водный (в основном пресноводный) образ жизни.

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

*Клеточная стенка* довольно толстая, содержит некоторое количество целлюлозы, но главными ее компонентами являются иные полисахариды и пектиновые вещества. Подобно многим прокариотам, 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 клетку от высыхания и облегчающего скольжение.

Кроме того, в цианобактериях может фиксироваться атмосферный азот. Настоящие вакуоли с клеточным соком редки, но в цитоплазме многих видов этих водорослей имеются газовые вакуоли, или *псевдовакуоли*. Нитчатые формы (осциллятория, носток), помимо обычных клеток, имеют более крупные вакуоли, наполненные *азо-том*, - *гетероцисты* (рис. 5.4). 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 до почти черной (синий фикобиллин - 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, похожий по химическому составу на гликоген. Большинство цианобактерий, будучи автотрофными организмами, могут синтезировать все вещества клетки за счет энергии света. Однако они способны и к смешанному типу питания (как гетеротрофы).

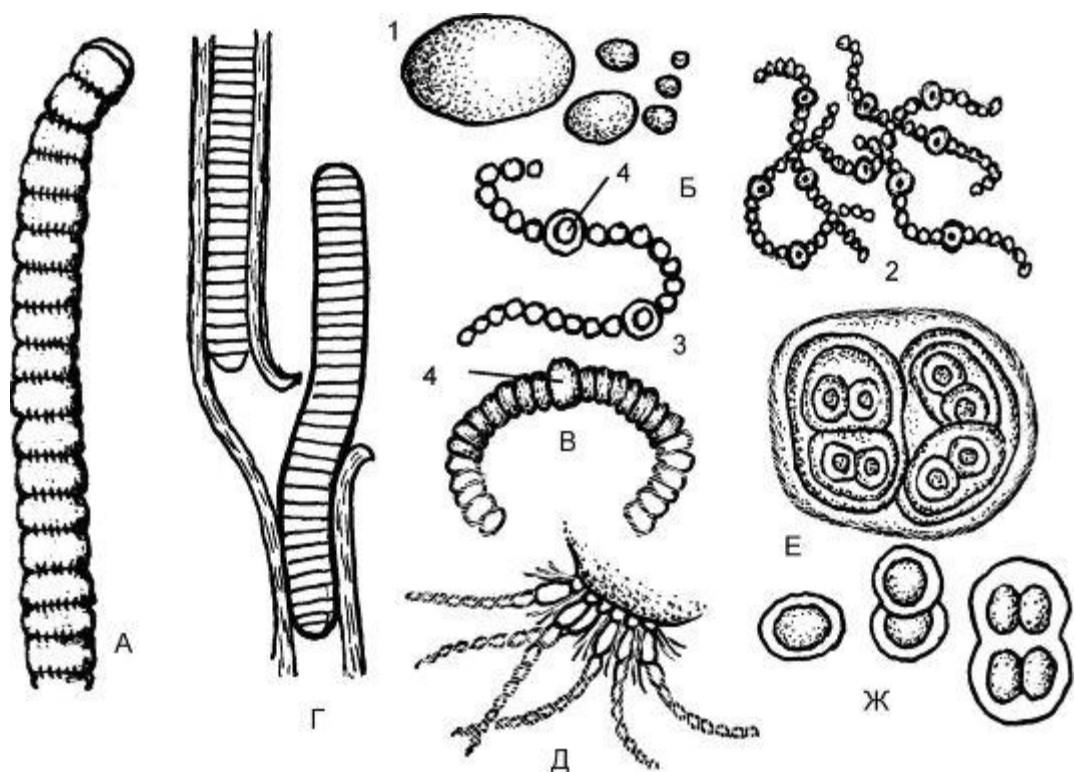


Рис. 5.4. Сине-зеленые водоросли (цианобактерии) (Cyanophyta):

А - осциллятория (Oscillatoria); Б - носток (Nostoc); В - анабена (Anabaena); Г - лингбия (Lyngbya); Д - ривулярия (Rivularia); Е - глеокапса (Gloeocapsa); Ж - хроококк (Chroococcus); 1 - общий вид; 2 - вид при малом увеличении микроскопа; 3 - отдельная нить при большом увеличении; 4 - гетероцисты анабены

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

#### Размножение

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

2. В отличие от настоящих бактерий цианобактерии жгутиков не имеют. Половой процесс у них отсутствует.

#### Распространение и значение

За счет своей миксотрофности (авто- и гетеротрофный способ питания), а также фиксации азота сине-зеленые водоросли встречаются в воде и на суше. Их массовое развитие в воде вызывает ее «цветение». При гниении клеток водорослей в воду выделяются токсические вещества, поэтому она и 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 они образуют 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 с целью обогащения почвы соединениями азота. Внесение в почву перед посевом анабены повышает урожайность риса на 50% за счет фиксации азота из атмосферы. Некоторые виды спироулины (*Spirulina maxima*) содержат физиологически активные вещества,

йодсодержащие гормоны и простагландины и рекомендуются для использования в качестве пищевых добавок.

Подимперия Ядерные организмы, или Эукариоты (*Eucariota*) Царство Протоктисты(*Protoctista*)

Еще в 1866 г. Эрнст Геккель предложил наряду с двумя царствами животных и растений, 3-е царство - протисты, объединив в него и про-, и эукариотические клетки. В начале 80-х годов американская исследовательница Линн Марголис взамен термина «протисты» ввела термин «протоктисты». К протоктистам она отнесла только эукариотические организмы, относительно просто устроенные. Так, к протоктистам стали относить некоторых представителей подцарства животных - *Protozoa*, грибоподобные организмы типа оомикот, слизевиков и все эукариотические водоросли (бурые, диатомовые, зеленые и т.д.). Эти организмы характеризуются морфологическим и генетическим разнообразием, но их объединяет одно: все протоктисты - эукариоты; причем чаще это обитатели вод. Они одноклеточные, колониальные или многоклеточные, но органы у вегетативного тела отсутствуют. У всех представителей в ходе онтогенеза отсутствуют зародышевые стадии. Большинство обладает ундулиподиями на определенных стадиях развития. Питание - путем заглатывания, всасывания, если автотрофное - с помощью своеобразных пластид. Размножение вегетативное, бесполое и половое.

#### Грибоподобные протоктисты

Это - гетеротрофы, их репродуктивные клетки подвижны и снабжены 1 или 2 ундулиподиями (в отличие от грибов, у которых ундулиподии отсутствуют), реже подвижны сами амeboидные 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 (*ООМУСОТА*)

Сюда входят водные грибы, которые обитают 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. Они 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, а также *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, пораженные участки быстро отмирают. На нижней стороне листа выходят 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 могут 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*)

Насчитывает около 500 видов грибов, тесно связанных с водой. Вегетативное тело представлено голой плазменной массой или зачаточным мицелием. В основном являются паразитами водорослей, водных высших растений, грибов и беспозвоночных животных. Многие представители вызывают различные болезни сельскохозяйственных растений.

*Синхитрии*. Наиболее важным из 200 представителей этого рода является *Synchytrium endobioticum* - возбудитель рака картофеля. Тело паразита представлено плазмодием. Бесполое размножение происходит при помощи зооспор, половой процесс - изогамный. Из зиготы образуется циста, сохраняющая жизнеспособность в течение многих лет. На пораженных этим грибом клубнях картофеля образуются напоминающие губку бугристые опухоли, 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 (800-900 млн лет назад). 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, накапливающимися в клетке, числом и строением ундулиподиев, а также особенностями строения митохондрий. Большинство водорослей живет в пресноводных водоемах и морях и делится на 2 большие экологические группы: *планктонные* и *бентосные*. Водоросли, входящие в планктон, составляют его фототрофную часть, так называемый *фитопланктон*. Последний 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 экологические группы наземных (на камнях, скалах), почвенных водорослей, водорослей 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. 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, окружая крупную вакуоль. Кроме характерных для всех растений органоидов (ЭПС, рибосомы, аппарат Гольджи, пластиды, митохондрии и ядро), у многих водорослей присутствуют центриоли. Интересно отметить, что пластиды чрезвычайно разнообразны по форме и составу пигмента. Многие пластиды имеют небольшие включения - *пиреноиды*, на которых откладываются крахмальные зерна. Как правило, пластиды водорослей называют *хроматофорами*.

### Размножение:

- *вегетативное* - например фрагментация (разрыв на отдельные участки таллома);
- *бесполое* - с помощью спор: подвижных, снабженных ундулиподиями (*зооспоры*), или с помощью *апланоспор* - неподвижных клеток, лишенных ундулиподиев;



- *половое* - слияние или копуляция 2 половых клеток-гамет, образующихся в специальных материнских клетках - гаметангиях. У водорослей встречаются *хологамия*, *гетерогамия*, *изогамия* и *оогамия*. У некоторых зеленых водорослей наблюдается половой процесс, называемый *конъюгацией*. При конъюгации сливается содержимое 2 недифференцированных вегетативных клеток, выполняющих функции гамет.

У водорослей впервые в цикле развития возникло чередование полового гаплоидного и бесполого диплоидного поколения.

#### ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ (*EUGLENOPHYCOTA*)

Среди примерно 1 тыс. представителей этого отдела - эвгленовые водоросли - одноклеточные микроскопические организмы (рис. 5.5). Эвгленовые водоросли являются миксотрофами, так как для них характерно автотрофное питание, а для некоторых видов - голозойное (путем заглатывания с помощью ротового аппарата).

Эвгленовые обитают в пресных водоемах, богатых органикой. Они имеют плотную эластичную оболочку *пелликулу* и 2 ундулиподия.

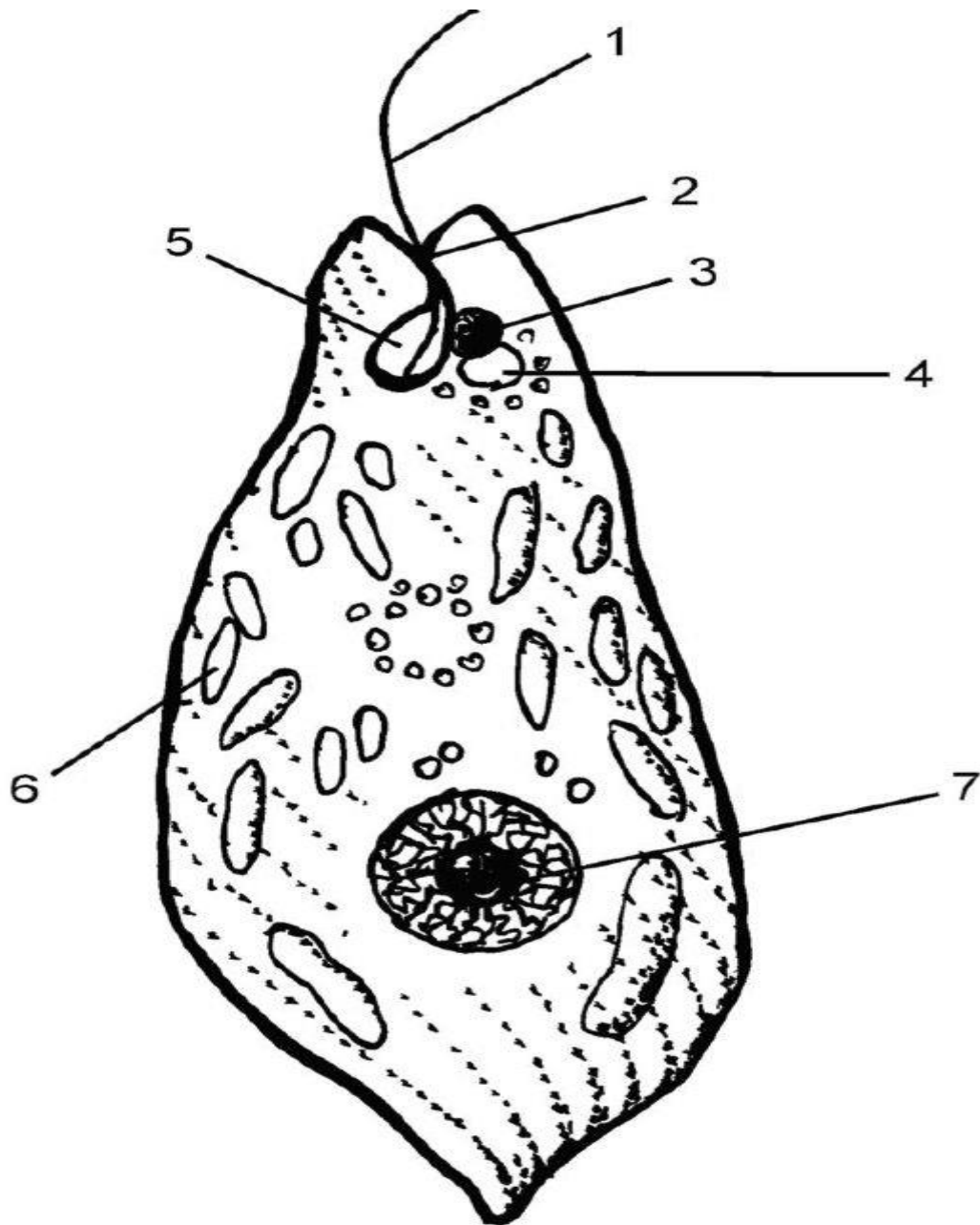


Рис. 5.5. Эвглена зеленая:

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

Один из них (длинный) участвует в движении и обычно направлен вперед, а короткий 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 клетка изменяет форму тела. Это явление называют *эвгленидным движением*.

Клетка водоросли имеет одно ядро, пиреноиды, пластиды, форма которых разная (зернистая, лентовидная, блюдцевидная). Пластиды содержат пигменты: хлорофиллы *a* и *b*,  $\beta$ -каротин, ксантофиллы и окружены прилегающей к ним мембраной ЭПС. Основным продуктом ассимиляции - парамилон - полимер глюкозы, близкий по составу к ламинарину. У некоторых эвгленивых имеется фоточувствительный красный глазок (*стигма*), содержащий  $\beta$ -каротин.

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

#### ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (БАГРЯНКИ) - *Rhodophycota* (*Rhodophyta*)

Красные водоросли представляют собой древнюю группу многоклеточных организмов, во многих учебниках выделяемых в особое подцарство. Древнейшие багрянки были обнаружены в кембрии (возраст 550 млн лет). Описано около 41 тыс. 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. 5.6). Нередко эти нити склеены слизистым веществом, поэтому они скользкие на ощупь. В состав слизи входят сульфатированные полимеры галактозы, например агар. Клеточная стенка двуслойная. Наружный слой состоит из пектиновых соединений, внутренний - из гемицеллюлоз, которые могут сильно набухать и образовывать слизистую массу. Пектиновые вещества способны растворяться в кипящей воде, образуя коллоидный раствор.

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

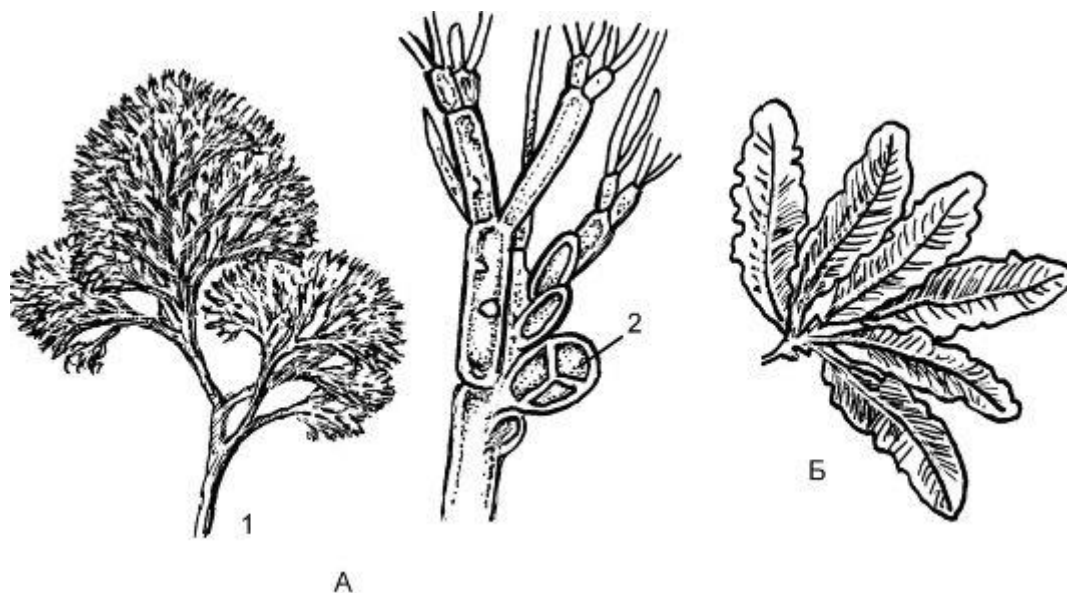


Рис. 5.6. Багрянки:

А - каллитамнион: 1 - внешний вид; 2 - тетраспорангии; Б - делоосприя

Продуктом ассимиляции является «багрянковый крахмал», откладывающийся 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, лишенные ундулиподиев, сперматии. Последние с током воды 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. Они прорастают в гаплоидный таллом, на котором вновь образуются половые органы красных водорослей.

Среди багрянок ценны виды родов *Родимения* (*Rodimenia*) и *Порфира* (*Porphyra*). Некоторые багрянки из рода *Анфельция* служат сырьем для получения агара-агара, основой которого являются фикоколлоиды, используемые в микробиологии (для приготовления сред при культивировании микроорганизмов), а также в пищевой промышленности.

#### ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (*РНАЕОРНУТА*)

Бурые водоросли (около 1500 видов) - многоклеточные организмы, обитающие во всех морях. Это самые крупные из известных водорослей. В хозяйственном отношении наиболее важен род *Ламинария* (*Laminaria*). *Ламинария сахарная* - представитель северных морей и Дальнего Востока. Отдельные особи достигают 10-60 м в длину (рис. 5.7).

##### Общая характеристика

Тело ламинарии разделено на части: *листовая пластинка*, *стволик* и *ризиды*. Листовая пластинка каждый год обновляется, а стволик и ризиды зимуют. Клетки содержат одно ядро, несколько вакуолей и имеют сильно ослизняющиеся стенки. Хроматофор округлый, в виде зерен, содержит пигменты: хлорофилл, каротин, ксантофилл и фукоксантин. Избыток фукоксантина придает водоросли бурую окраску. Запасной полисахарид - *ламинарин*, откладывающийся вне хлоропласта (в цитоплазме).

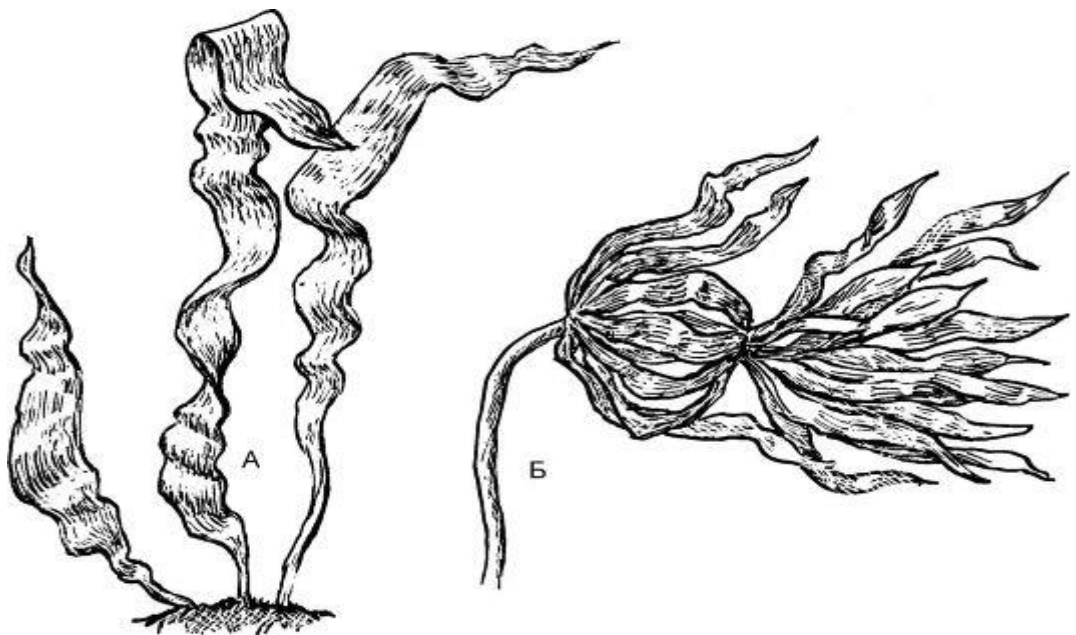


Рис. 5.7. Бурые водоросли:

А - ламинария сахарная (*Laminaria saccharina*); Б - ламинария северная (*L. hyperborea*)

Размножение: вегетативное (частями таллома); бесполое (зооспорами); половое (оогония с чередованием диплоидной и гаплоидной ядерных фаз).

Половое размножение - оогамия

Взрослое растение ламинарии является спорофитом (бесполая фаза). В зооспорангиях, находящихся на листовой пластине, в результате мейоза образуются подвижные зооспоры. Подвижность им придают 2 неравных жгутика, прикрепленных к зооспоре сбоку. Зооспоры попадают на дно и прорастают в заростки (гаметофиты) - микроскопические образования, несущие гаметы. На одних гаплоидных заростках образуются женские половые органы - оогоний с яйцеклеткой, на других - мужские - антеридий со сперматозоидами. Вышедшая яйцеклетка из оогония оплодотворяется сперматозоидом с образованием диплоидной зиготы, которая сразу же, без периода покоя, прорастает во взрослую особь (рис. 5.8).

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.

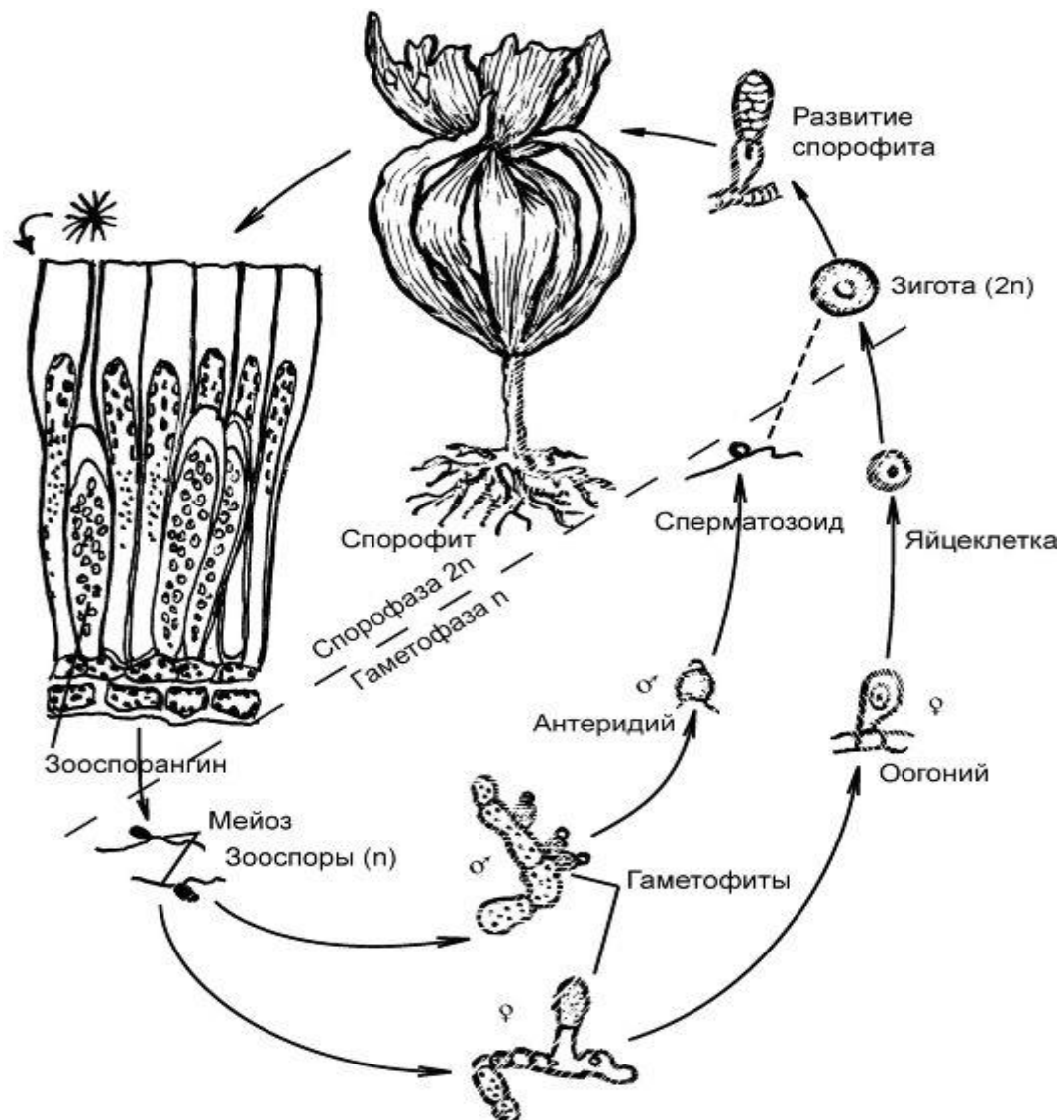


Рис. 5.8. Чередование поколений и смена ядерных фаз у бурой водоросли ламинарии

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. Используют как добавку к кормам сельскохозяйственных животных. Кроме того, они служат сырьем для получения йода и брома.

#### ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (*CHLOROPHYTA*)

Это самый обширный среди водорослей отдел, насчитывающий свыше 13 тыс. видов. Включает в себя несколько классов, наиболее распространенные из которых - равножгутиковые, сеплянки и харовые. Зеленые водоросли разнообразны по внешнему виду: одноклеточные, колониальные, многоклеточные, нитчатые и т.д. Представители отдела зеленых водорослей большей частью обитают в пресных водоемах; у них зеленая окраска из-за преобладания хлорофилла. 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. 5.9) совсем не похожа на растение, так как она активно движется, и у нее имеются пульсирующие вакуоли. Для нее характерны типичные для эукариот органеллы: аппарат Гольджи, митохондрии, рибосомы, хроматофоры и мелкие вакуоли. В хроматофорах многих водорослей выявлена особая структура - *пиреноид*. Это белковое образование, осуществляющее фиксацию двуокиси углерода. Пиреноид участвует в запасании углеводов (например крахмала). Красный глазок (стигма) воспринимает изменения в интенсивности освещения, и клетка либо перемещается туда, где интенсивность света оптимальна для фото- синтеза, либо остается на месте, если освещенность достаточная. Такая ответная реакция называется *фототаксисом*.

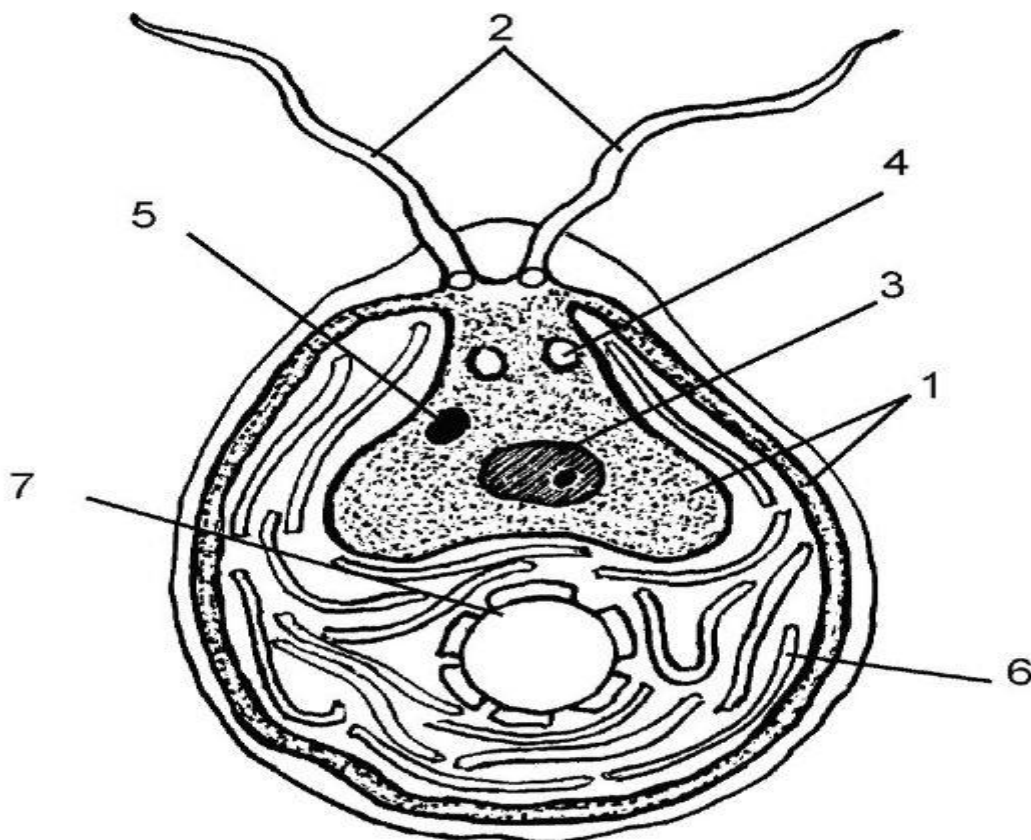


Рис. 5.9. Строение зеленой водоросли (на примере хламидомонады - *Chlamydomonas sp.*):

1 - цитоплазма; 2 - ундулиподии; 3 - ядро; 4 - пульсирующие вакуоли; 5- стигма «красный глазок»; 6 - хроматофор; 7- пиреноид

Размножение. Взрослая особь хламидомонады гаплоидна и имеет 2 типа размножения - бесполое и половое.

*Бесполое размножение* осуществляется с помощью зооспор (рис. 5.10). Родительская клетка теряет жгутики, стенки ее ослизняются (обычно это происходит при подсыхании водоема), и протопласт клетки делится на 2 дочерних протопласта. В это время происходит митотическое деление ядра; кроме того, делится и хроматофор. У дочерних протопластов образуются новые клеточные стенки, новые глазки и жгутики. В образовании жгутиков участвуют базальные тельца. Клеточная стенка родительской клетки ослизняется, и дочерние клетки, которые называются 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.

Рассмотрим размножение хламидомонады на примере ее изогамных видов.

Гаплоидные гетероталличные родительские клетки хламидомонады сближаются, сбрасывают свои оболочки и взаимодействуют в дальнейшем как гаметы. Далее происходит изогамия с образованием диплоидной зиготы с 4 жгутиками. Позднее зигота отбрасывает жгутики, образуя прочную клеточную стенку и накапливая запасные питательные вещества. Далее в зиготе происходит мейоз ядра и высвобождаются 4 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 (см. рис. 5.10, Б).

Класс Равножгутиковые. Порядок вольвоксовые. Род Вольвокс (*Volvox*) Колониальная водоросль, имеющая шаровидную форму (2-3 мм). Колонии вольвокса состоят из многих (500-600 тыс.) клеток, расположенных по периферии шара в один слой. Каждая клетка имеет 2 жгутика, обращенных к наружи шара, и по строению напоминает клетку хламидомонады. Внутренняя полость шара занята слизью. Все вегетативные клетки связаны между собой тяжами цитоплазмы и выполняют функции движения и питания (рис. 5.11). Функцию полового размножения выполняют другие специализированные клетки, отличающиеся более крупными размерами и отсутствием жгутиков.

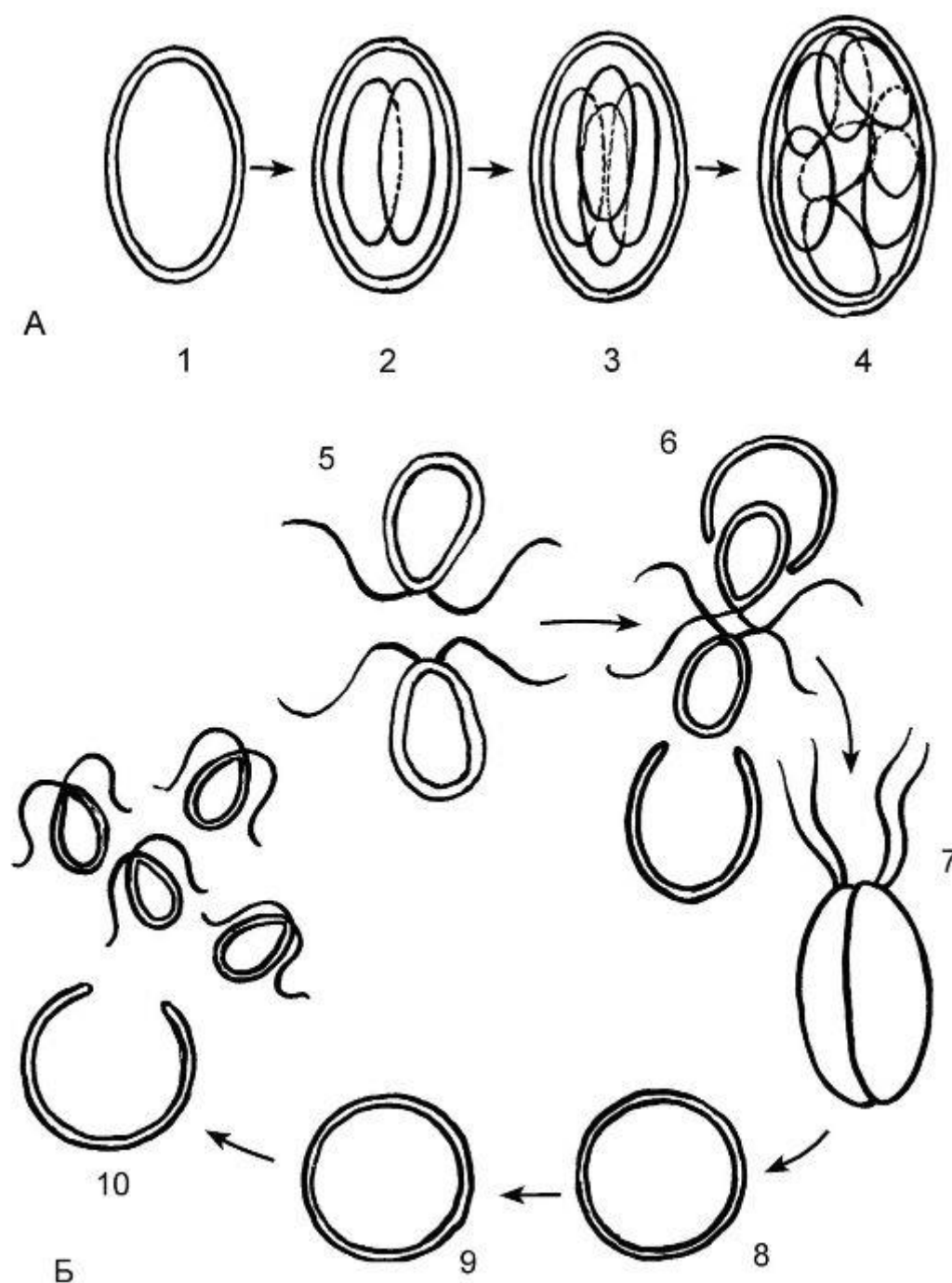


Рис. 5.10. Размножение хламидомонады:

А - бесполое размножение: 1 - родительская клетка; 2 - 1-е деление (два протопласта); 3 - 2-е деление (четыре протопласта); 4 - 3-е деление (восемь протопластов);

Б - половое размножение: 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

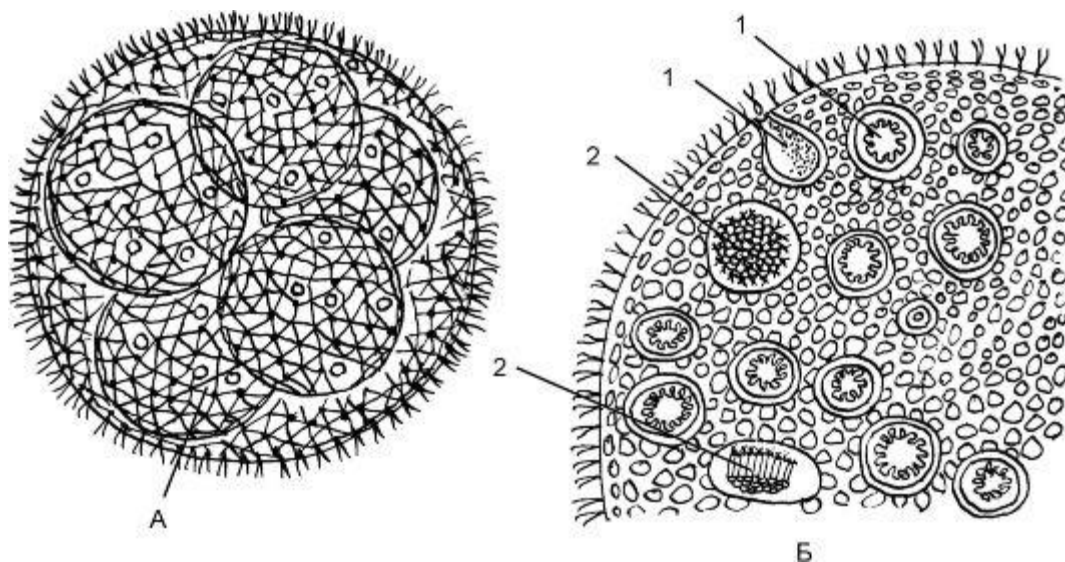


Рис. 5.11. Строение вольвокса:

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 освобождаются лишь после ее 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. Диплоидная зигота называется *ооспорой*; обычно она прорастает весной. 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 происходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота (рис. 5.12).



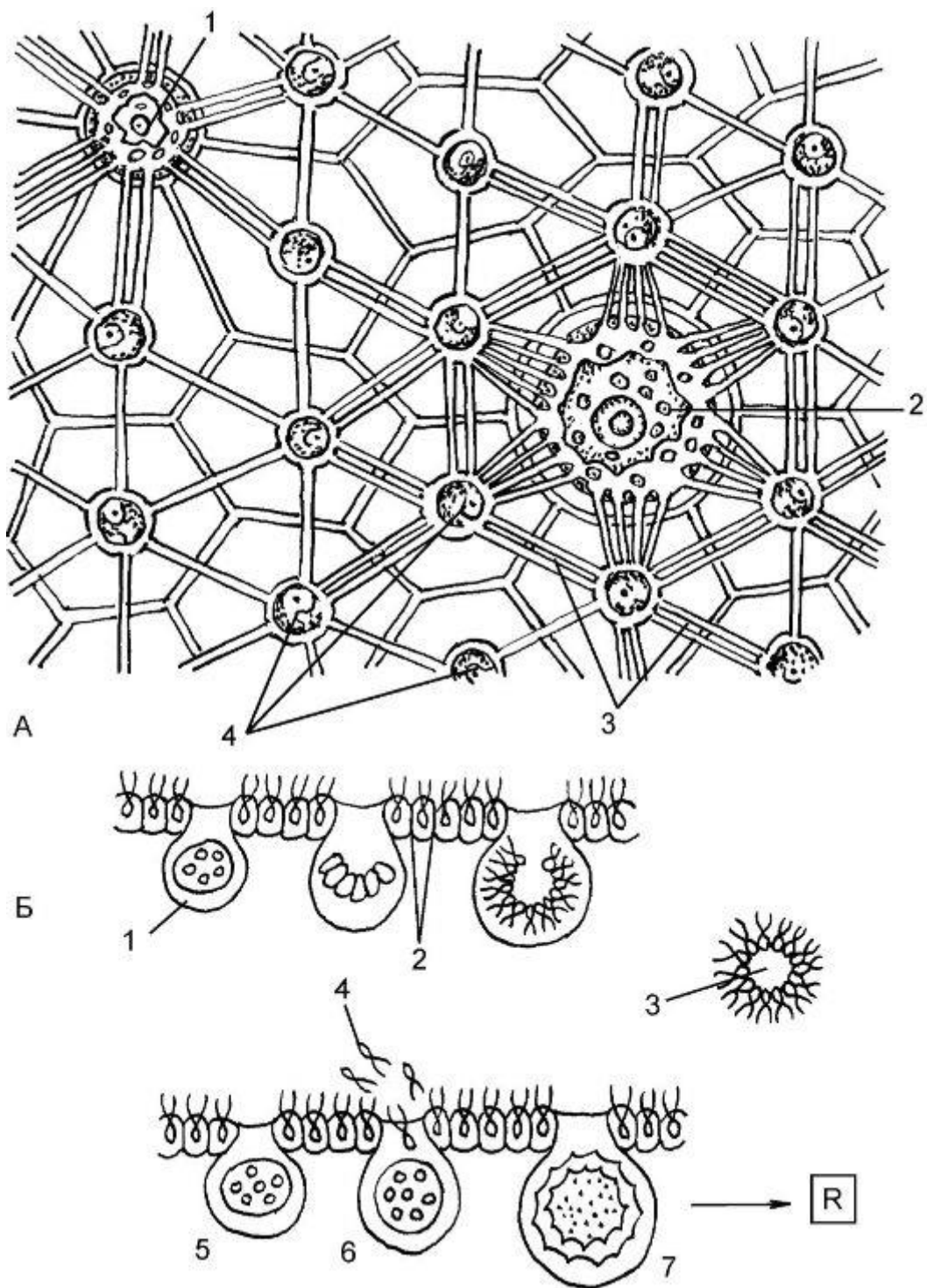


Рис. 5.12. Половое размножение вольвокса:

А - вид колонии с поверхности: 1 - клетка, образующая спермии; 2 - клетка, образующая яйца; 3 - цитоплазматические связи; 4 - соматические клетки; Б - образование половых клеток и зиготы: 1 - клетка, образующая спермии; 2 - соматические клетки; 3 - шаровидная структура, образованная спермиями; 4 - спермии; 5 - клетка, образующая яйца; 6 - оплодотворенное яйцо; 7 - диплоидная зигота; R - мейоз

Класс Равножгутиковые. Порядок хлорококковые или протококковые водоросли. Род Хлорелла (*Chlorella*)

Род Хлорелла объединяет одноклеточные водоросли, широко распространенные в пресных водоемах, почве. Клетки покрыты оболочкой, содержат чашевидный хроматофор, ядро - одно. Половой процесс отсутствует. При бесполом размножении

материнская клетка делится на 4-10 частей. Образуются неподвижные, т.е. без жгутиков, автоспоры, которые еще в материнской клетке покрываются собственной оболочкой и выходят из нее после разрыва материнской оболочки (рис. 5.13).

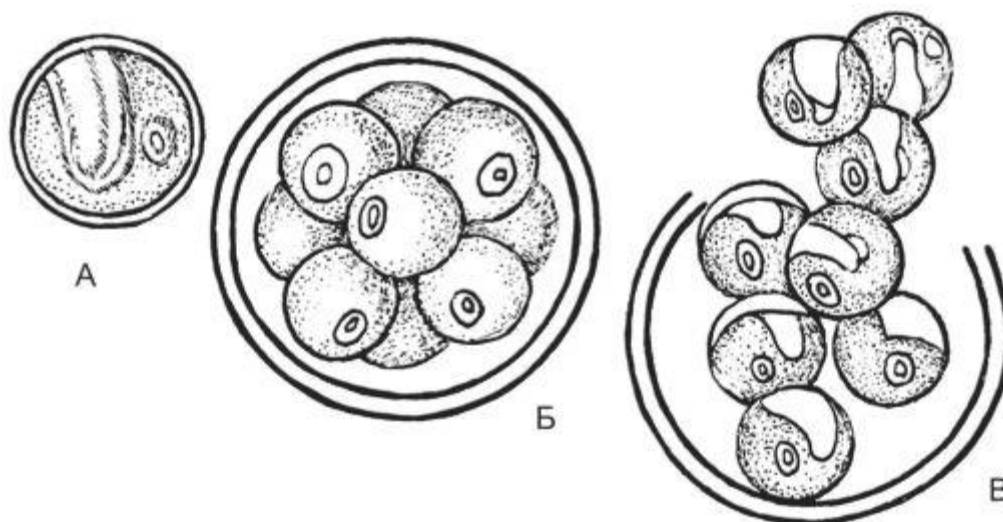


Рис. 5.13. Хлорококковые - хлорелла: А - вегетативная клетка; Б - образование автоспор; В - выход автоспор наружу

Хлорелла характеризуется очень быстрыми темпами размножения. Каждая клетка в течение суток может образовывать до 10 дочерних. Хлорелла способна использовать от 10 до 12% световой энергии (у наземных растений - 1-2%). В сухом веществе содержится: 50% белков, 22% жиров, 12% углеводов, 10% минеральных солей, витамины В, К, С (больше, чем в лимонном соке). Свойство хлореллы быстро накапливать биомассу используется для получения дешевого корма. Она получила применение при полетах космонавтов как источник пищи и кислорода.

Класс Сцеплянки. Род Спирогира (*Spirogyra*)

У представителей этого класса наблюдается особый половой процесс (конъюгация), а образование зооспор отсутствует.

Одним из представителей класса является спирогира - многоклеточная нитчатая водоросль, свободно плавающая на поверхности пресных водоемов. В центре каждой клетки находится ядро, «подвеспирогиры (*Spirogyra* sp.): 1 - часть таллома, 2-4 - последовательные стадии конъюгации; 4,5 - зигота; 6 - зигота с 4 гаплоидными ядрами, возникающими в результате мейоза; 7 - зигота с 1 функционирующим гаплоидным ядром (прочие отмерли); 8 - прорастание зиготы; 9 - клеточная стенка; 10 - цитоплазма; 11 - ядро; 12 - хроматофор; 13 - пиреноиды; 14 - вакуоли шенное» на тяжах цитоплазмы (рис. 5.14). Имеется спирально закрученный хроматофор с пиреноидами. Размножение:

- *вегетативное размножение* происходит частями таллома, т.е. путем разрыва нитей на отдельные участки или даже отдельные клетки;

- *половой процесс - конъюгация*. При конъюгации у 2 гетероталлических параллельно располагающихся нитей водоросли у супротивных клеток образуются выросты. В месте соприкосновения этих 2 выростов оболочки растворяются и образуется *копуляционный канал*. По этому каналу происходит слияние содержимого 2 клеток с образованием зиготы. Зигота округляется, покрывается толстой оболочкой и переходит в состояние покоя. После периода покоя зигота редуционно делится и образуются 4 новые клетки, из которых 3 отмирают, а 1 прорастает в новую особь. Таким образом, спирогира проходит свой жизненный цикл в гаплоидной фазе, а диплоидна только зигота.

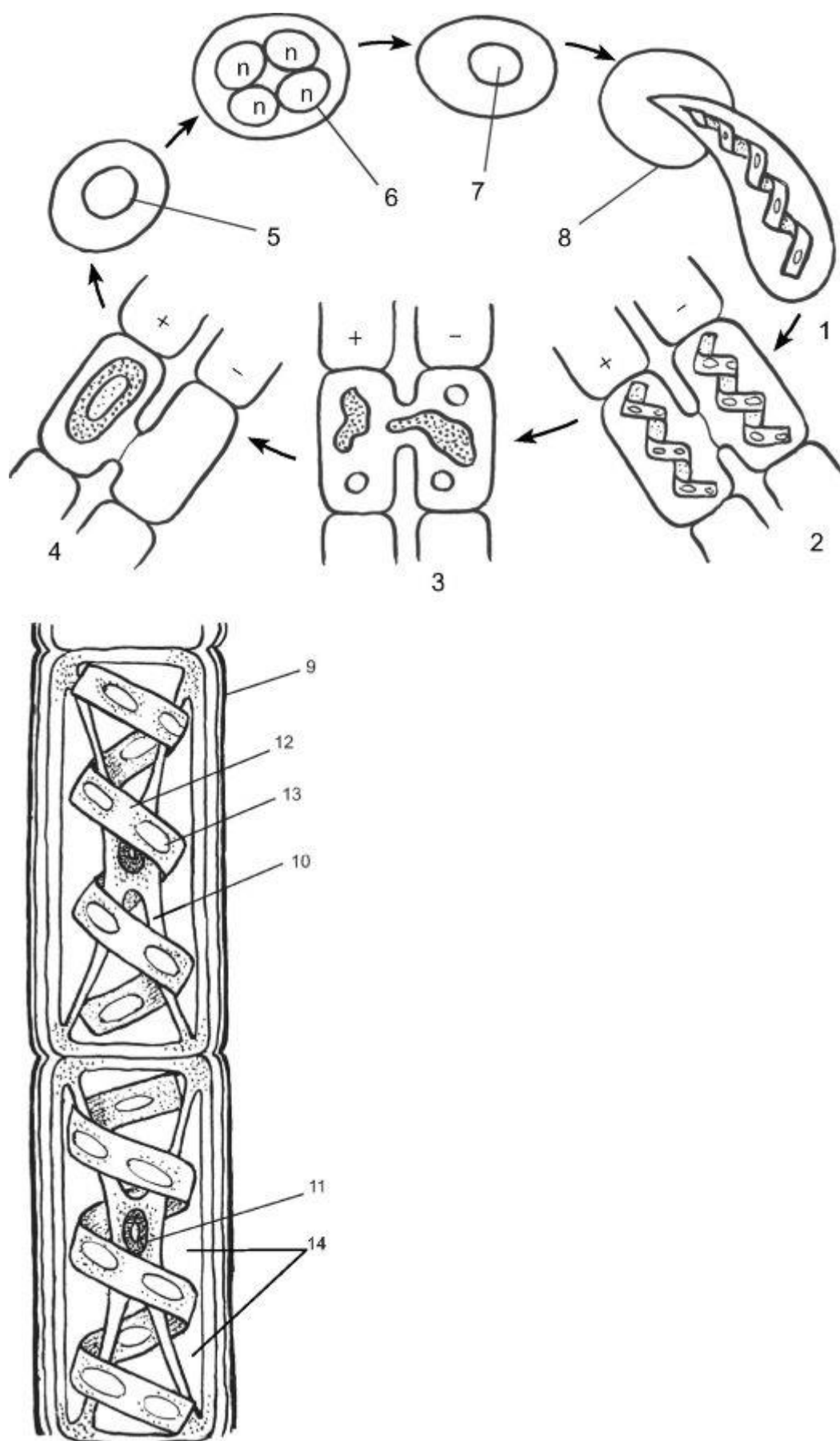


Рис. 5.14. Чередование поколений и смена ядерных фаз у зеленой водоросли

## Царство Грибы (Mycota, Fungi)

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

### Общая характеристика

Тело гриба представляет собой *мицелий*, состоящий из тонких нитей - *гиф*. Мицелий имеет тесную связь с субстратом, что обусловлено осмотическим поглощением питательных веществ. У *высших* грибов мицелий разделен на отдельные клетки перегородками - септами, т.е. у них септированный (*клеточный*) мицелий. *Низшие* грибы имеют *неклеточное строение* мицелия, так как 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. Существуют две теории происхождения грибов: животная и растительная, поскольку клетки грибов имеют признаки как животной, так и растительной клетки (табл. 5.2).

*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 являются бесхлорофильными организмами, т.е. происходят от простейших гетеротрофных организмов, а не от водорослей. Эта теория предпочтительнее, поскольку бесхлорофильные водоросли, относимые к зеленым, в качестве запасного продукта накапливают крахмал, в то время как у грибов крахмала нет.

Таблица 5.2. Особенности строения грибной клетки

Признаки растений	Признаки животных
Наличие клеточной стенки	Наличие хитина в белковой клеточной стенке Отсутствие хлорофилла
Неподвижность	Гетеротрофный способ питания
	Запасное вещество гликоген. Продукт обмена — мочевины
	Наличие центриолей
	Митохондрии с пластинчатыми кристами

Грибы - это гетеротрофы. Как и бактериям, им свойственно внеклеточное переваривание, осуществляемое за счет выделения во внешнюю среду ферментов. Всасывание 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 - белки.

Грибы могут быть паразитами, сапрофитами и симбионтами. Среди паразитов выделяют облигатные и факультативные. Облигатные паразиты узко специализированы 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 (например, картофельный гриб фитофтора, поражающий многие растения семейства Пасленовые).

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

Размножаться грибы могут вегетативно, бесполом и половым путем.

*Вегетативное* размножение может происходить частями мицелия (почти у всех грибов), почкованием (дрожжи). *Бесполое* размножение происходит за счет образования зооспор, спорангиоспор и конидий.

*Зооспоры* образуются у грибов, ведущих водный образ жизни (хи- тридиомицеты, оомицеты). Их подвижность обеспечивают жгутики (их 1 или 2). Образуются внутри одноклеточных зооспорангиев и при созревании выходят в воду. Покрываются оболочкой и прорастают в новую особь.

*Спорангиеспоры* образуются эндогенно - внутри одноклеточных спорангиев, возникающих на гифах-спорангиеносцах. В одном спорангии может быть до 10 тыс. спор, которые при созревании выходят из спорангия и распространяются ветром на значительные расстояния. Попадая в благоприятные условия, спора прорастает в новый мицелий (например, у мукора).

*Конидии* образуются экзогенно на особых гифах - конидиеносцах. Конидии образуют цепочки, отчлениваются и в благоприятной среде прорастают в новый мицелий (например, у пеницилла).

*Половое размножение у низших грибов* происходит:

- при слиянии гамет - *гаметогамия* (изогамия, гетерогамия и оогамия);
- при слиянии двух многоядерных специализированных половых органов (гаметангиев) - *зигогамия*.

*Половое размножение у высших грибов:*

- *гаметангиогамия*; архикарп - женский гаметангий, антеридий - мужской (у сумчатых грибов);
- *соматогамия* - слияние гаплоидных соматических клеток гетероталлических гиф (+ и - физиологически различных гиф), например у высших базидиальных грибов.

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

К низшим грибам относится отдел зигомикоты, к высшим - отделы: сумчатые, базидиомикоты, несовершенные.

#### ОТДЕЛ ЗИГОМИКОТЫ (*ZYGOMYCOTA*)

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

Мукор широко распространен в природе как белая плесень (рис. 5.15). Сапрофит по способу питания; развивается на почве, пищевых продуктах. Гифы мицелия представляют собой вытянутую разросшуюся гигантскую клетку с множеством ядер (неклеточное строение). Ядра - с гаплоидным набором хромосом (n). На мицелии развиваются

многочисленные вертикальные спорангиеносцы с буро-черными спорангиями. В результате митоза содержимое спорангия распадается на множество спор (до 10 тыс.). После созревания оболочка спорангия лопається, и споры рассеиваются, прорастая в новые особи. Размножение может быть бесполым (спорами), вегетативным (частями мицелия), редко - половым (зигогамия).

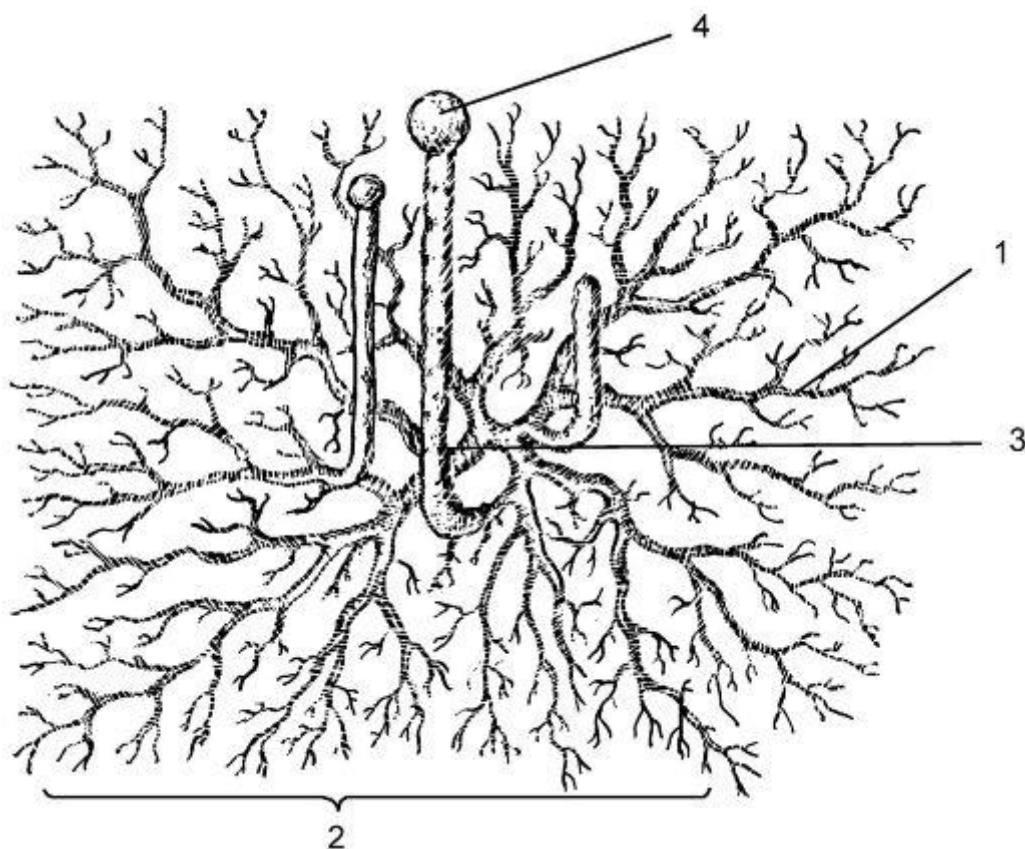


Рис. 5.15. Строение муко́ра (*Mucor mucedo*): 1 - гифа; 2 - мицелий; 3 - спорангиеносец; 4 - спорангий со спорами

При зигогамии (рис. 5.16) физиологически различные гифы - гетероталлические, условно обозначаемые как + и -, начинают расти навстречу друг к другу. На концах гиф образуются гаметангии, отделяющиеся перегородками от остальной гифы. Далее происходит гаметангиогамия, состоящая в слиянии 2 специализированных половых структур (гаметангиев), не дифференцированных на гаметы, и образуется зигота с множеством диплоидных ядер. Зигота покрывается толстой бурой оболочкой. После периода покоя ядра претерпевают мейоз, а зигота прорастает в зародышевый спорангий. В него переходят гаплоидные ядра + и -, образовавшиеся после мейоза. В спорангии формируются споры, после их созревания спорангий вскрывается, споры рассеиваются и прорастают в новые мицелии (+ и -).

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

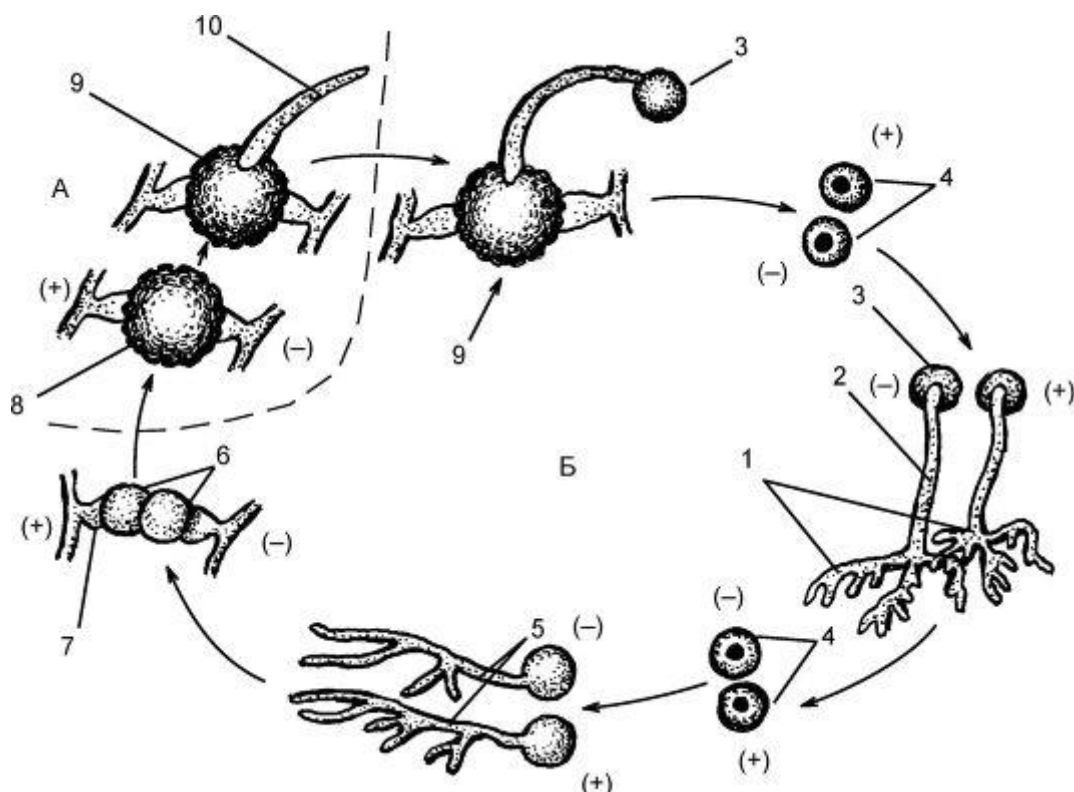


Рис. 5.16. Жизненный цикл мукора (Mucor): А - гаплоидная фаза; Б - диплоидная фаза: 1 - два гетероталлических (противоположных по физиологическому знаку) мицелия; 2 - спорангиеносец; 3 - спорангий; 4 - споры; 5 - прорастание спор; 6 - гаметангий; 7 - подвесок; 8 - зигоспора; 9 - прорастающая зигоспора; 10 - прорастающий мицелий

#### ОТДЕЛ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ, ИЛИ АСКОМИКОТЫ (ASCOMYCOTA)

Это один из наиболее обширных классов грибов, включающий более 30 тыс. видов. К этому классу относятся 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 это сапрофиты. Мицелий сумчатых грибов является септированным, т.е. разделен на клетки (с гаплоидным набором хромосом). Характерный признак аскомикот - наличие сумок (аск), образующихся в результате полового процесса. Сумки - замкнутые структуры, содержащие определенное количество аскоспор (споры полового размножения) и образующиеся в результате мейоза.

У многих аскомикот сумки образуются в плодовых телах (*подкласс Плодосумчатые*). Различают 3 типа плодовых тел: *клейстотеций*, *перитеций* и *апотеций*. У других представителей сумки лежат открыто на мицелии (*подкласс 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 (*Hemiascomycetidae*)

Наиболее распространенным и имеющим практическое значение является род *Дрожжи* (*Saccharomyces*). Дрожжи представлены единичными, овальными клетками (рис. 5.17). Для дрожжей характерно вегетативное размножение, осуществляющееся почкованием; для этого им необходимы питательная среда, наличие в ней сахара и определенная температура. При неблагоприятных условиях происходит *половой процесс*; при слиянии 2 гаплоидных дочерних клеток (хологамия) образуется зигота,

превращающаяся в сумку. В результате мейоза в сумке образуются четыре споры (аскоспоры), прорастающие в новые дрожжевые клетки.

*Пекарские дрожжи (Saccharomyces cerevisiae)* объединяют многие выведенные в культуре дрожжи: спиртовые, пивные, винные, хлебопекарные. Все эти дрожжи разлагают сахар на этиловый спирт и  $\text{CO}_2$ . Так, при добавлении дрожжей в тесто они начинают разлагать имеющуюся там глюкозу, образующуюся из крахмала. При этом выделяется  $\text{CO}_2$ , обеспечивающий тесту пористость и увеличение объема. При выпечке этанол и  $\text{CO}_2$  улетучиваются.

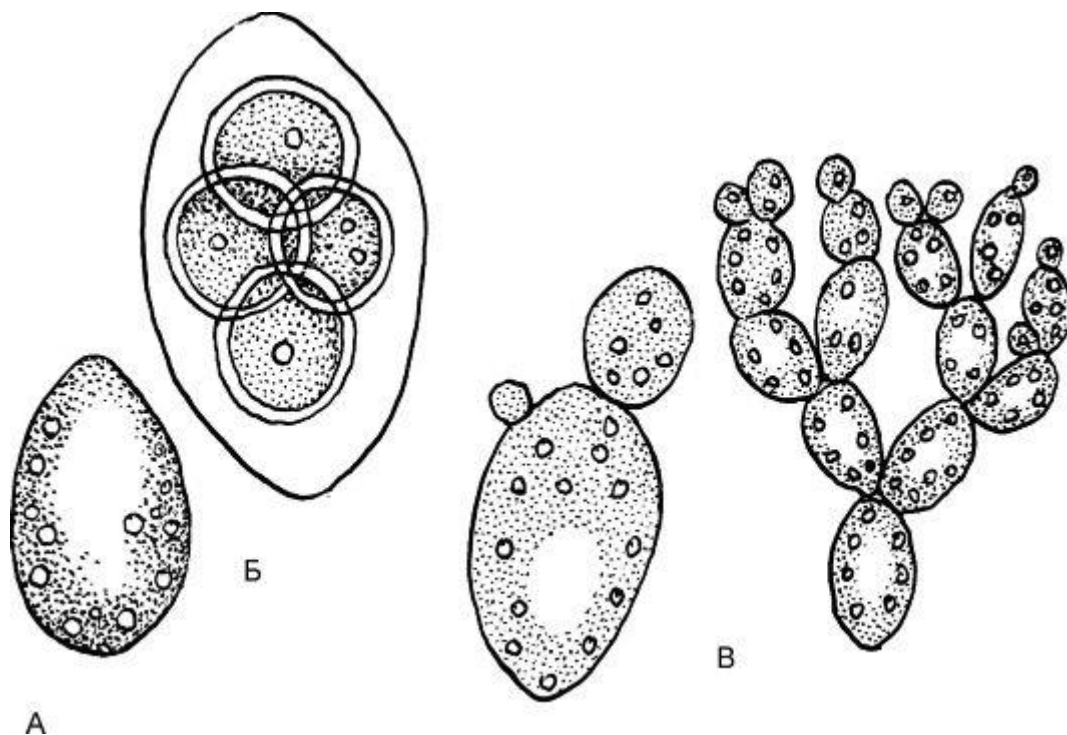


Рис. 5.17. Дрожжи пивные (*Saccharomyces cerevisiae*): А - одноклеточный таллом; Б - сумка с аскоспорами; В - почкование

Дрожжи являются ценным пищевым и кормовым продуктом. Содержат до 50% белка, а также жиры и углеводы. Синтезируют в больших количествах витамины, особенно  $\text{B}_2$ . Их используют при лечении малокровия, а также как источник белка при добавлении в кормовые продукты в животноводстве и птицеводстве.

#### Подкласс Плодосумчатые (*Carpoascomycetidae*)

Представители этого подкласса характеризуются наличием плодовых тел, в которых находятся сумки. Плодовые тела образуются за счет плотного сплетения гаплоидных и дикарионных (двухядерных) гиф, называемых также аскогенными. Плодовые тела (аскокарпы) бывают 3 типов: замкнутые (закрытые) - *клеистотеции*, полузамкнутые - *перитеции*, незамкнутые (открытые) - *апотеции*.

К грибам-паразитам относится род *Спорынья (Claviceps)*. Большинство представителей рода паразитируют на злаках - культивируемых (рожь, пшеница, ячмень) и дикорастущих (тимфеевка, пырей, костер). Самый распространенный вид - *Спорынья пурпурная (Claviceps purpurea)*.



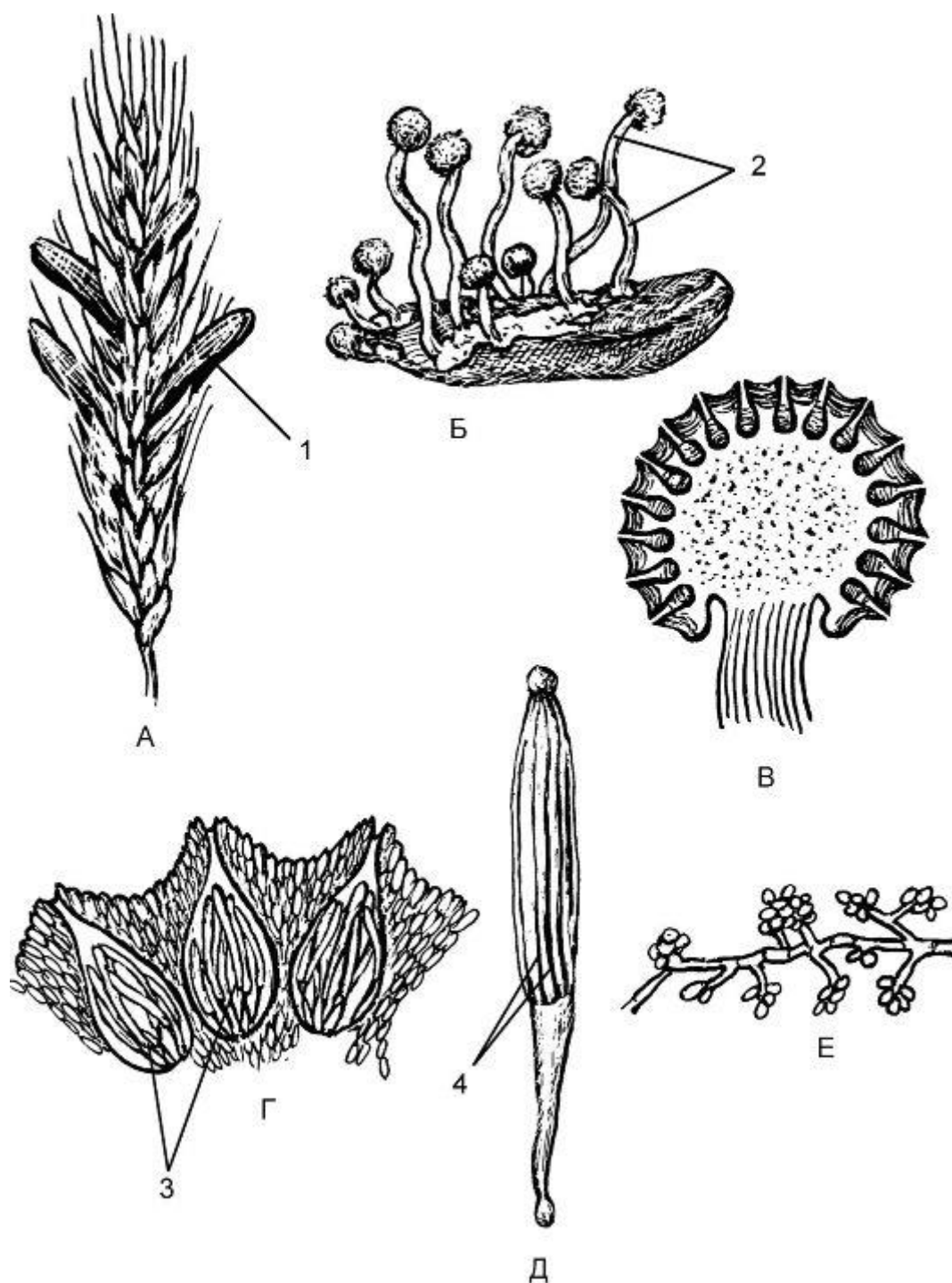


Рис. 5.18. Спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*): А - колос ржи со склероциями (1); Б - стромы (2), выросшие на перезимовавшем склероции; В - продольный срез через строму с перитециями; Г - продольный срез через перитеции (3) с сумками; Д - сумка с нитевидными аскоспорами (4); Е - конидиальное спороношение

Цикл развития спорыньи протекает со сменой ядерных фаз (рис. 5.18). Так, осенью на злаковых растениях образуются *склероциии* - темно-фиолетовые снаружи и белые внутри рожки, представляющие собой мицелий гриба (обезвоженные гифы) в стадии покоя. На зиму склероции выпадают из злаков на почву и зимуют в ней. 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 (рис. 5.19). Созревание спор идет в

результате мейоза во время цветения злака. Споры активно выбрасываются 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.

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

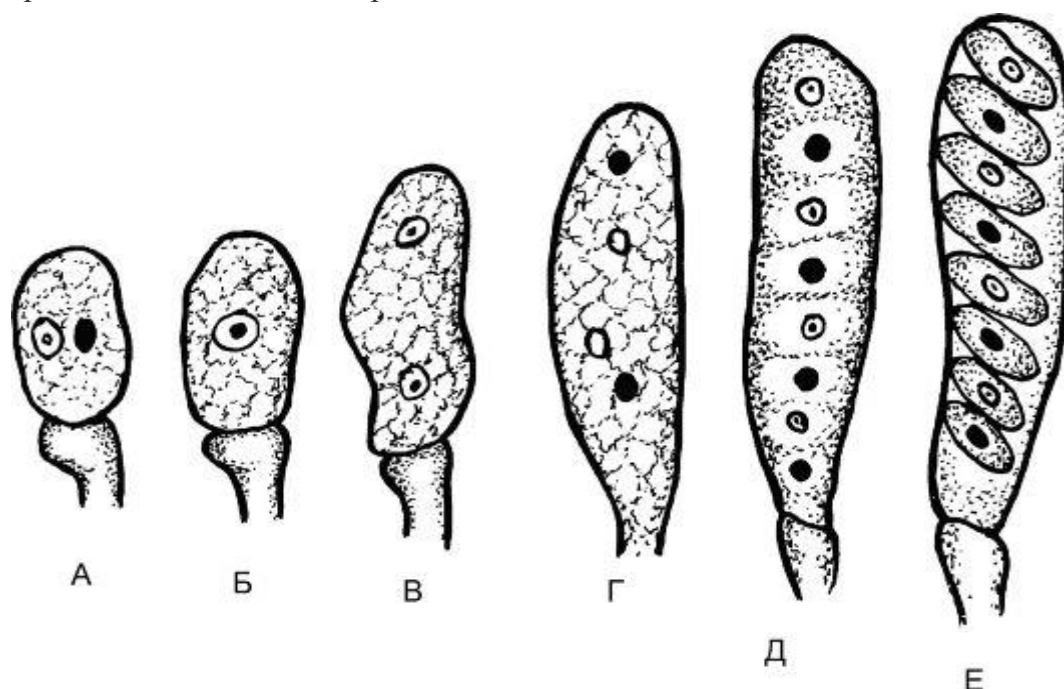


Рис. 5.19. Развитие сумки с аскоспорами: А, Б - образование зиготы на верхушке аскогенной гифы; В-Е - мейоз и развитие сумки с аскоспорами

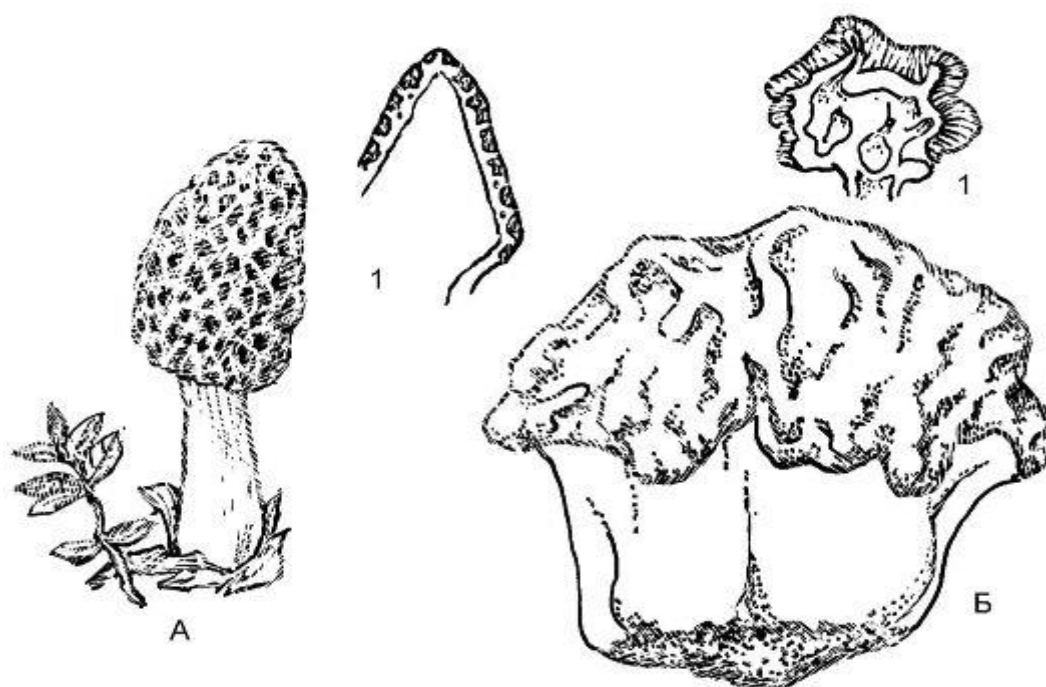


Рис. 5.20. Аскомикоты - внешний вид и плодовые тела сморчков и строчков:

А - сморчок конический (*Morchella conica*); Б - строчок обыкновенный (*Gyromitra exculenta*); 1 - разрезы плодовых тел

*Незамкнутые плодовые тела - апотеции* - встречаются у таких представителей, как сморчки (*Morchella*), строчки (*Gyromitra*). Это открытое плодовое тело обычно блюдцевидной, бокаловидной формы размером от 0,1 до 10 см, разнообразной окраски - от ярко-оранжевой или красной до коричневой и черной. Верхний слой (*гимений*) содержит множество сумок. Плодовые тела грибов из этой группы состоят из стерильной ножки и складчатой или лопастной шапки (рис. 5.20).

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

#### ОТДЕЛ БАЗИДИОМИКОТЫ (*BASIDIMYCOTA*)

В этом классе объединены почти все группы шляпочных грибов, насчитывающих около 30 тыс. видов. Вегетативное тело представлено членистым мицелием, состоящим из членистых гиф. Размножение: *вегетативное* (осуществляется частями мицелия), *бесполое* (конидиями) и *половое*.

При половом процессе специальных органов полового размножения не образуется. Половой процесс протекает в форме *соматогамии* (рис. 5.21). Из прорастающей гаплоидной базидиоспоры развивается первичный мицелий, который затем превращается в членистый. Каждый членик одноядерный. Вскоре происходит *гологамия* - слияние конечных клеток гиф. Однако слияние содержимого члеников не сопровождается слиянием ядер. Образуются дикарионы, которые затем синхронно делятся. Так формируется *вторичный дикарионный мицелий*.

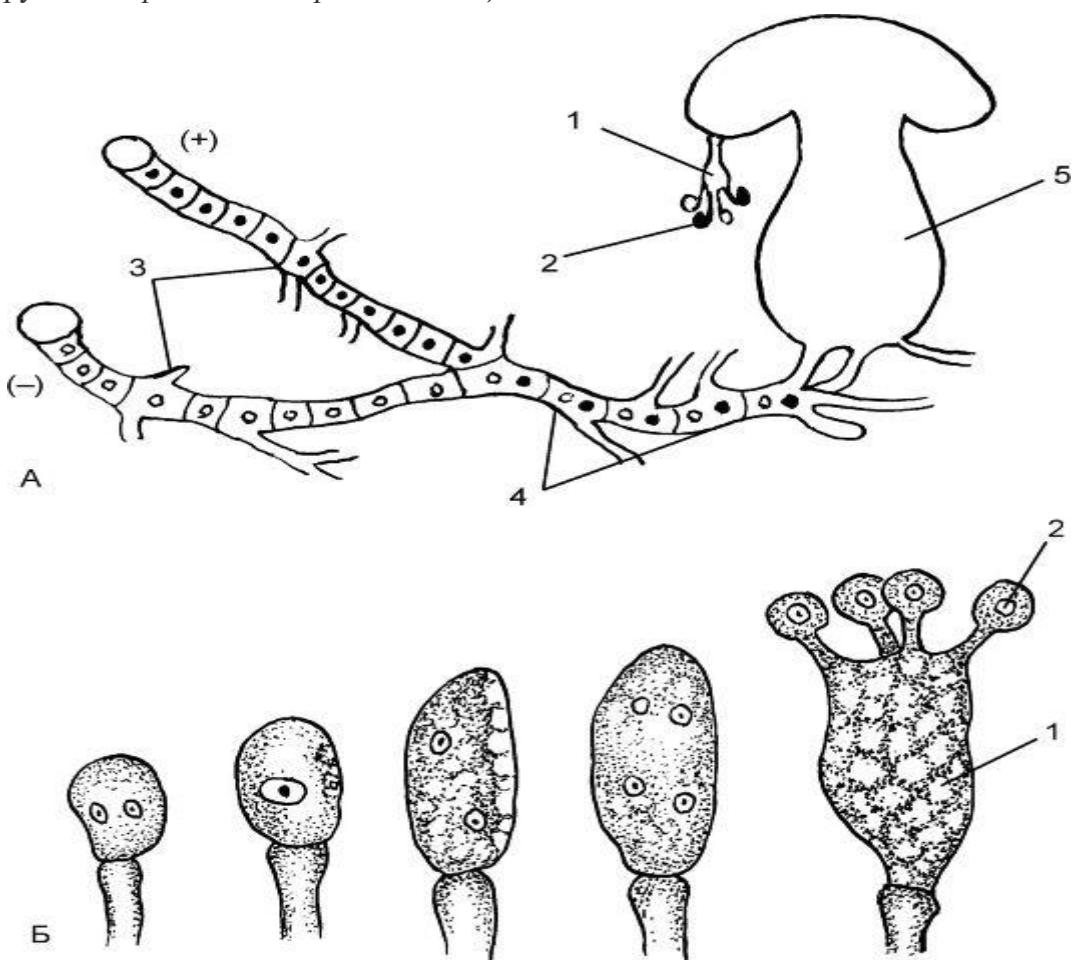


Рис. 5.21. Развитие базидиального гриба. Схема цикла развития: А - схема цикла развития: 1 - базидия; 2 - базидиоспора; 3 - первичный мицелий; 4 - дикарионный

мицелий; 5 - плодовое тело из дикарионного мицелия; Б - развитие базидии с базидиальными спорами

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 2 ядерных клеток образуются *базидии*. По своему развитию базидии гомологичны сумкам. В базидии завершается половой процесс, т.е. сливаются ядра дикариона и образуется диплоидное ядро. Такая одноклеточная базидия называется *холобазидией*. Образовавшееся диплоидное ядро делится мейозом с образованием 4 гаплоидных ядер (см. рис. 5.19, А). К этому времени в верхней части базидии образуются четыре трубчатых выроста - *стеригмы*. В стеригмы перетекают образовавшиеся ядра и формируются 4 базидиоспоры: 2 условно со знаком - и 2 со знаком +. Поэтому первичные мицелии, вырастающие из них, будут *гетероталличными*. Базидии образуются непосредственно на гифах или в плодовых телах различной формы, но чаще состоящих из шляпки и ножки. В цикле развития чередуются 3 фазы: *гаплоидная* (короткая) - это базидиоспоры, *дикарионная* (длится основную часть жизни) - дикарионный мицелий и *диплоидная* (кратковременная) - молодая базидия до образования базидиоспор.

#### ОТДЕЛ ДЕЙТЕРОМИКОТЫ (*DEUTEROMYCOTA*), ИЛИ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ (*FUNGI IMPERFECTI*)

Дейтеромикоты, наряду с базидиомикотами и аскомикотами, являются крупнейшей группой грибов, объединяющей 25-30 тыс. ви- дов. Эти грибы представляют собой бесполое формы (анаморфы), размножающиеся бесполом путем - конидиями. Жизненный цикл у них проходит в гаплоидной стадии без полового процесса. Вполне возможно, что дейтеромикоты - это наиболее специализированные линии эволюции грибов.

Дейтеромикоты широко распространены в природе и встречаются на различных субстратах, принимая вместе с другими грибами участие в разложении органических остатков и в почвообразовательном процессе. Многие грибы этого отдела паразитируют на высших растениях, вызывая серьезные болезни сельскохозяйственных культур. 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 аскомикот. Пенициллы и аспергиллы широко используются в микробиологической промышленности для биотехнологического производства ряда органических кислот (лимонной, фумаровой, глюконовой и др.), ферментов (протеиназ, амилаз и др.) и антибиотиков (пенициллина, фузагиллина). Антибиотики подавляют рост других организмов (особенно бактерий), поэтому их применяют для лечения многих заболеваний

##### Немного истории

*Первый антибиотик был открыт в 1928 г. А. Флемингом, 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*). Пеницилл имеет членистый мицелий зеленоватого цвета, состоящий из одноядерных члеников. Отходящие вверх гифы конидиеносцы ветвятся на верхнем конце на *стеригмы*. Последние по внешнему виду напоминают кисточку или кисть руки и заканчиваются цепочкой

наружных спор - конидий (рис. 5.22). *Конидии* - это споры бесполого размножения, образующиеся за счет митоза.

Наблюдается и половой процесс, в результате которого непосредственно на мицелии образуются закрытые шаровидные плодовые тела ярко-желтого цвета - *клейстотеции*. Внутри клейстотециев формируются сумки с 8 аскоспорами. Созревшие аскоспоры выходят из сумок после разрыва клейстотеция.

Пеницилл (*Penicillium*), сапрофит по способу питания, поселяясь на пищевых продуктах и изделиях (ткани, кожа), вызывает их порчу. Пеницилл используют не только в медицинской практике, но и в пищевой промышленности для приготовления особых сортов сыра («рокфор»).

Велико значение грибов в деятельности человека. Они участвуют 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, при получении белков и витаминов. Грибы образуют органически активные вещества - антибиотики, ферменты, органические кислоты и др.

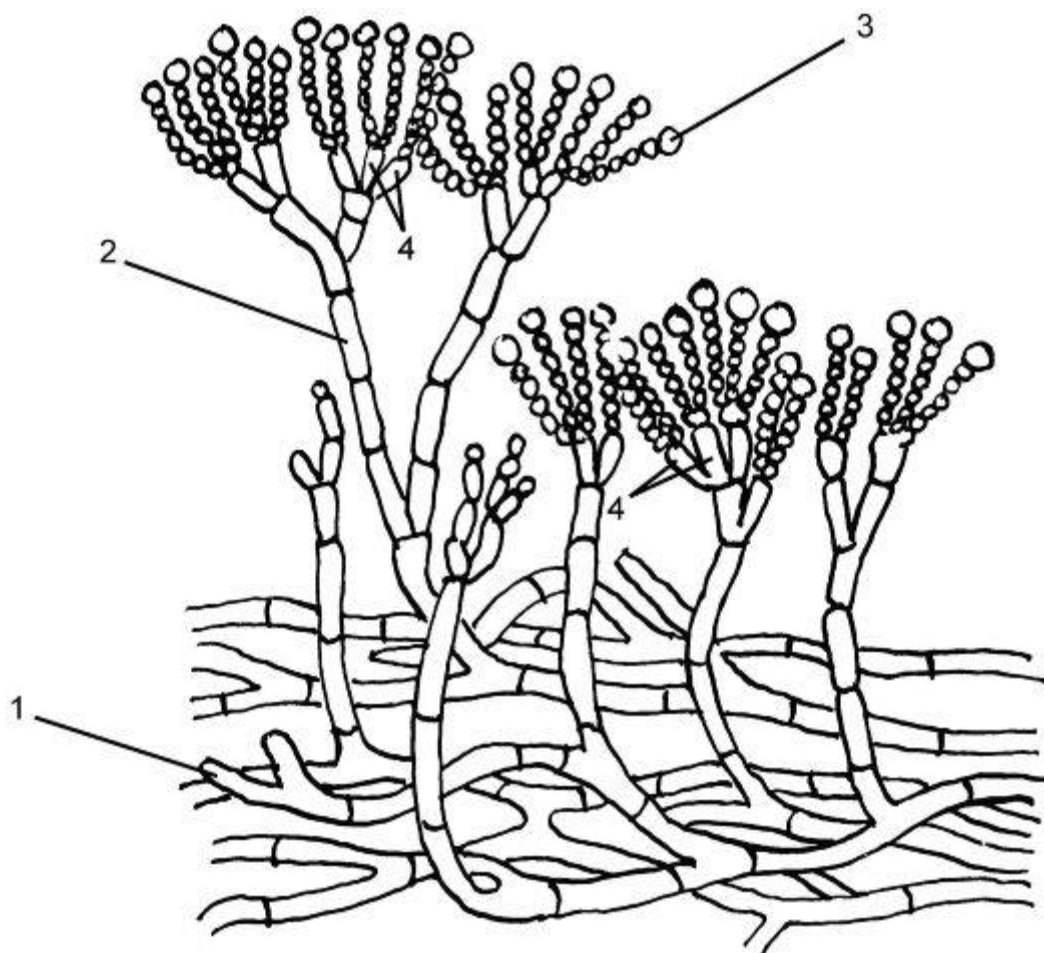


Рис. 5.22. Дейтеромикоты (Deuteromycota) пеницилл: 1 - мицелий; 2 - конидиеносец; 3 - конидии; 4 - стеригмы

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 приводить к порче пищевых продуктов и тем самым служить причиной различных отравлений.

## ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ (*LICHENES*)

Это группа симбиотропных растений, состоящих из 2 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 *зеленые* и *сине-зеленые водоросли*. Выделенные из лишайника водоросли не отличаются от свободно живущих 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.

Вегетативное тело лишайников представлено слоевищем, имеющим различную окраску (серую, зеленоватую, буро-коричневую, желтую или почти черную). Морфологически различают 3 основных типа слоевища лишайников: *накипной (корковый)*, *листоватый* и *кустистый* (рис. 5.23), однако существуют и переходные формы. 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.

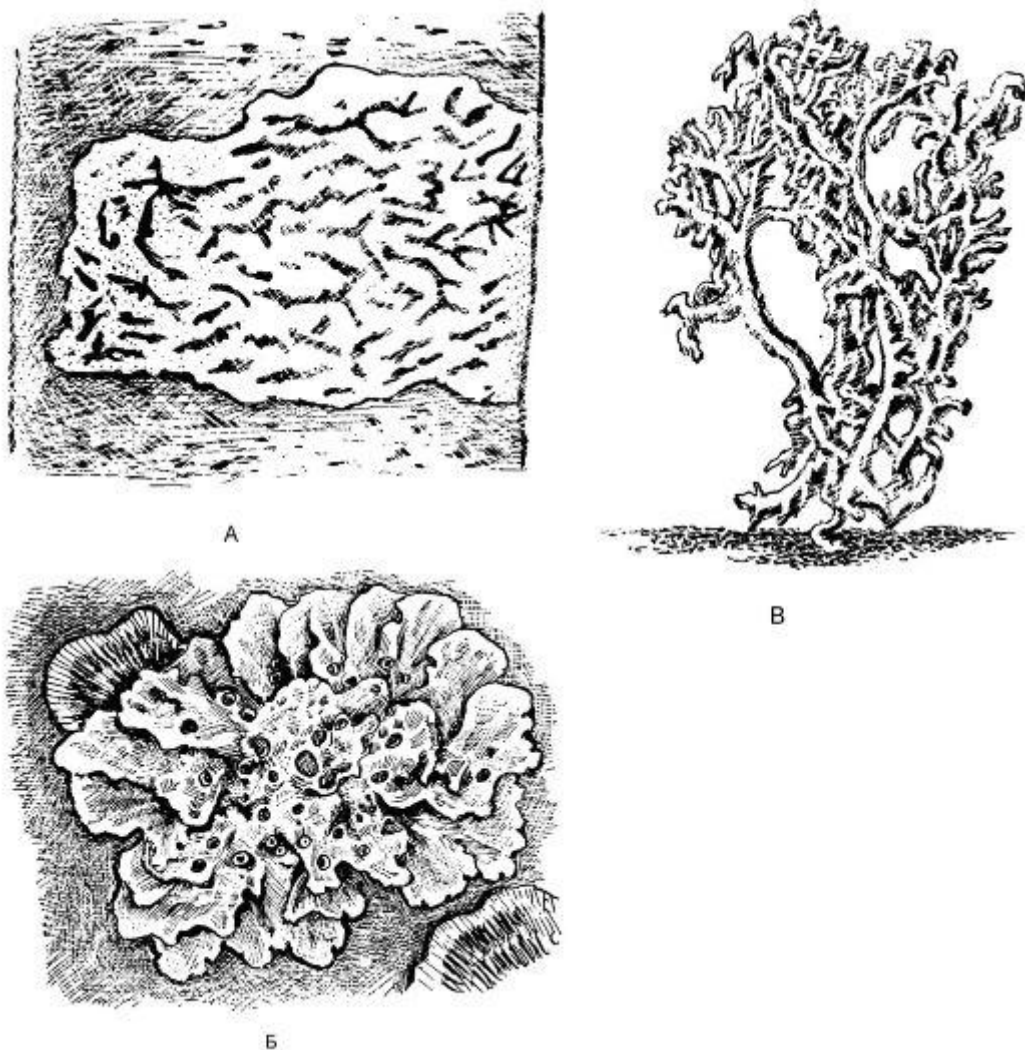


Рис. 5.23. Различные типы слоевищ лишайников: А - корковый (графис - *Graphis scripta*); Б - листоватый (ксантория - *Xanthoria*); В - кустистый (кладония - *Cladonia*)

Более высокоорганизованные лишайники имеют листоватое слоевище в форме пластинок, чешуек или розеток, прилепленных 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 гомеомерными и гетеромерными (рис. 5.24). У более примитивных - *гомеомерных* - 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 (ризины), закрепляя лишайник в субстрате.

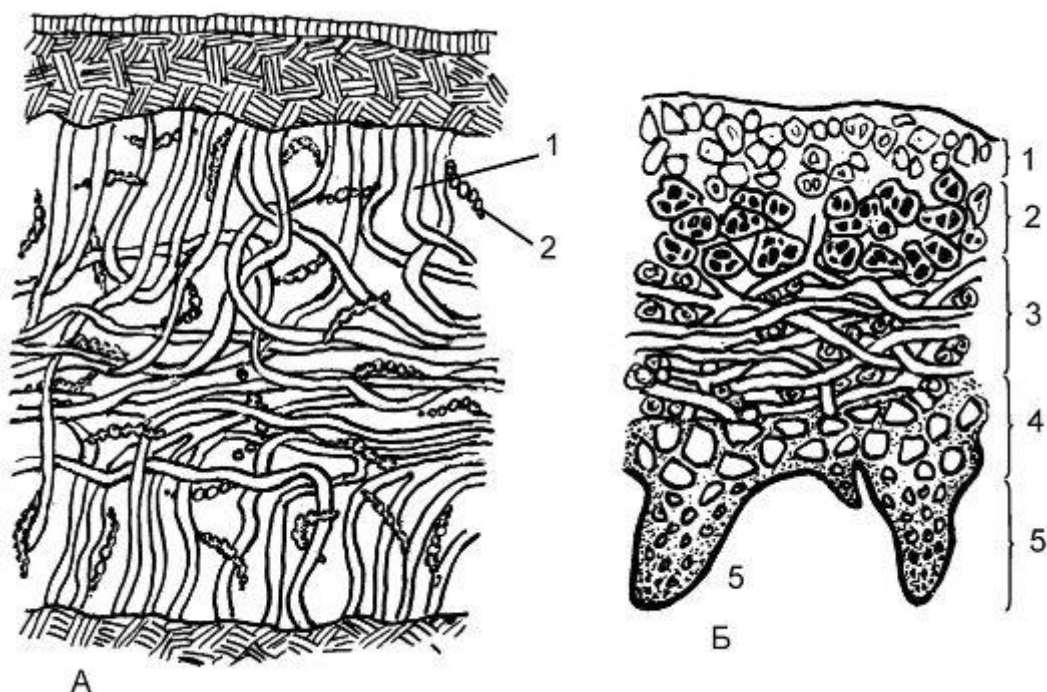


Рис. 5.24. Анатомическое строение слоевищ лишайников: А - разрез гомеомерного слоевища лишайника: 1 - гифы гриба; 2 - водорослевый компонент;

Б - разрез гетеромерного лишайника: 1 - верхний корковый слой; 2 - гонициальный слой; 3 - средний 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 лишайников преимущественно *вегетативное*, 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. 5.25). *Соредии* - мельчайшие образования округлой формы, включающие одну или несколько клеток водоросли и окруженные грибными гифами. *Изидии* - 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.

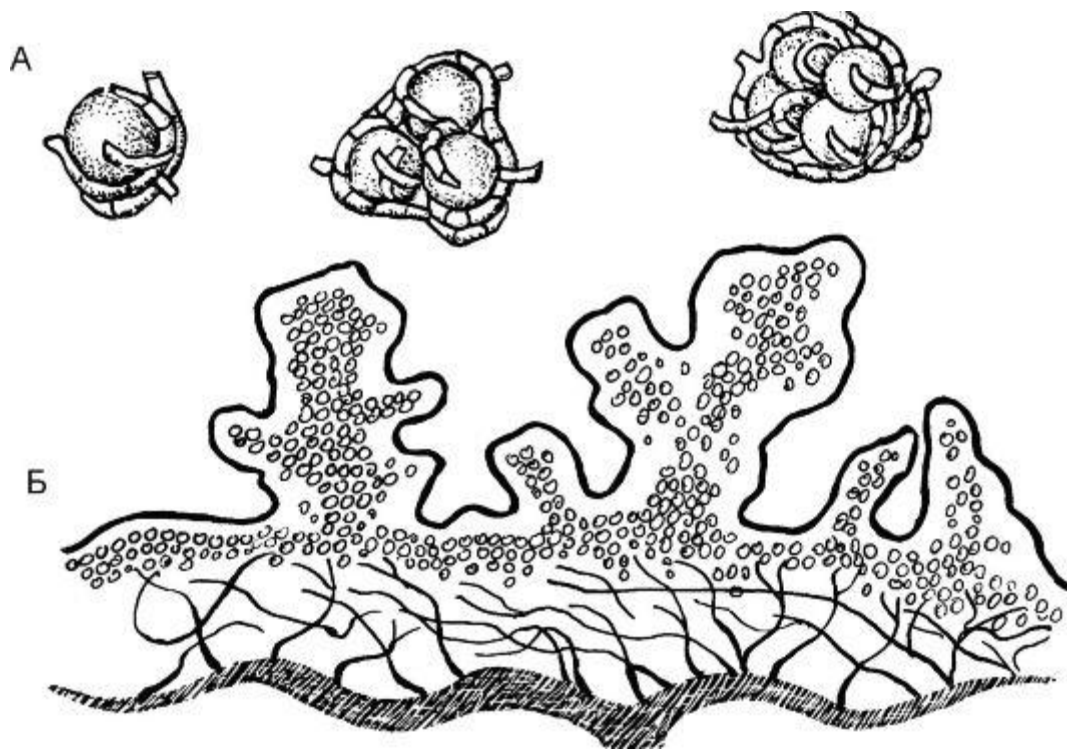


Рис. 5.25. Размножение лишайников: А - соредии; Б - изидии

*Половое размножение* изучено недостаточно, но в общих чертах протекает так же, как у свободно живущих грибов.

*Значение* лишайников велико. Они разлагают и минерализуют органические вещества почвы. Являются первопроходцами - одними из первых заселяя скалы, они разрушают их поверхностный слой и, отмирая, образуют гумус, на котором расселяются другие растения. Лишайники являются индикаторами чистоты воздуха, так как не выносят даже малейших примесей сернистых газов. Из некоторых их видов получают краску и особое вещество - лакмус (для химической промышленности). В тундре и лесотундре лишайники (ягель) являются основным кормом для оленей. Встречаются съедобные лишайники также в полупустынных и пустынных районах Киргизии и Туркмении.

## ГЛАВА VI ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ (PLANTAE, EMBRYOPHYTA, PHYTOBIOTA)

Растения - сложные многоклеточные автотрофные организмы, приспособленные к жизни главным образом в наземной среде. В процессе эволюции с выходом растений на сушу изменилось их морфологическое строение. Так, вместо таллома низших растений у высших растений произошла дифференциация тела на органы: побег (стебель и лист) и у большинства - корень. Поэтому растения называют *ещелистостебельными*, или *побеговыми* (*Cormophyta*, *Cormobionta*). Произошли изменения и во внутреннем строении, связанные с возникновением тканей, выполняющих специализированные функции - покровных, проводящих, механических и др. В проводящей системе появляются сосуды и трахеиды, в связи с чем высшие растения получают название - *сосудистые*. Из зиготы у высших растений формируется многоклеточный зародыш, и они получают еще одно название - *зародышевые* (*Embryobionta*).



В цикле развития происходит закономерное чередование 2 поколений: полового - *гаметофит* и бесполого - *спорофит*. На гаметофите образуются мужские (*антеридии*) и женские (*архегонии*) половые органы. Внутри архегония происходит деление зиготы; на ранних этапах развития зародыш развивается под защитой гаметофита и питание полностью зависит от него. Спорофит у преобладающего большинства растений 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, у них половой процесс неразрывно связан с водной средой, поскольку без нее невозможно передвижение сперматозоидов; и для существования гаметофитов необходима влажность субстрата и атмосферы.

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

Таким образом, высшие растения подразделяются на 2 неравные по величине и значению группы - *высшие споровые* и *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 мейозом в спорангиях, располагающихся на спорофите. Половое размножение происходит путем слияния гамет: сперматозоидов, созревающих в антеридиях, и яйцеклеток - в архегониях, расположенных на гаметофитах.

У *семенных* растений появляется новый орган размножения - *семя с зародышем*. Высшие споровые были первыми сосудистыми растениями, заселившими сушу. От них в процессе эволюции произошли семенные растения.

Наиболее известными являются 6 отделов высших растений: Моховидные (*Bryophyta*), Плауновидные (*Lycopodiophyta*), Хвощевидные (*Equisetophyta*), Папоротниковидные (*Polypodiophyta*), Голосеменные (*Pinophyta*) и Покрытосеменные (*Magnoliophyta*).

## ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Высшие споровые растения появились от водорослевого предка приблизительно 400-430 млн лет назад. 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* (прототип корня) и *ризоидами* (прототип корневых волосков). Формирование листьев происходило различными путями. У одних высших растений листья сформировались как выросты на осевых органах (листья плауновидных), у других - 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 - *спорофиллы* (спороносные листья) несли спорангии со спорами, другие - *трофофиллы* (зеленые листья) выполняли функцию фотосинтеза. Возможно, в процессе эволюции из спороносных листьев развились *шишки* (стробилы) голосеменных и цветки покрытосеменных.

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

*Спорофит* - растение, образующее споры. Споры появляются в многоклеточных спорангиях в результате мейоза. Они распространяются ветром, водой, животными. У *равноспоровых* растений все споры одинаковые по размеру. Более высокоорганизованные растения *разноспоровые*: в микроспорангиях у них образуются многочисленные мелкие споры - *микроспоры*, а в мегаспорангиях - крупные *мегаспоры*. При прорастании спор образуются гаметофиты, поэтому гаметофиты гаплоидны.

*Гаметофит* - растение, образующее гаметы. Мужские гаметы - сперматозоиды образуются в мужских половых многоклеточных органах - *антеридиях*, похожих на мешочки, а женские яйцеклетки - в колбообразных *архегониях* (рис. 6.1). Оплодотворение яйцеклеток происходит при наличии капельно-жидкой среды, необходимой для движения сперматозоидов. После оплодотворения образуется диплоидная зигота, формирующая многоклеточный зародыш. Зародыш со временем развивается в новый спорофит.

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

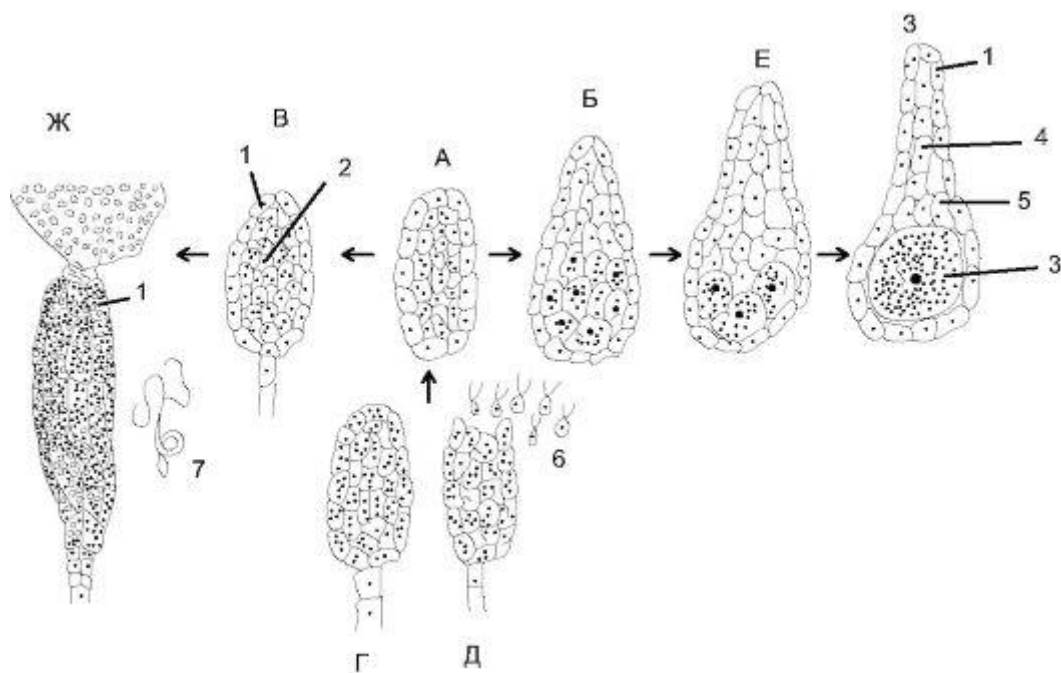


Рис. 6.1. Происхождение и строение антеридиев и архегониев: А, Б - многокамерный гаметангий; В - образование стенки гаметангия; Г, Д - формирование и строение антеридия; Е-З - этапы формирования и строение архегония; 1 - стенка; 2 - сперматогенная ткань; 3 - яйцеклетка; 4 - шейковые канальцевые клетки; 5 - брюшные канальцевые клетки; 6 - изогаметы; 7 - сперматозоиды

## ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ (*BRYOPHYTA*)

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

Характерными признаками мхов являются: 1) отсутствие настоящих корней. У некоторых представителей подземная часть представлена ризоидами; 2) полное преобладание гаметофазы в цикле развития; 3) у более примитивных форм гаметофит представлен слоевищем, у других расчленен на стебель и листья; 4) половое и бесполое поколения существуют вместе, при этом спорофит вырастает на гаметофите после оплодотворения.

По данным многих ученых, моховидные произошли от 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.

В отделе Моховидные рассмотрим классы: *Печеночники (Hepaticopsida)* и *Листостебельные (Bryopsida)*.

#### 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 распространенным представителем класса Печеночников является *маршанция обыкновенная (Marchantia polymorpha L.)*, произрастающая на влажной лесной почве. Ее слоевище имеет вид дихотомически ветвящейся стелющейся зеленой пластинки (размером до 10 см). Слоевища - раздельнополые, прикрепляющиеся к почве с помощью ризоидов (рис. 6.2). Органы полового размножения размещаются на особых подставках и возвышаются над слоевищем. У *мужских гаметофитов* имеются подставки в виде 8 лопастных дисков, сидящих на ножке. На верхней стороне дисков открываются антеридии - сперматозоиды двужгутиковые. На *женских гаметофитах* - подставки в виде многолучевой звезды: между лучами подставки группами (шейкой вниз) расположены архегонии. В дождливую погоду или с росой сперматозоиды попадают на женские подставки и проникают в архегоний. 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 есть и вегетативное размножение, осуществляющееся 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), с наибольшим числом представителей (около 700 родов, объединяющих 15 тыс. видов). Класс Листостебельные мхи подразделяется на 2 подкласса: Торфяные, или Белые, мхи (*Sphagnidae*) и Зеленые мхи (*Bryidae*).

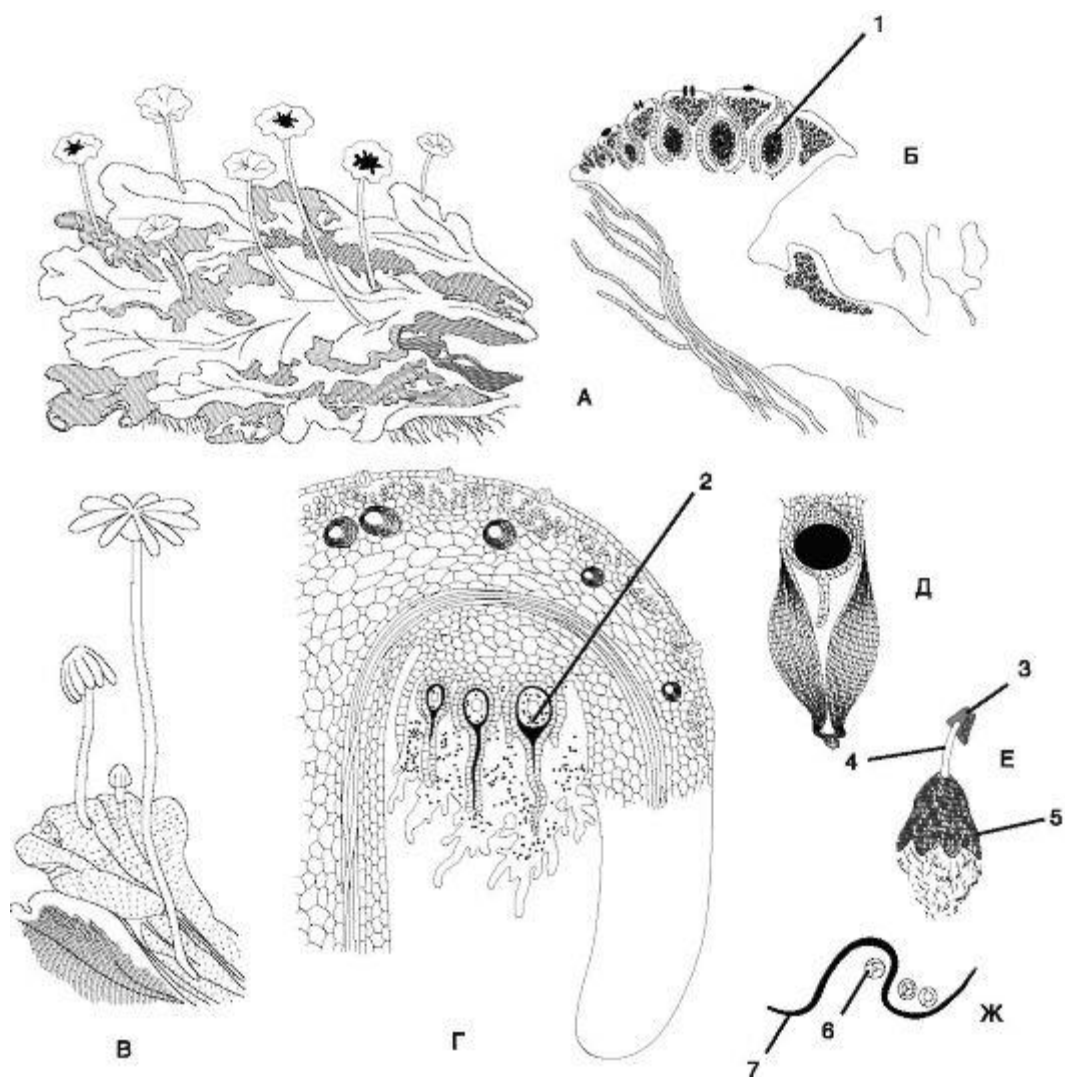


Рис. 6.2. Маршанция (*Marchantia polymorpha*): А - таллом с мужскими подставками; Б - разрез через мужскую подставку; В - таллом с женскими подставками; Г - продольный разрез через женскую подставку; Д - молодой спорогоний; Е - взрослый спорогоний со вскрывшейся коробочкой; Ж - споры и элатеры; 1 - антеридий; 2 - архегоний; 3 - гаустория; 4 - ножка спорофита; 5 - коробочка; 6 - споры; 7 - элатера

#### Подкласс Белые, или Торфяные, мхи (*Sphagnidae*)

Торфяные мхи имеют единственный род Сфагнум (*Sphagnum*), к которому относится свыше 300 видов. Все представители беловатозеленого цвета, не имеют ризоидов. От стебля растения отходят боковые веточки, на верхушке собранные в головку (рис. 6.3, А). Веточки сфагнума усажены мелкими листьями. Листья однослойные, состоят из 2 типов клеток: хлорофиллоносных и мертвых водоносных (гиалиновых) клеток. За счет того, что в своем строении листья имеют мертвые гиалиновые клетки (способные удерживать воду), они обладают гигроскопическим свойством. Сфагнум в 4 раза гигроскопичнее ваты. Фотосинтез протекает в живых ассимиляционных клетках, содержащих хлоропласты (рис. 6.3, Б). При высыхании мертвые клетки заполняются воздухом, и мох становится беловатым, отсюда и название - Белый мох. Сфагновые мхи могут быть одно- 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 и короткой ножки. Внутри коробочки формируется спорангий. В нем в результате мейоза образуются гаплоидные споры. При созревании спор верхушка стебля сильно вытягивается, крышечка отпадает от коро-

бочки, а споры высыпаются и разносятся ветром. Споры прорастают в пластинчатую протонему, на которой образуются побеги нового гаметофита.

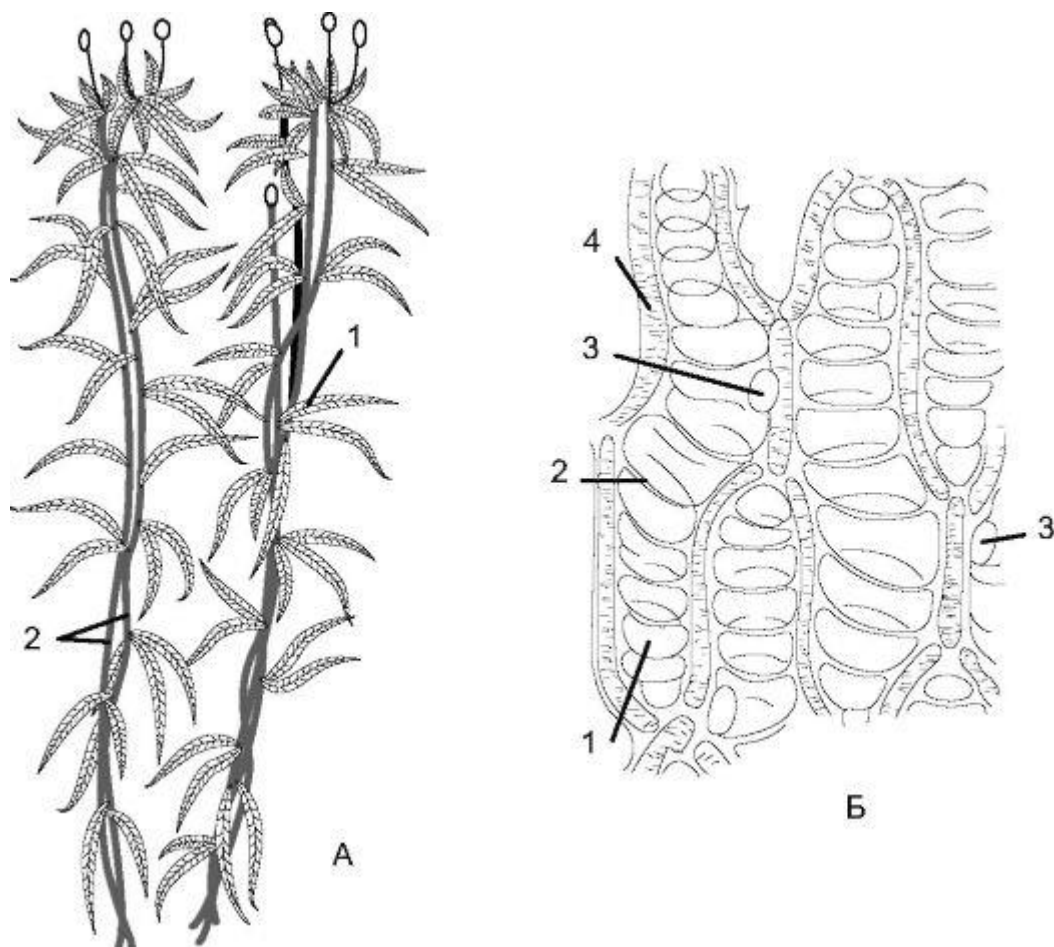


Рис. 6.3. Сфагнум (*Sphagnum*): А - внешний вид растения: 1 - боковая веточка с листьями; 2 - стебель; Б - анатомическое строение листа (вид сверху): 1 - гиалиновая клетка; 2 - кольчатые утолщения; 3 - пора; 4 - хлорофиллоносная клетка

Мхи растут верхушкой стебля, а его нижняя часть отмирает - «отторфовывается». Так в течение многих лет образуются огромные залежи торфа. Процесс торфообразования происходит благодаря застойному переувлажнению, отсутствию кислорода и созданию мхами кислой среды. Эти условия в совокупности оказываются неблагоприятными для процессов гниения, т.е. для развития грибов и бактерий, что препятствует разложению сфагнумов. Сфагнум может использоваться как антисептическое средство благодаря присутствию фенолоподобного вещества - сфагнола и в качестве перевязочного материала.

#### Подкласс Зеленые (Бриевые) мхи (*Bryidae*)

Это наиболее обширный (свыше 14 тыс. видов) подкласс из всех листостебельных мхов, распространенный повсюду. Его представители - это, как правило, многолетние растения высотой от 1 мм до 60 см. Преобладающая окраска зеленая, но может быть буроватокрасной и даже черной. Характерный представитель этого подкласса - кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*) - один из наиболее высокорослых мхов, его стебель достигает в высоту 50 см. Произрастает на сырой почве в лесах, в болотах, образуя крупные подушкообразные дернины. Стебель мха - прямостоячий, неветвящийся, густо покрыт жесткими линейно-шиловидными листьями. Листья многослойные, в

отличие от других мхов состоит 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 является многоклеточным образованием колбовидной формы. Суженная часть - шейка, расширенная - брюшко, в котором помещается 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 каналцевые, 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.

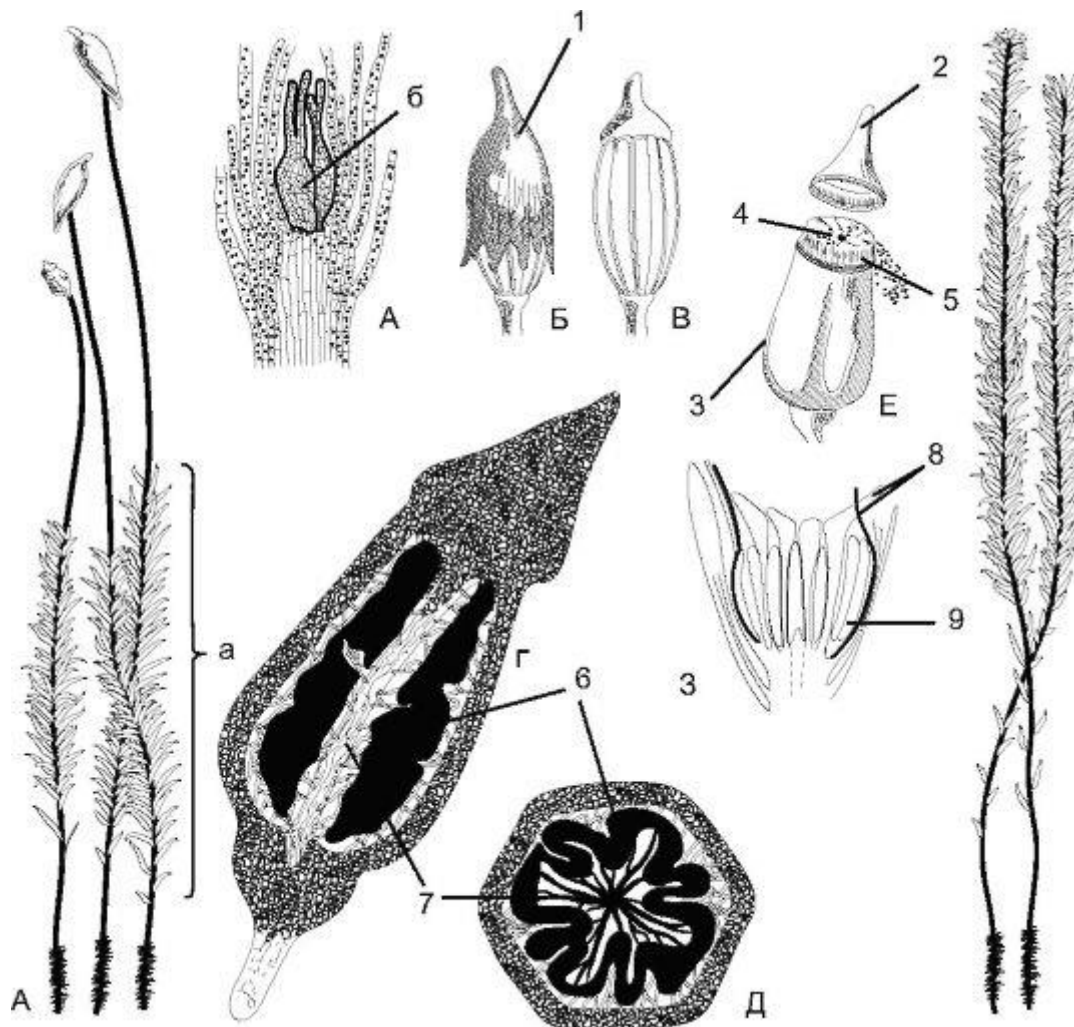


Рис. 6.4. Кукушкин лен (*Polytrichum*): А - женский гаметофит (а) с архегониями (б); Б - коробочка с колпачком; В - внешний вид коробочки; Г - продольный разрез коробочки; Д - поперечный разрез коробочки; Е - вскрывшаяся коробочка; Ж - мужской гаметофит; 3 - вершина мужского гаметофита с антеридиями и парафизами; 1 - колпачок; 2 - крышечка; 3 - урночка; 4 - эпифрагма; 5 - перистом; 6 - спорангий; 7 - колонка; 8 - парафизы; 9 - антеридий

Как предполагают, они обладают хемотаксисом к содержимому слизи архегония. Сперматозоид проникает в архегоний и продолжает движение к яйцеклетке. Слияние гамет и дальнейшее развитие зиготы происходят внутри архегония. Через несколько месяцев из зиготы прорастает спорофит (спорогон), который представляет собой коробочку на длинной ножке (рис. 6.4).

Нижняя часть ножки превращена в гаусторий (присоска), внедряющийся в тело женского гаметофита. Таким образом, спорофит лишен самостоятельности и полностью зависит от гаметофита. Сверху коробочка прикрыта легко отпадающим колпачком (остаток архегония) с тонкими, направленными вниз волосками, напоминающими льняную пряжу (отсюда и название растения). Внутри коробочки - в спорангии - происходит образование спор мейозом. При созревании спор колпачок, а затем и крышечка отделяются и споры высыпаются из отверстий наверху коробочки (урны). Коробочка имеет ряд зубцов - *перистом*, прикрывающих отверстия во влажную погоду. Одинаковые по форме споры (изоспоры) разносятся ветром, а затем попадают в почву и прорастают в протонему (нитевидное образование), на которой из почек формируются листостебельные побеги. Таким образом, эти побеги с протонемой представляют собой гаметофит, имеющий гаплоидный набор хромосом. На этом цикл замыкается.

#### ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ (*LYCOPODIOPHYTES*)

Плауновидные - один из самых древних отделов высших растений; их ископаемые остатки известны из силурийского периода палеозойской эры. Это были огромные, достигавшие в высоту 40 м и в диаметре до 2 м растения, которые занимали господствующее положение в растительности на всем земном шаре. В настоящее время плауновидные являются обитателями хвойных лесов и представляют собой многолетние вечнозеленые травы, реже - полукустарники; всего их насчитывается до 1 тыс. 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 - микрофилия - с центральной жилкой. Листорасположение супротивное, спиральное и мутовчатое. Плауновидные нарастают за счет верхушечной меристемы, деятельность которой со временем угасает, за счет чего они ограничены в росте. Подземная часть представлена придаточными корнями.

Отдел делится на 2 класса: равноспоровые Плауновые (*Lycopodiopsida*) и разноспоровые Полушниковые (*Isoetopsida*).

#### Класс Плауновые (*Lycopodiopsida*)

До настоящего времени сохранился один порядок (*Lycopodiales*), одно семейство (*Lycopodiaceae*), представленное 2 родами. Наиболее значим род Плаун (*Lycopodium*), который насчитывает около 200 видов, распространенных от арктических областей до тропиков. В тропиках вертикальные стебли плауновидных достигают в высоту 1,5 м. Типичным представителем зеленомошных хвойных лесов умеренного пояса Северного полушария является плаун булавовидный (*L. clavatum*). 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, как правило, по 2 на одной ножке. Колосок состоит из споролистиков (спорофиллов), прикрепляющихся к оси и имеющих на своем основании почкообразные спорангии на короткой ножке. В спорангиях в результате мейоза образуются гаплоидные споры. Морфологически и физиологически все споры одинаковы (изоспоры) - округло-тетраэдрической формы, покрыты толстой желтой оболочкой (рис. 6.5).

Споры высыпаются из спорангия и при благоприятных условиях прорастают (примерно в течение 5 лет) в маленький 2-3- миллиметровый заросток - обоеполюй, 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 лет. На верхней стороне гаметофита образуются много- численные антеридии и архегонии, погруженные в ткань

заростка, и только шейки архегониев выдаются наружу. Оплодотворение яйцеклетки, находящейся в архегонии, двужгутиковым сперматозоидом происходит в капельно-жидкой среде. После оплодотворения из зиготы образуется зародыш спорофита, развивающийся в брюшке архегония, а из него - взрослое растение. Взрослое растение плауна является спорофитом и представляет собой бесполое поколение. Некоторые виды плауна содержат парализующий яд, сходный по своему действию с ядом кураре. Очевидно поэтому позвоночные животные не употребляют плауны в пищу. Споры плауна булавовидного содержат до 50% невысыхающих масел; они использовались в медицине в качестве детской присыпки, а также для обсыпки пилюль.

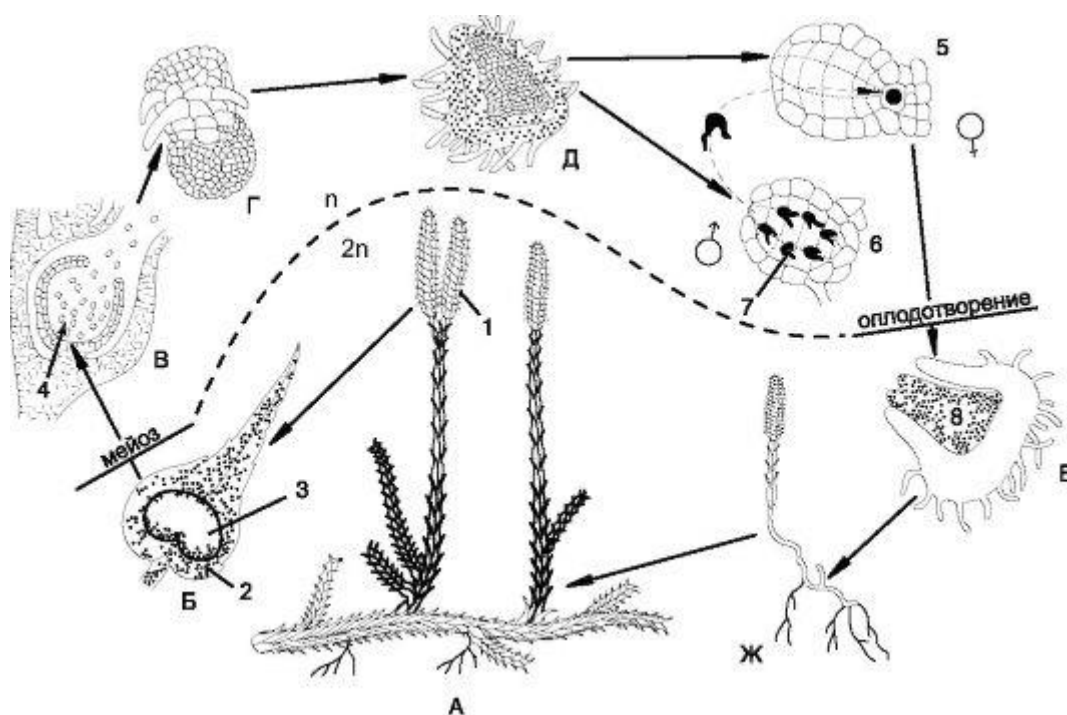


Рис. 6.5. Чередование поколений в жизненном цикле плаунов (*Lycopodium clavatum*): А - взрослый спорофит со спороносным колоском (1); Б - споролистик (2) со спорангием (3) спороносного колоска; В - образование спор (4) в спорангии; Г - прорастание спор в заросток; Д - обоеполый заросток (гаметофит) с архегониями (5), антеридиями (6) со сперматозоидами (7); Е - зародыш спорофита (8) на заростке; Ж - молодой спорофит

Класс Полушниковые, или Шильниковые (*Isoetopsida*)

К разнospоровым плаунам относится род Селагинелла (*Selaginella*), насчитывающий около 700 видов, преимущественно тропических. Это нежные многолетние травянистые растения; большинство из них - мелких размеров - до 15 см в высоту, но имеются виды с ла-зающими и вьющимися побегами, достигающими 20 м в длину. Прикрепляются они к почве с помощью тонких дихотомически разветвленных корней, образующихся на особых выростах стебля - *ризофорах* (корненосцах).

Селагинеллы - разнospоровые растения. В спороносных колосках (стробилах) в мегаспорангиях образуются по 4 мегаспоры и многочисленные микроспоры в микроспорангиях. При прорастании микроспоры появляется сильно редуцированный мужской заросток (гаметофит), состоящий из маленькой проталлеальной (остаток вегетативного тела заростка) и большой антеридиальной клеток. Антеридиальная клетка дает начало антеридию, где формируются двужгутиковые сперматозоиды. 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.

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

#### ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ (*EQUISETOPHYTES*)

В геологическом прошлом хвощевидные были весьма разнообразны. 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 Хвощевые (*Equisetopsida*)

Род Хвощ (*Equisetum*) представлен многолетними травянистыми растениями, встречающимися в условиях избыточного увлажнения лесов, полей, лугов, болот. Ранней весной у хвоща полевого из глук-боко залегающих корневищ вырастают однолетние спороносные побеги, заканчивающиеся спороносными колосками. Клетки эпидермы побегов пропитаны кремнеземом. На узлах летних побегов сидят бурые чешуйчатые листья, срастающиеся основаниями в листовое влагалище, и мутовки боковых побегов. Боковые побеги выполняют ассимилирующую функцию. Спороносные колоски состоят из оси, перпендикулярно которой крепятся щитки - спорангиофоры (видоизмененные боковые побеги); под ними находится 6-10 спорангиев, содержащих споры, образующиеся в результате мейоза. Вначале щитки сидят плотно, без зазоров, но позднее, к моменту созревания спор, стержень колоска удлиняется. Между щитками образуются промежутки, через которые и высыпаются споры из созревших спорангиев.

Шаровидная зеленая спора обмотана 4 пружинами - элатерами. При подсыхании элатеры раскручиваются, с их помощью споры сцепляются в крупные рыхлые комочки и лучше разносятся потоками воздуха. Попадая во влажную среду, споры прорастают целыми группами заростков, что увеличивает вероятность оплодотворения. Из физиологически различных спор развиваются разнополые гаметофиты. Заростки очень мелкие (всего несколько миллиметров), имеют вид небольших зеленых рассеченных пластинок с ризоидами. Через 3-5 недель на одних заростках созревают антеридии с многожгутиковыми сперматозоидами, на других - архегонии с яйцеклеткой. Во влажной среде происходит оплодотворение. Из образовавшейся зиготы развивается зародыш, а из него - взрослый спорофит (рис. 6.6).

У разных видов хвощей строение побегов различное. Так, у хвоща полевого после рассеивания спор весенние неветвящиеся бесхлорофильные спороносные побеги отмирают, и на смену им вырастают летние зеленые ассимилирующие побеги (рис. 6.7). У других видов хвощей (лесной, луговой) спороносные колоски образуются на зеленых ассимилирующих побегах.

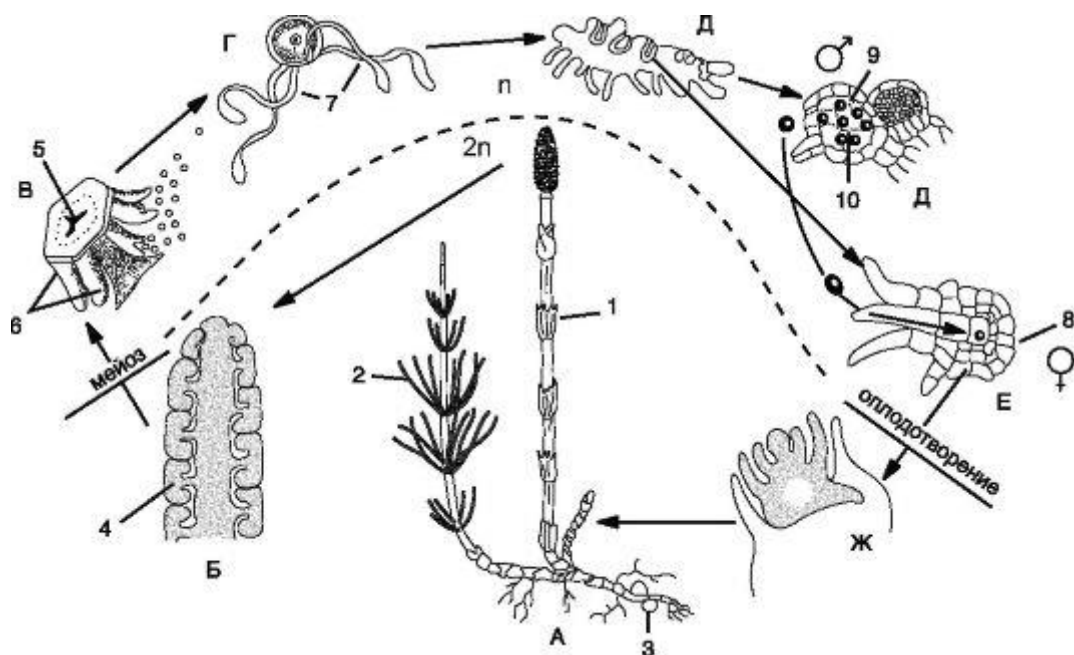


Рис. 6.6. Чередование поколений в жизненном цикле хвощей (*Equisetum arvense*): А - взрослое растение хвоща (спорофит): генеративный побег со спороносным колоском (1); 2 - вегетативный побег; 3 - клубеньки; Б - спороносный колосок со спорангиоформами (4); В - спорангиофор: 5 - щиток спорангиофора; 6 - спорангии; Г - спора с элатерами (7); Д - мужской заросток с антеридиями (9); 10 - сперматозоид; Е - женский заросток с архегониями (8); Ж - зародыш будущего спорофита

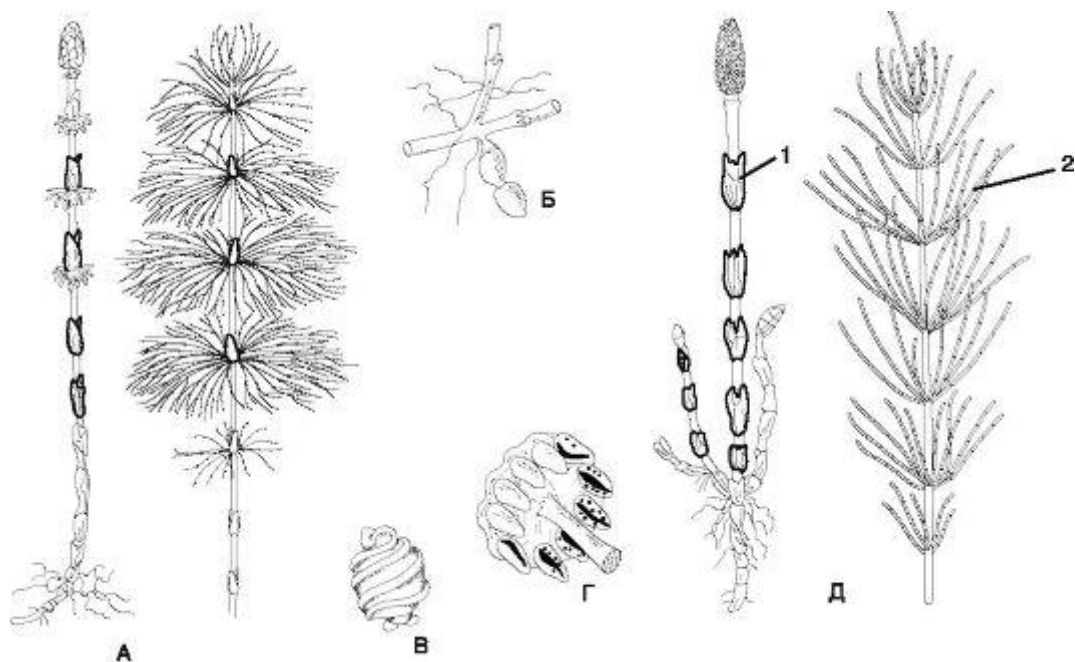


Рис. 6.7. Семейство Хвощевые: А - хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), спороносный (слева) и вегетативный (справа) побеги; Б - клубеньки на корневище; В - споры с прижатыми элатерами; Г - спорангиофор со спорангиями; Д - хвощ полевой (*Equisetum arvense*), спороносный (1) и вегетативный (2) побеги

Хвощи, быстро размножаясь корневищами, становятся сорняками пастбищ, так как являются несъедобными для животных растениями, поскольку содержащиеся в них сапонины и алкалоиды могут вызывать отравления. Хвощ полевой применяют как кровоостанавливающее и мочегонное средство.

## ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ (*POLYPODIOPHYTA*)

Папоротники по возрасту уступают только плауновидным и имеют приблизительно один геологический возраст с хвощевыми. Современные папоротники насчитывают около 300 родов (12 тыс. видов). Обитают они в самых разных местах, но преимущественно - в условиях повышенной влажности: в Азии, Австралии, Южной Америке. Наибольшее их разнообразие характерно для влажных тропических лесов. У древовидных тропических форм стебли могут достигать в высоту 25 м.

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 других, надземный стебель отсутствует, и внешне растение представляет собой пучок листьев - вайи, отходящих от хорошо развитого корневища (рис. 6.8). Вайями листья папоротника называют из-за происхождения, поскольку они возникли в результате уплощения крупных ветвей предковых растений. Это доказывается тем, что вайи папоротника долго сохраняют верхушечный рост, образуя при этом характерную разворачивающуюся улитку, что не свойственно листьям. Рассмотрим цикл развития папоротника на примере щитовника мужского.

Вайи папоротника дважды (*щитовник мужской*) или трижды перисто-рассеченные (*кочедыжник женский*). Взрослое растение является спорофитом (бесполое поколение  $2n$ ). На нижней стороне вайи образуются сорусы - собрания спорангиев на ножке на выросте листа - *плаценте*, снизу прикрытые покрывальцем - *индузием*. Стенка спорангия однослойная, состоит из кольца с внутренними и радиальными утолщениями; она охватывает спорангий на  $2/3$  и на  $1/3$  (в устье) остается неутолщенной. В спорангиях мейозом образуются гаплоидные споры. При созревании спор внешние стенки кольца клеток ссыхаются, 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. Внизу на заростке среди ризоидов формируются антеридии, а позже на верхней части пластинки заростка - архегонии, причем брюшко погружено в тело заростка, а шейки выступают на его поверхности. Во время дождя или при выпадении росы антеридии вскрываются, и 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. 6.9).

Значение папоротников велико. Они выступают в роли важнейшего компонента многих лесных сообществ. Корневище щитовника

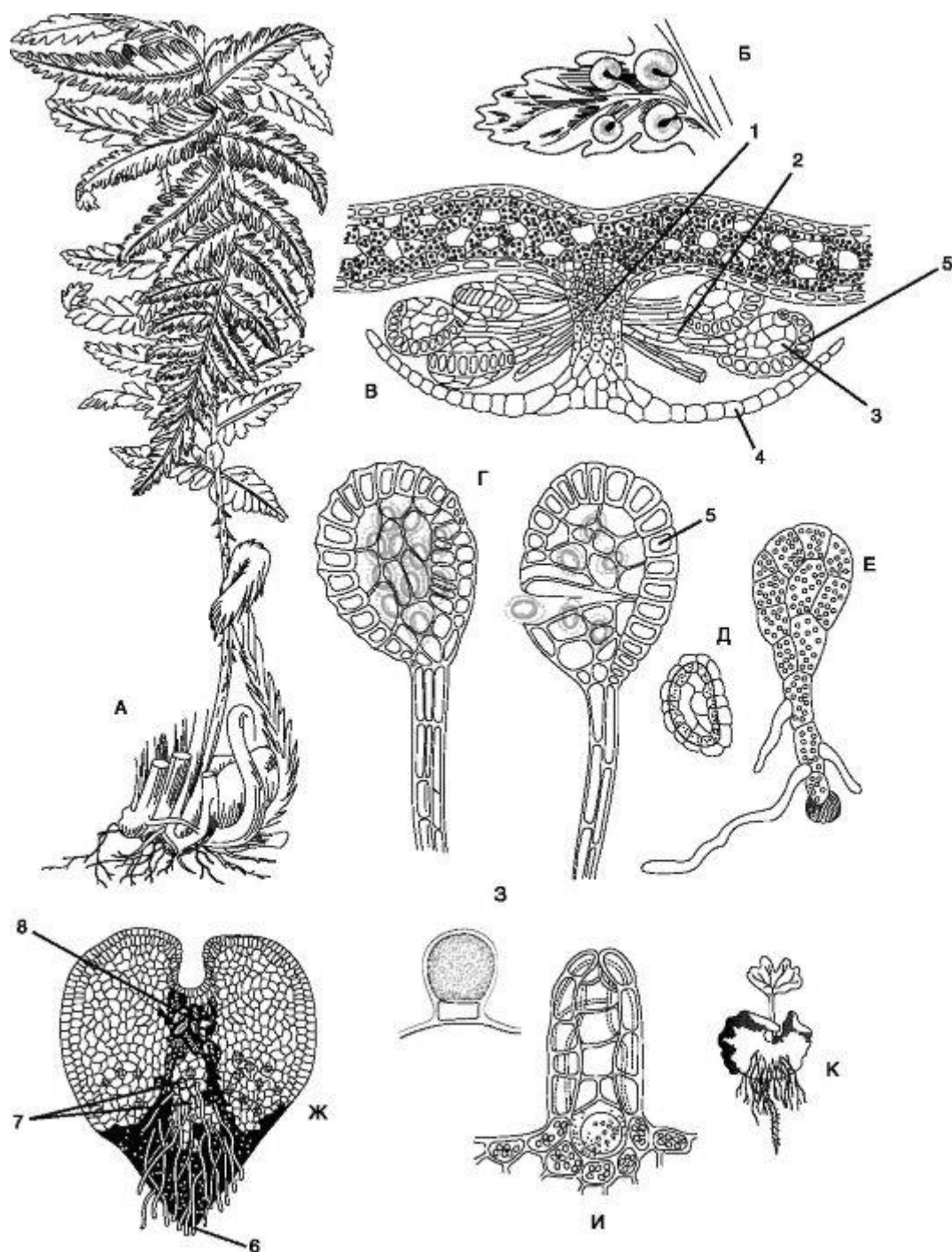


Рис. 6.8. Щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*): А - спорофит; Б - часть вайи с сорусами; В - поперечный срез через сорус; Г - спорангий; Д - спора; Е - молодой гаметофит; Ж - зрелый гаметофит-заросток; З - антеридий; И - архегоний; К - молодой спорофит: 1 - плацента; 2 - ножка спорангия; 3 - спорангий; 4 - индузий (покрывальце соруса); 5 - кольцо утолщения; 6 - ризоиды; 7 - антеридий; 8 - архегоний

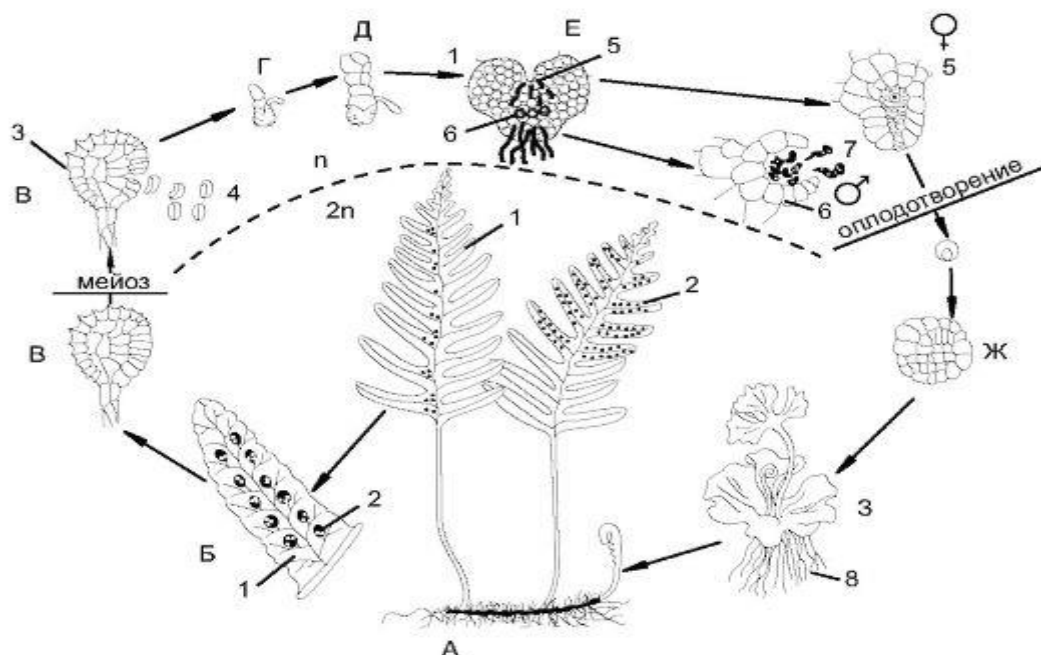


Рис. 6.9. Чередование поколений и смена ядерных фаз у папоротника (*Polypodium* sp.):

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 - обоеполюй заросток (гаметофит): 5 - архегонии; 6 - антеридии; 7 - сперматозоиды; Ж - образование зиготы на заростке; З - заросток с развивающимся зародышем; 8 - ризоиды

*Разноспоровые папоротники* объединяют в 2 порядка водных папоротников: Марсилеевые (*Marsiliales*) и Сальвиниевые (*Salviniales*). Биологическое значение разноспоровости заключается в обеспечении развивающегося гаметофита питательными веществами, накопленными в мегаспоре.

## ГЛАВА VII СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Семенные растения, появившиеся около 360 млн лет назад, - господствующая в настоящее время группа высших растений. Семенные растения подразделяют на 2 отдела: *голосеменные* (*Pinophyta*, *Gymnospermae*), размножающиеся семенами, но не образующие плодов, и *покрытосеменные* (*Angiospermae*, *Magnoliophyta*), имеющие семена, заключенные в плоды.

Эволюция шла в направлении редукции гаметофита и дальнейшего развития спорофита (табл. 7.1).

*Семя* - новый орган, возникший в процессе эволюции для размножения растений. Семя содержит зародыш будущего растения - спорофита. В состав зародыша входят зародышевый корешок, стебелек, почка и зародышевые листья (семядоли). Зародыш защищен семенной кожурой и имеет запас питательных веществ; в отличие от этого в одноклеточной споре запас питательных веществ небольшой и она быстро теряет всхожесть. Семя имеет приспособления для расселения, проходит период покоя при прорастании, т.е. процесс прорастания наступает при более благоприятных условиях.

Спорофит получил полное господство в цикле развития над гаметофитом. Гаметофит крайне редуцирован, утратил самостоятельное существование и полностью зависит от спорофита, на котором он образуется и формируется.

Таблица 7.1. 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 разнospоровые	Только разнospоровые
Зародыш не имеет покровных оболочек	Зародыш находится под покровом оболочек семени

Половой процесс у семенных растений не связан с капельножидкой средой. Благодаря такой независимости они получили возможность расселиться по всей поверхности Земли и стать господствующей группой растений.

Важным прогрессивным приспособлением, исключаящим зависимость процесса оплодотворения от водной среды, явилось возникновение в процессе эволюции пыльцевой трубки, доставляющей мужские гаметы к яйцеклетке.

#### ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ (*Pinophyta*)

Голосеменные - древняя группа растений, появившаяся еще в девоне. Голосеменные представляют собой растения с более высоким уровнем организации, чем высшие споровые, так как средством для их расселения является семя. Большинство систематиков считают группу голосеменных естественной группой; по их мнению, все голосеменные произошли от одной из боковых ветвей разнospоровых древнейших папоротникообразных растений.

Голосеменные растения являются разнospоровыми. Микроспоры образуются в микроспорангиях, находящихся на микроспорофиллах, а мегаспоры - в мегаспорангиях на мегаспорофиллах. Микро- и мегаспорофиллы (спороносные листья) образуют *стробилы* (шишки) - собрания спорофиллов на общей оси. У большинства голосеменных стробилы однополые. Стробилы, образованные только из микроспорофиллов, называются *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 не спорами, а семенами, которые располагаются 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 необходимой в момент оплодотворения водной средой 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). Мегаспорангием в семязачатке является нуцеллус, окруженный защитным покровом - интегументом. Семязачатки открыто располагаются на семенных чешуях (мегаспорофиллах) и образуют после оплодотворения семена - орган размножения голосеменных растений.

Размножение: вегетативное и семенное.

Вегетативное размножение встречается редко: черенками (у некоторых кипарисовых) или отводками (например, у пихты). Характерные особенности семенного размножения (рис. 7.1) голосеменных растений рассмотрим на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Сосна является однодомным разнотелым растением с преобладанием в жизненном цикле спорофита. На одном растении сосны образуются мужские шишки с микроспорангиями и женские с мегаспорангиями.

Микроспорогенез и микрогаметогенез. В мае у основания молодых побегов сосны образуются пучки желтоватых мужских шишек - стробилов. У каждой шишки есть ось, к которой спирально прикрепляются микроспорофиллы. Каждый микроспорофилл на нижней стороне имеет по 2 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 4 гаплоидные микроспоры. Микроспора одноядерная, покрыта 2 оболочками - интиной (внутренней) и экзиной (наружной) - и несет 2 воздухоносных мешка, возникающих в результате отслоения экзины от интины. Экзина образуется за счет материала клеток, выстилающих микроспорангии. Она толстая, слоистая, кутикулированная и содержит стойкие углеводы спорополленины. Интина, образующаяся позднее, тонкая и нежная, состоит из пектиновых веществ.

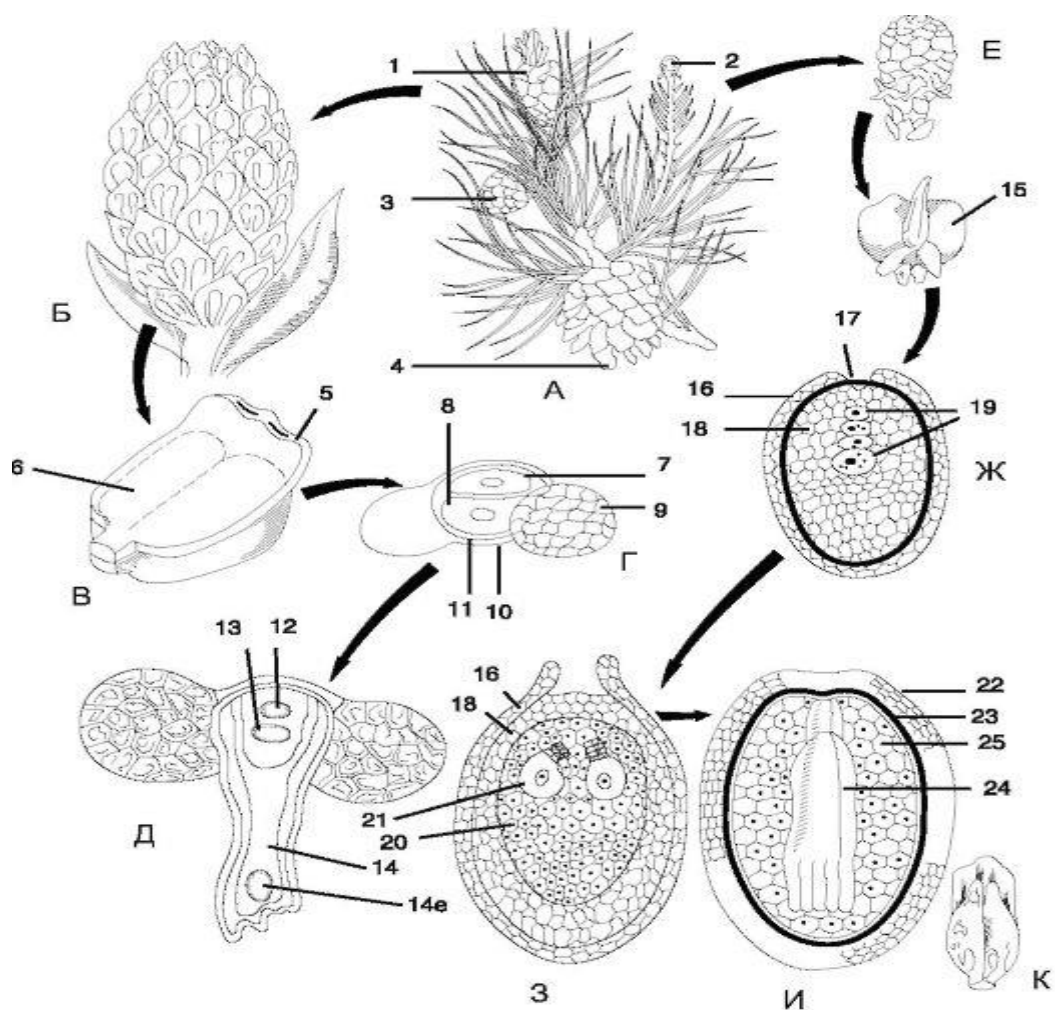


Рис. 7.1. Семенное размножение сосны лесной: А - ветка сосны с мужскими (1) и женскими (2, 3) шишками: 2 - 1-го года жизни; 3 - 2-го года жизни после опыления; 4 - зрелая шишка с высыпавшимися семенами; Б - мужская шишка; В - микроспорофилл (5) с 2 пыльцевыми мешками (6); Г - пыльца: 7 - антеридиальная клетка; 8 - вегетативная клетка; 9 - воздушные мешки; 10 - экзина; 11 - интина; Д - прорастание пыльцы: 12 - клетка-ножка; 13 - спермагенная клетка; 14 - пыльцевая трубка; Е - 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

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*. Вследствие митоза из ядра микроспоры образуются 2 клетки. Одна клетка дает 2 вегетативные проталлиальные клетки, которые вскоре исчезают, из другой образуются *антеридиальная* и *вегетативная* клетки. У пыльцы от микроспоры сохраняются 2 оболочки (экзина и интина), 2 воздухоносных мешка и образуются 2 новые клетки (вегетативная и антеридиальная). Таким образом, у голосеянных образуется *пыльца*, которая и является *мужским гаметофитом*.

*Антеридиальная* клетка в дальнейшем формирует мужские половые гаметы - спермии, а более крупная *вегетативная* клетка, которая является телом мужского гаметофита, формирует впоследствии пыльцевую трубку (рис. 7.2).



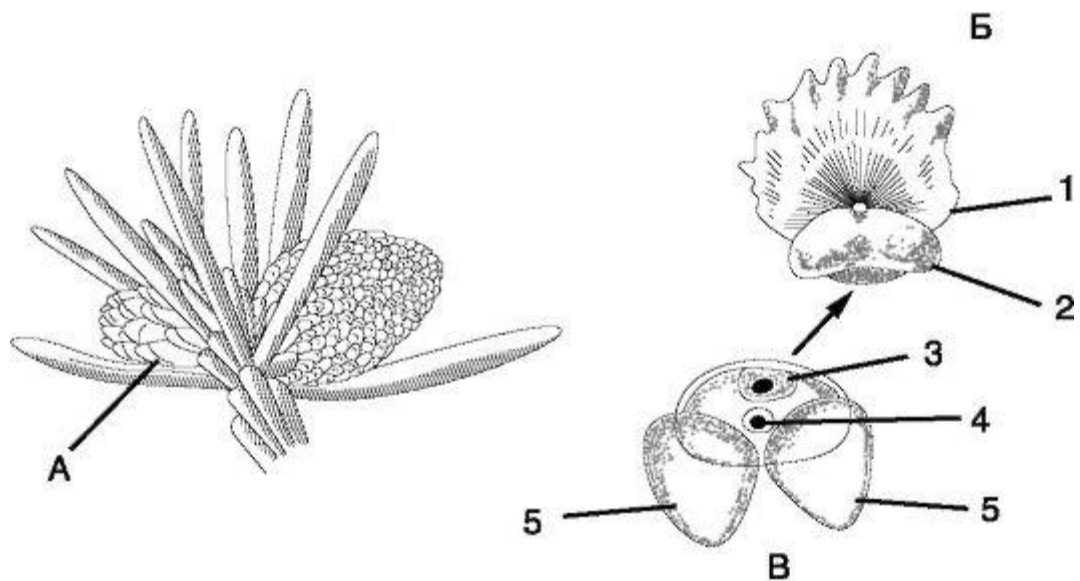


Рис. 7.2. Образование пыльцы (мужского гаметофита) у голосеменных: А - мужская шишка; Б - микроспорофилл (1) с микроспорангиями (2); В - пыльца: 3 - вегетативная клетка; 4 - антеридиальная; 5 - два воздушных мешка

При вскрытии пыльцевого мешка (обычно май - начало июня) двухклеточная пыльца высыпается наружу и ветром переносится на женскую шишку; воздушные мешки облегчают перенос пыльцы. Дальнейшее развитие мужского гаметофита происходит после опыления, т.е. на женских шишках внутри семязачатка.

*Мегаспорогенез.* Женские шишки также образуются весной на верхушках молодых побегов. Женская шишка - это группа укороченных видоизмененных боковых побегов, состоящих из наружных кроющих чешуй и внутренних семенных. У основания каждой семенной чешуи находятся 2 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* (пыльцевход). Нуцеллус является мегаспорангием, 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 4 гаплоидных мегаспор. Далее 3 из них отмирают, а 1 остается способной к развитию. На этом заканчивается мегаспорогенез и начинается мегagamетогенез.

*Мегagamетогенез.* Мегаспора многократно делится митозом, в результате чего образуется новая ткань - эндосперм, являющийся женским гаметофитом. Из 2 наружных клеток эндосперма, ориентированных к микропиле, формируются 2 архегония - женские органы полового размножения (рис. 7.3).

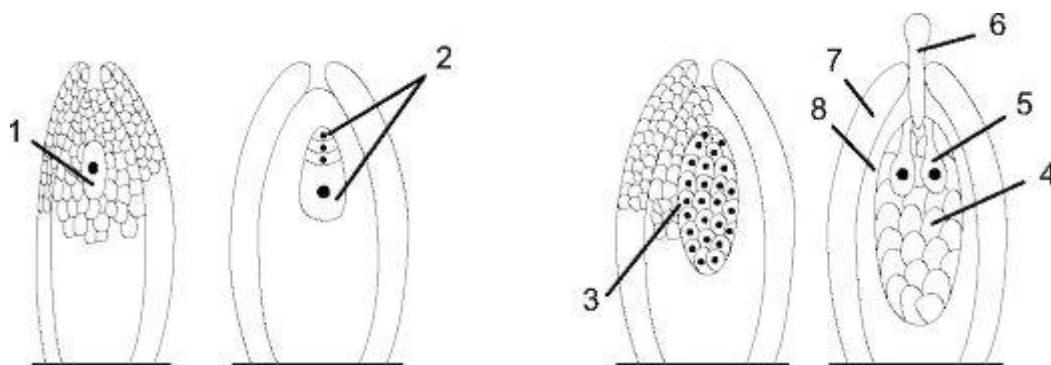


Рис. 7.3. Мегagamетогенез сосны обыкновенной: 1 - археспориальная клетка; 2 - тетрада мегаспор; 3 - деление мегаспоры; 4 - женский гаметофит (эндосперм), развившийся из мегаспоры; 5 - архегонии; 6 - пыльцевая трубка; 7 - интегумент; 8 - нуцеллус

**Опыление.** С помощью ветра и воздушных мешков пыльца из мужских шишек переносится на семязачатки. Она 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, деревенеют, обеспечивая тем самым защиту семязачатка. Мужской гаметофит продолжает свое развитие уже в мегаспорангии.

**Оплодотворение.** Примерно через 13 месяцев 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, образуя 2 клетки - клетку-ножку антеридия и генеративную (спермагенную) клетку. Функция клетчиножки до сих пор не выяснена. Генеративная клетка перемещается в пыльцевую трубку, по которой и достигает архегония. Образование из спермагенной клетки 2 спермиев, лишенных жгутиков, происходит непосредственно перед оплодотворением. Один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки архегония, а другой отмирает. Также отмирает и второй архегоний. Весь процесс оплодотворения протекает примерно в течение года.

Из образовавшейся зиготы развивается зародыш. Его развитие идет за счет запасных продуктов эндосперма, который называют первичным. Сформированное семя сосны соединяет в себе *гаметофит* ( $n$ ) и *спорофит* ( $2n$ ). Одна часть семени - первичный эндосперм ( $n$ ) - представляет собой *женский гаметофит* ( $n$ ), другая - *зародыш* ( $2n$ ) - зачаток дочернего спорофита ( $2n$ ). Зародыш состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей и почки. Твердая *кожура* семени ( $2n$ ) - это бывший интегумент семязачатка; к кожуре прилегает тонкий слой *перисперма* (бывшая ткань нуцеллуса  $2n$ ). Кожура и перисперм являются обособленной частью материнского спорофита (см. рис. 7.1).

Семена созревают осенью, на 2-й год после опыления, и разбрасываются по снегу зимой. Шишки к этому времени достигают в длину 4-6 см, чешуи одревесневают, из зеленых становятся бурыми. Следующей весной чешуйки расходятся, и семена высыпаются. Семя

сосны снабжено легким крылышком, образовавшимся из тканей семенной чешуи. Благодаря крыловидному придатку семени разносятся ветром на большие расстояния, а затем прорастают на почве и дают новые растения сосны. Первые семена в лесу сосна начинает давать лишь после 40 лет.

Наиболее распространенными классами *голосеменных растений* являются:

Гнетовые (*Gnetopsida*);

Гинкговые (*Ginkgopsida*);

Хвойные (*Pinopsida*).

Класс Гинкговые (*Ginkgopsida*)

Единственным современным представителем этого класса является реликтовое растение - *Гинкго двулопастный* (*Ginkgo biloba*). Это растение называют живым ископаемым, так как его ближайшие предки вымерли десятки миллионов лет назад. В диком состоянии после оледенений гинкго сохранилось только в Китае (Сычуань), но широко культивируется как декоративное дерево в парках внетропической зоны. Это высокое листопадное дерево, достигающее в высоту 40 м и в диаметре более 4,5 м. Листья черешковые, имеют характерную веерообразную листовидную пластинку с дихотомически ветвящимися жилками, ежегодно опадающие. Гинкго - двудомное растение. В пыльце гинкго во время ее прорастания образуются 2 подвижных многожгутиковых сперматозоида (а не 2 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.

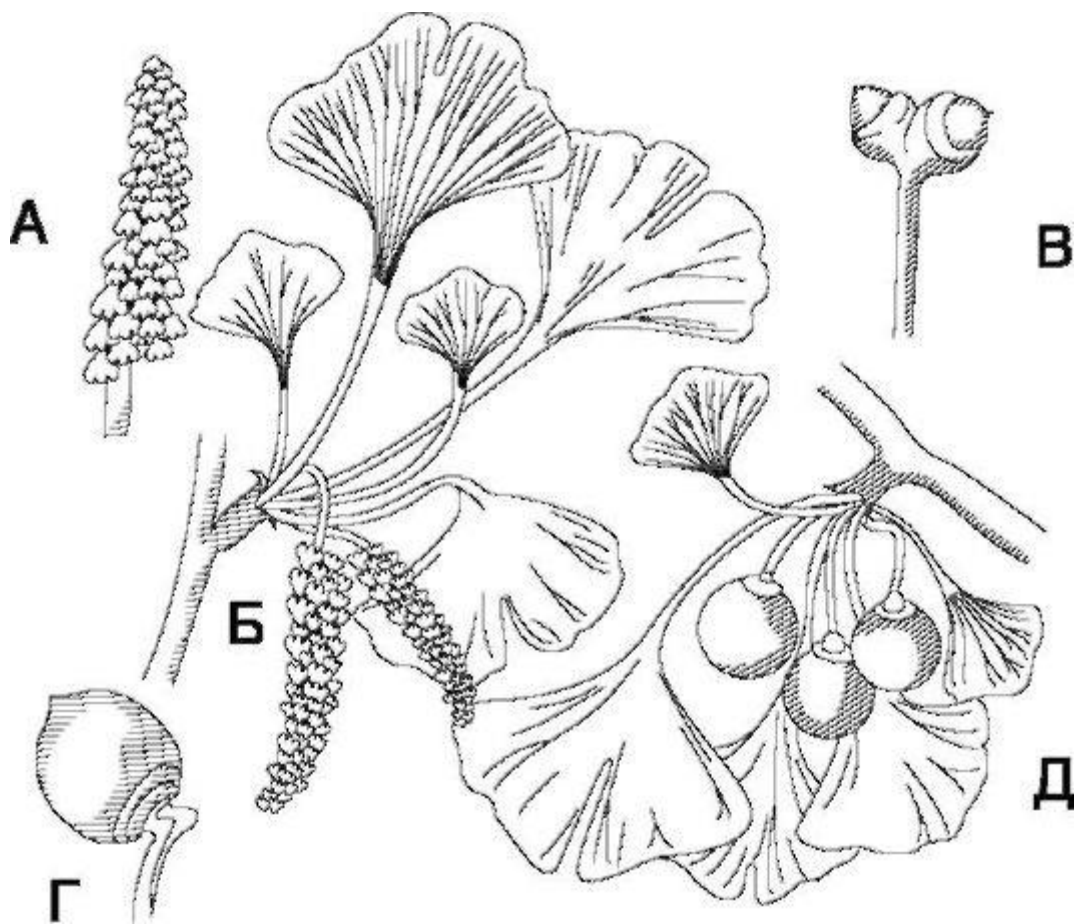


Рис. 7.4. Гинкго двулопастный

(*Ginkgo biloba*): А - микростробил; Б - укороченный побег с микростробилами; В - мегастробил с молодыми семязачатками; Г - зрелое семя; Д - укороченный побег с семенами

После опыления и оплодотворения сперматозоидами образуются семена - крупные, округлые, с сочным и мягким съедобным наружным покровом. Зародыш имеет 2 семядоли, которые при прорастании остаются в земле. В настоящее время гинкго известен в Китае; на Кавказе и в Крыму он разводится как декоративное растение (рис.

7.4). 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 активнодвигающихся в жидкой среде жгутиковых сперматозоидов эволюционно сближает их с высшими споровыми растениями. У других рассматриваемых представителей голосеменных растений мужские гаметы полностью утрачивают подвижность.

#### Класс Гнетовые (*Gnetopsida*)

Класс Гнетовые включает 3 порядка содержащих по одному семейству, 2 из которых имеют медицинское значение: *Эфедровые* (*Ephedrales*) и *Гнетовые* (*Gnetales*). Первые ископаемые остатки гнетовых (пыльца эфедры) найдены лишь в третичных отложениях кайнозоя. Гнетовые называют еще оболочкосеменными, так как они имеют похожий на околоцветник покров вокруг микро- и мегаспорофиллов.

#### Порядок Гнетовые (*Gnetales*)

Единственный род *Гнетум* (*Gnetum*) насчитывает около 30 видов, обитающих во влажных тропических лесах. большей частью это де-ревянистые лианы, редко - кустарники или небольшие деревья. Листья широкие, кожистые, с сетчатым жилкованием, напоминающие листья покрытосеменных. *Гнетум гнемон* (*G. gnemon*) из ЮгоВосточной Азии дает съедобные семена, используемые местным населением в пищу как молодые листья, так и стробилы.

#### Порядок Эфедровые (*Ephedrales*)

Единственный род *Эфедра* (*Ephedra*) объединяет 40 видов сильноветвистых вечнозеленых беслистных кустарников и кустарничков, напоминающих хвощи (рис. 7.5). Эфедра - обитатель засушливых и пустынных областей Евразии и Америки. Это двудомное растение, реже - однодомное.

На мужских растениях образуются шаровидные собрания микростробиллов в виде округлых колосков. На короткой оси колоска расположено от 2 до 8 пар супротивных, кроющих, чешуевидных листьев. Несколько нижних пар кроющих листьев стерильны, в пазухах остальных расположены микроспорофиллы с 1-8 микроспорангиями.

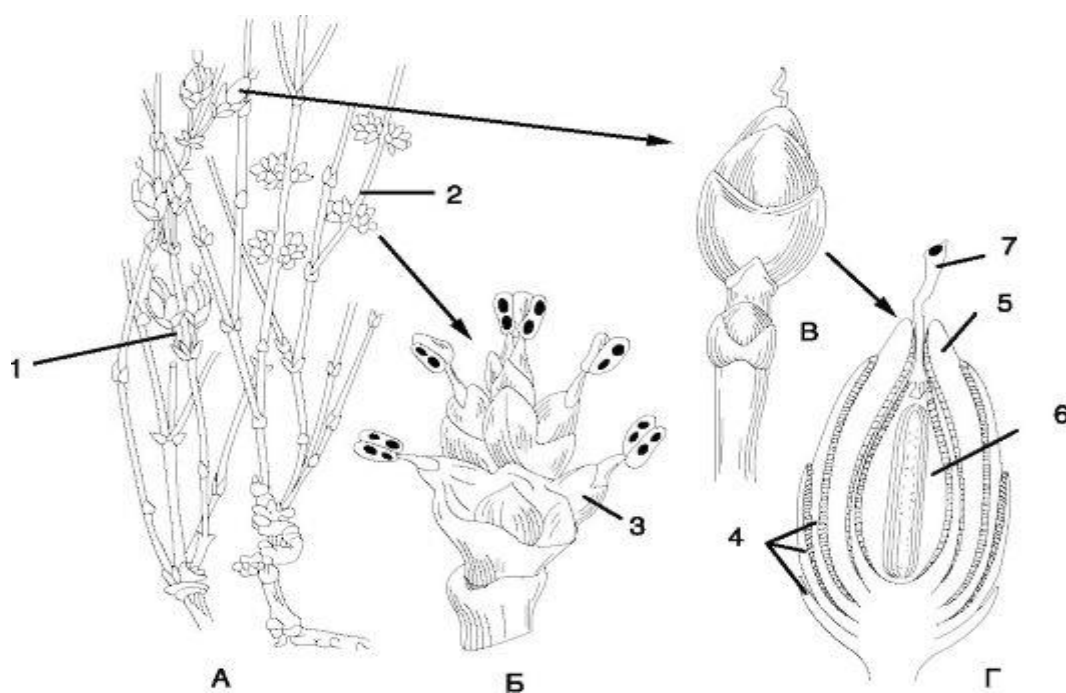


Рис. 7.5. Семейство Эфедровые. Эфедра двухколосковая (*Ephedra distachya*): А - общий вид репродуктивных побегов; Б - собрание микростробил; В - мегастробил; Г - продольный срез через мегастробил: 1 - побег женского растения; 2 - побег мужского растения; 3 - микростробил; 4 - кроющие чешуи; 5 - наружный интегумент; 6 - семязачаток; 7 - внутренний интегумент, образующий микропилярную трубку

На женских растениях расположены женские стробилы, несущие 1 верхушечный семязачаток, окруженный сочным мешочкообразным покровом. После оплодотворения яйцеклетки одного из архегониев появляется семя, окруженное мясистыми покровами бывшего интегумента и кроющими чешуями и внешне напоминает плод - «ягоду» ярко-оранжевого цвета. Это привлекает животных, поедающих и распространяющих семена. В нашей флоре имеется 10 видов эфедры.

*Эфедра хвощевая* (*E. equisetina*) и *эфедра двухколосковая* (*E. distachya*) служат источником сырья для получения алкалоида эфедрина, применяемого в качестве средства, возбуждающего ЦНС, при лечении насморка, бронхиальной астмы.

#### Класс Хвойные (*Pinopsida*)

Представители класса *Хвойные* были еще в карбоне, а наибольшего разнообразия достигли в юрском периоде. Этот класс включает в себя *подкласс хвойных* (*Pinidae*), являющийся наиболее сохранившейся и самой многочисленной группой голосеменных растений (около 560 видов). На территории России встречаются представители 8 родов, свыше 50 видов. Хвойные образуют обширные леса в Северном полушарии, на огромной территории Евразии и Северной Америки, распространены они и в умеренных областях Южного полушария, на всех континентах, кроме Антарктиды.

Наибольшее число 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 листьями (подокarp). Большинство растений - вечнозеленые, но встречаются и листопадные, например *лиственница* (*Larix*), а у некоторых (болотный кипарис) опадают даже годовые побеги.

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 таковым покрытосеменных растений. Хвойные имеют, как правило, мощные моноподиально ветвящиеся стволы и компактные кроны. Анатомическое строение стеблей отличается мощно развитой древесиной и менее развитыми корой и сердцевинной. За счет камбия обеспечивается вторичный прирост стебля. Древесина на 90-95% состоит из трахеид с окаймленными порами, плохо развитой древесинной паренхимой (не у всех хвойных), либриформ отсутствуют, хорошо выражены годовые кольца. Луб состоит из ситовидных клеток без клеток-спутниц и лубяной паренхимы; лубяные волокна не развиты. Кора и древесина многих хвойных содержит многочисленные схиногенные смоляные ходы.

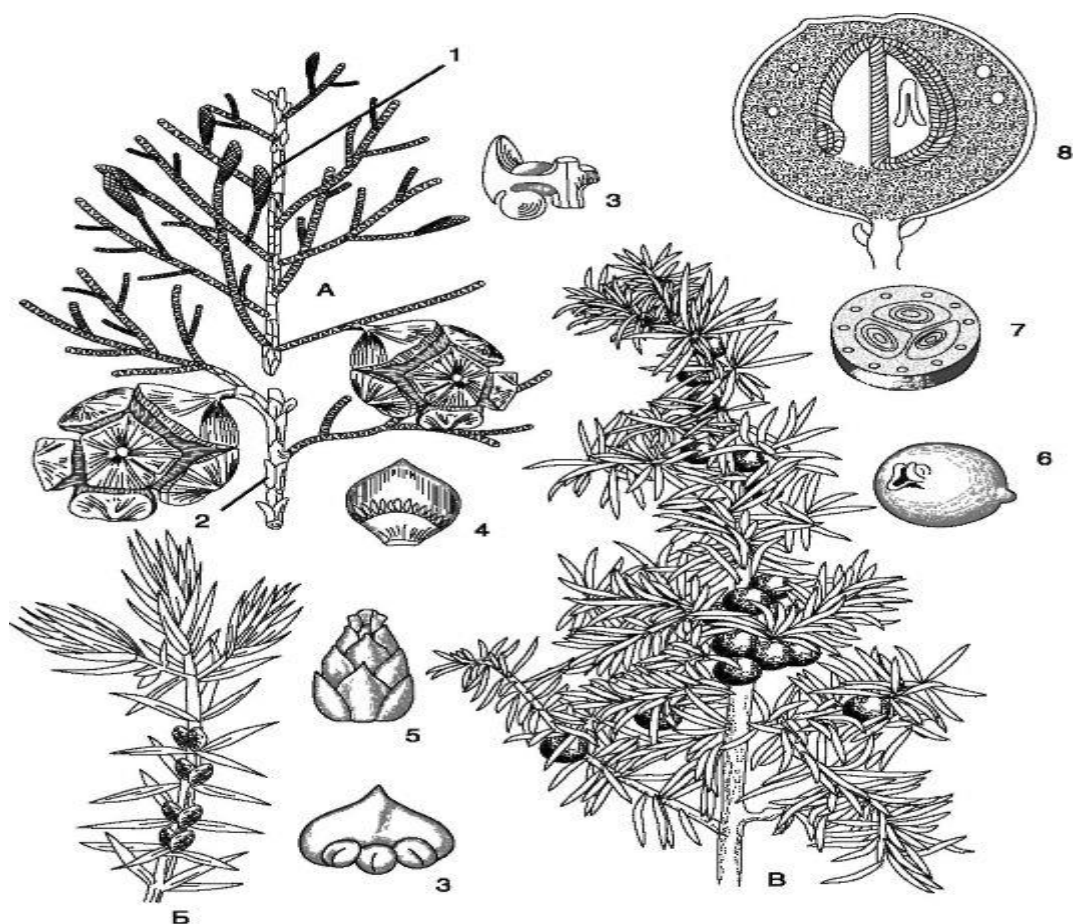


Рис. 7.6. Хвойные (семейство Кипарисовые): А - репродуктивный побег кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens*); Б, В - репродуктивные побеги можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*):

1 - побеги с мужскими шишками; 2 - побеги с женскими шишками; 3 - микроспорофилл с микроспorangиями; 4 - семенная чешуя с семязачатками; 5 - молодая женская шишка, 6-8 - зрелая шишка (общий вид, поперечный и продольный срезы)

Вегетативное размножение у хвойных почти не встречается. Один из наиболее важных признаков всех голосеменных - наличие семязачатка (семяпочки). Мегаспорангием в семязачатке является нуцеллус, окруженный защитным покровом - интегументом. Семязачатки открыто располагаются на семенных чешуях (мегаспорофиллах) и дают после оплодотворения семена - органы размножения голосеменных растений.

Хвойные насчитывают около 10 семейств. На территории России широко представлены представители семейств (рис. 7.6): сосновых - род Лиственница (*Larix*), род Сосна (*Pinus*), род Ель (*Picea*); кипарисовых - род Можжевельник (*Juniperus*) и род Туя (*Thuja*).

Хвойные леса определяют ландшафт огромных территорий, служат основой многих биоценозов, играют значительную водоохранную роль. Древесину хвойных деревьев используют как строительный материал, топливо; из хвой пихты получают эфирное масло, идущее на производство лаков. В молодых ветвях пихты содержится борнеол - исходный продукт для получения камфоры. Из сосны сибирской получают скипидар и канифоль, из кедровых орешков - масло.

## ГЛАВА VIII СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ. ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (ANGIOSPERMAE), ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ (MAGNOLIOPHYTA)

### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

*Покрытосеменные* - самая совершенная и многочисленная группа высших растений, насчитывающая более 500 семейств и не менее 250 тыс. видов, превосходящая по численности все остальные группы растений, вместе взятые. Эти растения наиболее приспособлены к современным условиям жизни и распространены в самых различных местах обитания, во всех климатических зонах и на всех континентах. Важнейшим изменением следует считать *появление цветка* - уникального органа, совместившего в себе структуру и функции *полового и бесполого размножения*.

У покрытосеменных семена заключены в плод в отличие от голосеменных, у которых семена лежат на мегаспорофиллах открыто (голо). Важнейшие функции плода: защита семян и их распространение. Прочие группы растений не имеют органа, гомологичного плоду, который защищает семена и способствует их распространению. У покрытосеменных происходит максимальная редукция женского гаметофита, представленного 8 клетками зародышевого мешка. Полностью исчезли архегонии, и весь процесс оплодотворения стал независимым от присутствия капельно-жидкой среды. Само оплодотворение у покрытосеменных также необычно и получило название *двойного оплодотворения*. Биологический смысл этого уникального явления состоит в том, что у покрытосеменных растений 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 ним, 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. Важнейшие преобразования претерпела проводящая система. Основными проводящими элементами ксилемы становятся сосуды (взамен трахеид у голосеменных), что значительно ускорило движение восходящего тока. В флоэме появляются ситовидные трубки с клетками-спутницами, пришедшие на смену ситовидным клеткам прочих отделов высших растений. При развитии побегообразования стало преобладать симподиальное ветвление, изменения появились в жилковании листьев и т. д. (табл. 8.1).

Таблица 8.1. Сравнительная характеристика голосеменных и покрытосеменных растений

Голосеменные	Покрытосеменные
Семязачаток лежит открыто на семенной чешуе (мегаспорофилл)	Семязачаток находится под покровом мегаспоролистиков
Женским гаметофитом является эндосперм с 2 архегониями	Женским гаметофитом является зародышевый мешок с 8 ядрами
Развитие семязачатка и образование семени происходит очень медленно — около 18 месяцев	Развитие семязачатка и образование семени происходят сравнительно быстро, особенно у трав — за один вегетационный период (3—4 недели)
Оплодотворение обычное, в результате формируется зародыш, который развивается за счет первичного эндосперма	Двойное оплодотворение, в результате формируется диплоидный зародыш, который развивается за счет триплоидного вторичного эндосперма

Претерпев прогрессивные эволюционные изменения в основных сферах, покрытосеменные стали, по выражению известного ботаника М.И. Голенкина, победителями в борьбе за существование.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Чарльз Дарвин назвал происхождение покрытосеменных «жгучей тайной», и она остается неразрешенной 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.

Большинство ботаников считают, что покрытосеменные - группа монофилетическая, т.е. возникшая от одного предка, а в качестве предполагаемого предка называют полностью вымершие беннеттитовые или древние семенные папоротники.

Господствующей ролью покрытосеменных растений объясняется особый интерес к их систематике (табл. 8.2).

Таблица 8.2. Историческое развитие теории эволюции покрытосеменных

Год	Автор теории и основные ее положения
1735	К. Линней основывался на особенностях строения андрогинея у разных растений
1862–1883	Д. Бентам и Д. Гукер основывались на морфологическом сходстве растений
Рубеж XIX–XX вв.	А. Энглер считал примитивными цветки, не имеющие околоцветника, и однополые цветки. Не учитывал то обстоятельство, что простое строение цветка (например, дуба или ивы) может быть не первичным, а вторичным
1875	А. Браун пришел к выводу о примитивности крупных обоеполых многолепестных цветков магнолиевых и вторичности безлепестных и однополых цветков. Простота этих цветков, по его мнению, была вторичной, возникшей в результате упрощения
1915	Ч. Бесси древнейшей группой цветковых считал раналиевые (Ranales), куда также включались магнолиевые и лютиковые
1987	А.Л. Тахтаджян древнейшей группой покрытосеменных растений считает порядок магнолиевых, от предков которых произошли все ныне живущие покрытосеменные

Нами принята за основу система цветковых, разработанная А.Л. Тахтаджяном (1987). Согласно ей древнейшей группой покрытосеменных растений является порядок магнолиевых, от предков которых произошли все ныне живущие покрытосеменные. В этом смысле система А.Л. Тахтаджяна строго монофилетична.

Отдел Покрытосеменные растения разделены А.Л. Тахтаджяном на 2 класса: *класс двудольных* (магнолиоиды) и *класс однодольных* (лилиоиды) растений. Класс двудольных, в свою очередь, подразделяется на 8 подклассов, а однодольных - на 4:

Отдел Покрытосеменные (Magnoliophyta), или Цветковые (Angiospermae)

*Класс Магнолиоиды (Magnoliopsida), или Двудольные (Dicotyledonae)*

*Подкласс магнолииды (Magnoliidae)*  
*Подкласс скарियोфиллиды (Saprophyllidae)*

*Подкласс ранункулиды (Ranunculidae)*  
*Подкласс гаммелииды (Hamamelididae)*



*Подкласс дилленииды (Dilleniidae)*

*Подкласс розиды (Rosidae)*

*Подкласс ламииды (Lamiidae) Подкласс астериды (Asteridae)*

*Класс Лилиопсиды (Liliopsida), или Однодольные (Monocotyledones)*

*Подкласс алисматиды (Alismatidae)*

*Подкласс триуриды (Triurididae)*

*Подкласс лилии (Liliidae) Подкласс арециды (Arecidae)*

Основные различия между классами одно- и двудольных представлены в табл. 8.3, 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. Охарактеризуем более подробно некоторые из них, имеющие для будущих провизоров наибольшее значение.

Таблица 8.3. Основные различия между двудольными и однодольными

Двудольные	Однодольные
Зародыш обычно с 2 семядолями. Семядоли чаще всего с 3 главными проводящими пучками	Зародыш с 1 семядолей. Семядоли с 2 главными проводящими пучками

Окончание таблицы

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 располагается кольцом, имеется лубяная паренхима; кора и сердцевина хорошо дифференцированы	Вторичный рост осевых органов отсутствует, так как камбия нет; проводящая система состоит из большого числа отдельных закрытых пучков, расположенных «беспорядочно» или образующих 2–3 витка по спирали; лубяная паренхима отсутствует. Обычно нет ясно выраженной коры и сердцевины
Первичный (зародышевый) корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят боковые корни 1-го 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

## ГЛАВНЕЙШИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЦВЕТКОВЫХ (MAGNOLIOPHYTA)

Отдел Цветковые (или Покрытосеменные) включает 2 класса, 12 подклассов, 533 семейства, около 13 тыс. родов и не менее 2 500 000 видов.

Класс Двудольные (*Dicotyledones*), или Магнолиоопсиды (*Magnoliopsida*)

Этот класс состоит из 8 подклассов, 429 семейств, около 10 тыс. родов и не менее 190 тыс. видов.

Подкласс Ранункулиды (*Ranunculidae*)

Объединяет 4 порядка и 13 семейств; мы остановимся на представителях 2 порядков: Лютиковые и Маковые.

Порядок Лютикоцветные (*Ranunculales*)

К порядку Лютиковые относится семейство Лютиковых, имеющее большое хозяйственное значение.

Семейство Лютиковые (*Ranunculaceae*)

Это семейство включает около 66 родов и более 2 тыс. видов, произрастающих в холодных, умеренных и субтропических районах северного полушария, часто в горах; в тропиках очень немногие виды: в основном из рода *Ломонос* (*Clematis*).

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 66, видов — 2 тыс.
Цветок: * $Ca_5 Co_5 A_{\infty} G_{\infty}$ — лютик ползучий; * $Ca_3 Co_{8-12} A_{\infty} G_{\infty}$ — чистяк весенний; $\uparrow Ca_5 Co_1 A_{\infty} G_1$ — живокость полевая; * $P_5 A_{\infty} G_{\infty}$ — калужница болотная; $\uparrow Ca_5 Co_2 A_{\infty} G_2$ — борец высокий (аконит)
Распространение: луговые и лесные растения умеренных и холодных зон в основном Северного полушария
Жизненная форма: многолетние травы, реже кустарники, полукустарники, лианы, редко 1–2-летние травы
Листья: простые, в различной степени расчлененные, без прилистников
Соцветия: цимбидные (извилины), ботриидные (кисть), одиночные
Плоды: монокарпии (однолистовка), апокарпии (многоорешек, многолистовка)
Важнейшие роды: Горюцвет ( <i>Adonis</i> ), Акониум ( <i>Aconitum</i> ), Ветреница ( <i>Anemone</i> )

Жизненная форма: многолетние травы, есть среди них розеточные формы; редко - полукустарники, невысокие кустарники или лианы. Листорасположение очередное. Листья простые цельные, или рассеченные, без прилистников. Однако не так редко встречаются и цельные листья, например у чистяка (*Ranunculus ficaria*). Цветки обоеполые, ациклические или циклические, актиноморфные, реже - зигоморфные. Околоцветник разнообразный, простой или двойной. Тычинок много или несколько. Для лютиковых очень характерны нектарники, в своем происхождении связанные с тычинками. Гинецей апокарпный (от 3 до  $\infty$  плодолистиков), реже - монокарпный. Завязь одногнездная, верхняя. Семязачатки в различном числе (вплоть до 1), вдоль брюшного шва. Плоды монокарпии, апокарпии - из листовок или орешков. Семена с эндоспермом и мелким зародышем. Соцветия разнообразные: цимозные, ботрические, реже одиночные цветки. Лютиковые - энтомофильные растения.

У лютиковых наблюдается большое разнообразие в строении цветков. Наиболее примитивными считаются актиноморфные цветки, с простым околоцветником из неопределенного числа 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 андроцеем располагаются похожие на тычинки *стаминодии*, являющиеся в то же время и нектарниками. В настоящее время в средней полосе купальница встречается все реже из-за истребления ее на букеты.

Один из самых крупных и широко известных - род *Лютик* (*Ranunculus*) (рис. 8.1), 400 видов которого распространены от арктической тундры до субтропиков. Лепестки расположены по кругу, имеют нектарные ямки, прикрытые специальной чешуйкой, остальные части цветка расположены по спирали. Лютики опыляются насекомыми из отрядов двукрылых и жуков, однако некоторые группы перешли к апомиксису.

*Акониум*, 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 андроцея.

Среди лютиковых имеется ряд важнейших лекарственных растений. На первом месте среди них *адонис весенний* (*Adonis vernalis*) - важнейшее средство при сердечно-сосудистой недостаточности.

Лютиковые богаты веществами вторичного метаболизма: алкалоидами, сердечными гликозидами, цианогликозидами, флавоноидами и т.д. Преобладающее большинство лютиковых - ядовитые растения; особенно ядовиты некоторые среднеазиатские виды аконитов, из которых получали яд для стрел, а также аконит - классическое гомеопатическое средство, основанное на алкалоидах видов *Aconitum*. Многие виды семейства декоративны: акониты, живокости, водосборы, ветреницы. Особенно эффектны крупноцветные виды рода *Ломонос* (*Clematis*), в том числе вьющиеся.

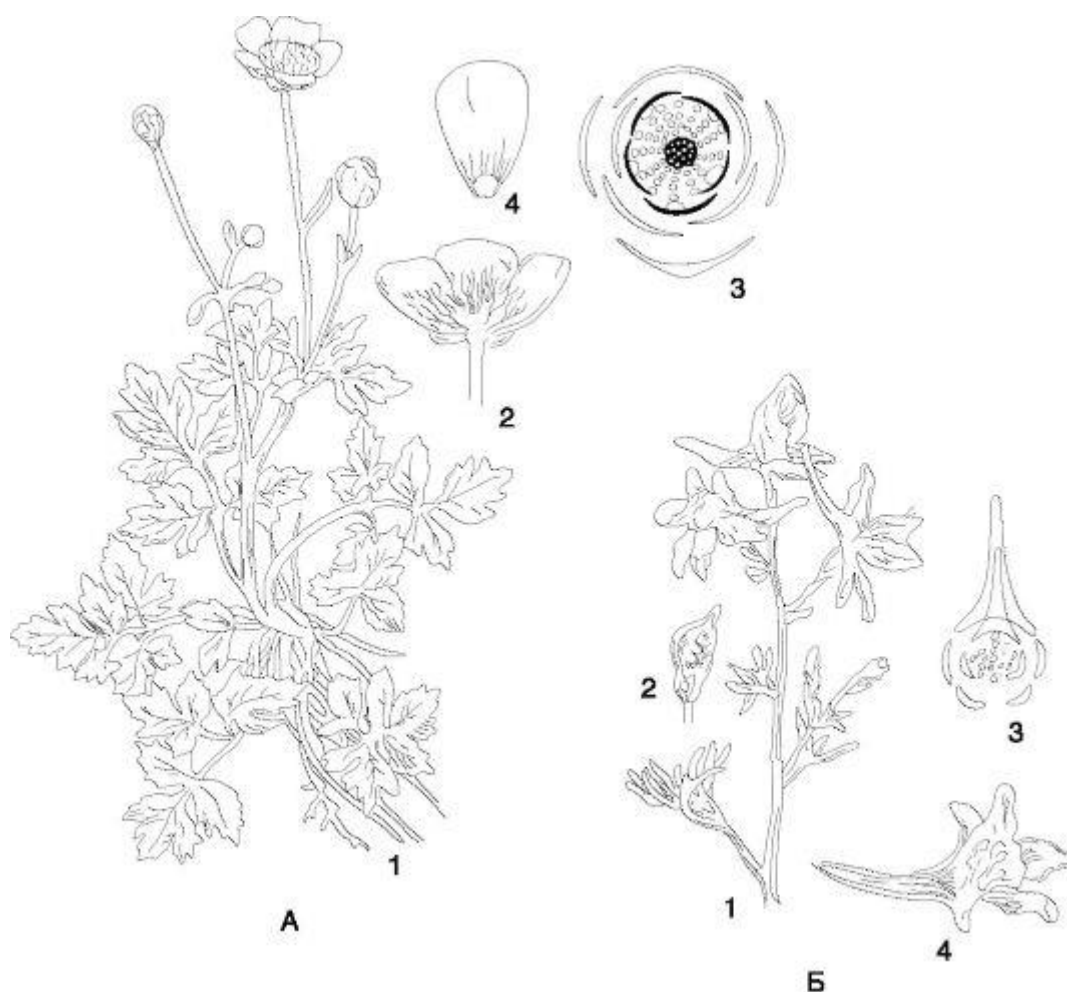


Рис. 8.1. Семейство Лютиковые: А - Лютик ползучий (*Ranunculus repens*): 1 - цветущее растение; 2 - цветок в продольном разрезе; 3 - диаграмма цветка; 4 - лепесток с нектарником; Б - живокость полевая (сокирки) (*Delphinium consolida*): 1 - общий вид; 2 - плод-листовка; 3 - диаграмма цветка

Порядок Макоцветные (*Papaverales*) Семейство Маковые (*Papaveraceae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 26, видов — 250

окончание таблицы

Цветок: $*Ca_2Co_{2+2}A_{\infty}G_{(\infty)}$ — мак самосейка; $*Ca_2Co_{2+2}A_{\infty}G_{(2)}$ — чистотел весенний
Распространение: <i>Евразия и Северная Америка, но редки или отсутствуют в Африке, Австралии и Южной Америке</i>
Жизненная форма: <i>многолетние травы, реже — кустарники, полукустарники, лианы, редко 1–2-летние травы</i>
Листья: <i>простые, очередные без прилистников, часто более или менее рассеченные</i>
Соцветия: <i>цимоидные (извилины), ботриодные (кисть), одиночные</i>
Плоды: <i>ценокарпий — коробочка различной формы (вскрывающаяся порами в верхней ее части), стручковидная коробочка (вскрывающаяся створками)</i>
Важнейшие роды: <i>Чистотел (Chelidonium), Мак (Papaver)</i>

Семейство объединяет 26 родов и около 250 семейств, распространенных в умеренных и субтропических районах главным образом Северного полушария. Жизненная форма: травы, реже - полукустарники или кустарники, очень редко - небольшие деревья. Листорасположение очередное. Листья простые сильно рассеченные, реже - цельные, без прилистников.

Цветки актиноморфные, обоеполые, часто крупные, одиночные на верхушках побегов или собраны в соцветиях разного типа. Околоцветник двойной. Лепестков - 4 или 5, располагающихся в 2 кругах. Чашечка из 2 чашелистиков, опадающих при раскрытии цветка. Цветки циклические, 2-3-членные, соответствуют формуле  $Ca_2Co_{2+2}A_{\infty}G_{(2-\infty)}$ . Тычинки свободные, многочисленные, в нескольких кругах. Гинецей ценокарпный, образованный 2 или многими срастающимися плодолистиками, рыльца сидячие, завязь верхняя, семязачатки многочисленные. Рыльце крупное, лопастное, число лопастей соответствует числу плодолистиков. Плод - ценокарпий: коробочка различной формы, вскрывающаяся створками или порами в верхней части, или стручковидная, как у чистотела большого (*Chelidonium majus*) (рис. 8.2), распространенного растения с желтыми цветками и оранжевым млечным соком. Семена - с эндоспермом и мелким зародышем. Подавляющее большинство маковых - насекомоопыляемые растения.

К маковым относится одно из известнейших растений мак опийный (*Papaver somniferum*), в настоящее время запрещен к возделыванию в культуре. Представители семейства содержат млечный сок (латекс) желтый, белый или цветной. Млечный сок, добываемый в основном из незрелых коробочек мака, содержит ряд алкалоидов, очень ценимых в медицине: морфин, наркотин, кодеин и др. В малых количествах опиум (в основном его составная часть - морфин) вызывает приятное возбуждение, в больших - галлюцинации, нередко заканчивающиеся параличом нервной системы. Зрелые семена мака, употребляемые в кондитерской промышленности, совершенно не содержат морфина.

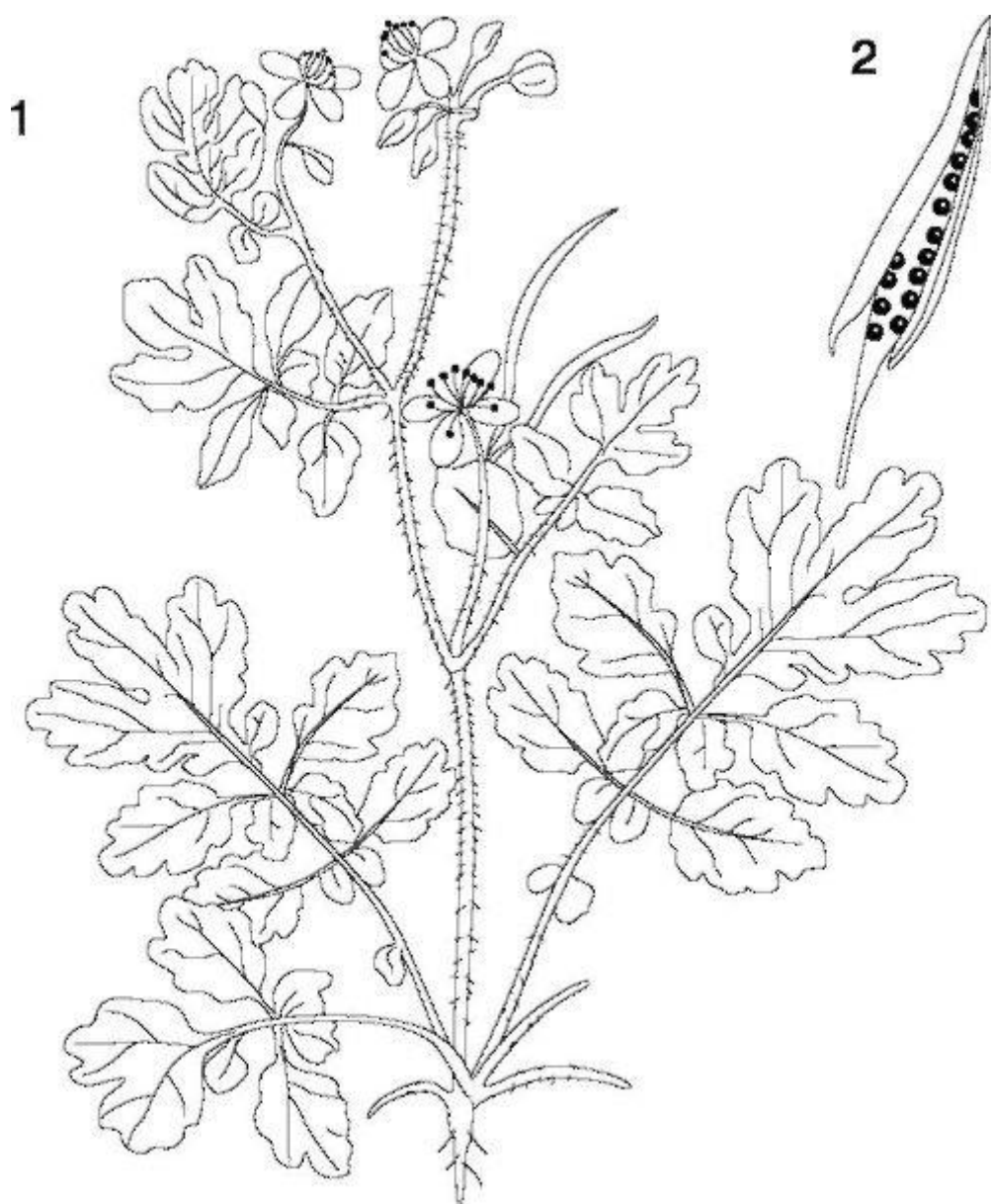


Рис. 8.2. Маковые. Чистотел большой (*Chelidonium majus*):

1 - цветущее растение; 2 - плод

Подкласс Кариофиллиды (*Caryophyllidae*)

Порядок Гречишноцветные (*Polygonales*)

К порядку Гречишноцветные относится единственное семейство Гречишные.

Семейство Гречишные (*Polygonaceae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 30, видов — около 1000
Цветок: * $P_{5-7}A_{5-7}G_{(2-3)}$ — горцы, * $P_{5-7}A_{5-7}G_{(3)}$ — гречиха
Распространение — по всему земному шару, но более всего в Северном полушарии, в его умеренных областях

Окончание таблицы

Жизненная форма: многолетние или однолетние травы, небольшие деревья
Листья: в преобладающем большинстве очередные, лишь иногда супротивные, с прилистниками
Соцветия: метелки, колосья или головки, в основе которых лежит дихазий
Плоды: псевдомонокарпии — орех
Важнейшие роды: <i>Горец</i> ( <i>Polygonum</i> ), <i>Щавель</i> ( <i>Rumex</i> ), <i>Гречиха</i> ( <i>Fagopyrum</i> )

Известно около 35 родов и до 1000 видов гречишных, распространенных по всему земному шару, но более всего в умеренных областях Северного полушария. Жизненной формой являются 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. Цветки обоеполые или раздельнополые (тогда растения одноили двудомные), актиноморфные, с простым околоцветником, составленным 3-6 свободными или сросшимися листочками, циклические с 2- или 3-членными кругами. Андроцей из 1-3 кругов тычинок, с 3 тычинками в каждом круге. 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 более сложные, подобные метелкам, колосьям или головкам. Плод псевдомонокарпный - орех. Листочки околоцветника остаются при плодах, участвуя в их распространении. Семя - с обильным эндоспермом, без перисперма.

Для рода *Горец* (*Polygonum*; до 200 видов) характерен 5-членный околоцветник. 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. Трава некоторых видов горцев применяется в отечественной медицине как кровоостанавливающее средство.

К горцу близок центральноазиатский род - *Гречиха* (*Fagopyrum*) (рис. 8.3), к которому принадлежит культивируемая крупяная, медоносная культура *гречиха посевная* (*F. esculentum*). Гречиха имеет большое хозяйственное значение. Гречневая крупа (очищенные от околоплодника семена) содержит железо, кальций, фосфор, витамины В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, легкоусвояемые белки и, таким образом, является ценным диетическим продуктом. В то же время это источник получения флавоноида рутина, обладающего Р-витаминной активностью. Свойство корней *гречихи сахалинской* (*Polygonum sachalinense*) интенсивно извлекать из почв тяжелые металлы используют для очистки загрязненных земель.

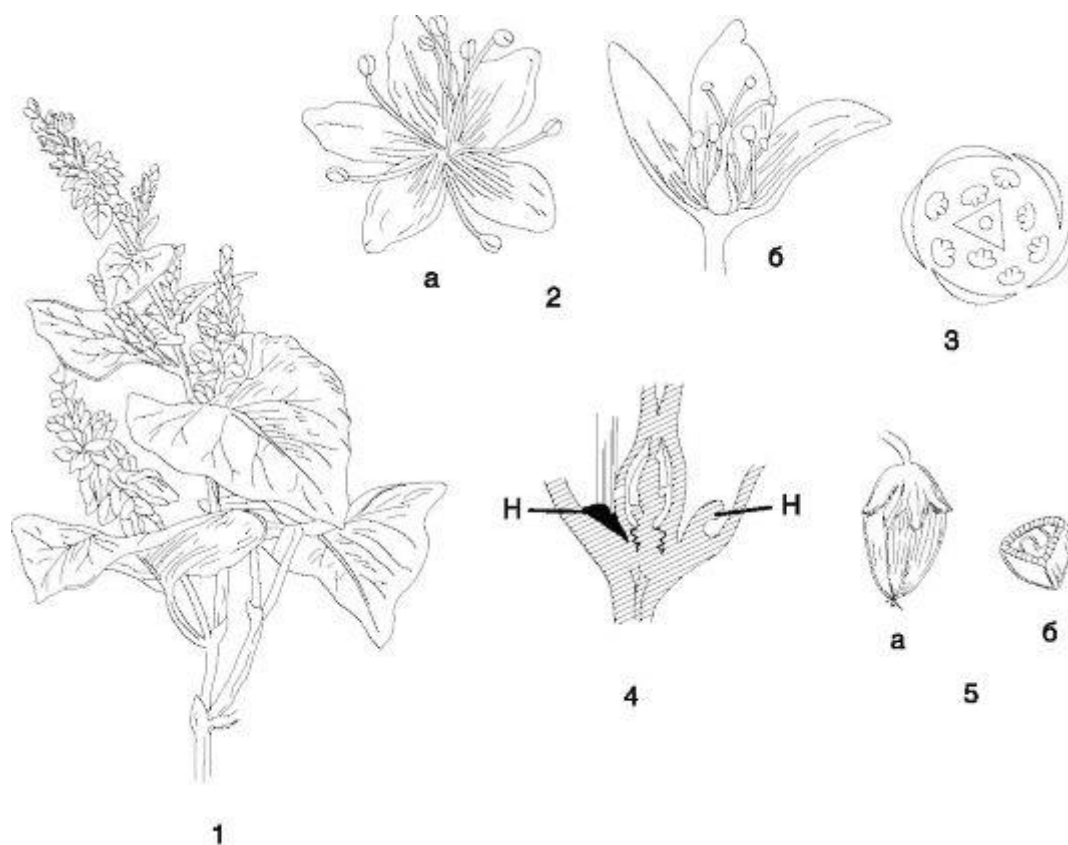


Рис. 8.3. Гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum*):

1 - цветоносный побег; 2 - гетеростилия цветков (а - короткостолбчатый; б - длинностолбчатый); 3 - диаграмма цветка; 4 - разрез пестика (видны нектарники - Н); 5 - плод (а - общий вид; б - поперечный разрез, виден изогнутый зародыш)

Для рода *Щавель* (*Rumex*) характерны 2-круговой, 6-лиственный, остающийся при плодах околоцветник и 2-круговой 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 применяются в пищу.

Для представителей рода *Ревень* (*Rheum*) характерны удвоение тычинок наружного круга и опадающий околоцветник. Мясистые черешки овощного растения (*ревень волнистый* - *Rh. undulatum*), содержащие органические кислоты и большое количество витаминов, используют в пищу. *Ревень тангутский* (*Rh. tanguticum*) - ценнейшее слабительное средство, применяемое в медицине.

#### Подкласс Дилленииды (*Dilleniidae*)

Подкласс Дилленииды включает 31 порядок, 97 семейств, 1910 родов и около 36 тыс. видов. Объединяет примитивных представителей, еще сохраняющих общие черты с магнолиидами и продвинутые более специализированные семейства, у которых цветки обычно с двойным околоцветником, спиральные, гемициклические и циклические, с ценокарпным гинецеем со сросшимися столбиками.

#### Порядок Каперцовые (*Capparales*)

Порядок объединяет 4 семейства, из которых в умеренном климате Северного полушария наиболее известно семейство Крестоцветные.

#### Семейство Крестоцветные (*Cruciferae*, *Brassicaceae*)



<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 380, видов — 3000
Цветок: $*C_{a_{2+2}}C_{o_4}A_{2+4}G_{(2)}$
Распространение: по всему миру, но главным образом в умеренных и холодных зонах
Жизненная форма: одно- и многолетние травы, реже — кустарники и полукустарники
Листья: простые цельные или расчлененные, очередные
Соцветия: кистевидные, щитковидные
Плоды: стручки и стручочки
Важнейшие роды: Горчица ( <i>Brassica</i> ), Редька ( <i>Raphanus</i> ), Желтушник ( <i>Erysimum</i> )

Семейство объединяет 380 родов и 3000 видов, главным образом во внетропических областях Северного полушария, и прежде всего - в Средиземноморье, Юго-Западной и Центральной Азии. Жизненная форма: многолетние или однолетние травы (очень редко - полукустарники и кустарники). Листорасположение очередное; листья простые, без прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные, 4-членные. Чашелистиков 4, в 2 кругах, причем внутренние - при основании с мешковидными выростами. Лепестков 4, расположены крестообразно (отсюда - название семейства). Андроцей двусильный: 2 короткие тычинки находятся в наружном круге, 4 длинные - во внутреннем. У основания тычиночных нитей - нектарники (выросты оси цветка). Завязь - верхняя, состоит из 2 сросшихся плодолистиков, двугнездная, с различным числом семязачатков. Столбик - с головчатым или двухлопастным рыльцем. Плоды - стручки или стручочки, вскрываются 2 створками, с остающейся перегородкой, иногда не вскрывающиеся (разламывающиеся на членики) или односемянные, орешковидные. Семена - без эндосперма. Большинство крестоцветных цветут белыми или желтыми цветками. Соцветия представляют собой простые или двойные щитковидные кисти, без конечного цветка. В начале распускания соцветия выглядят как щитки, однако вследствие интеркалярного роста нижние части соцветий приобретают кистевидный облик.

Характерны вместилища мирозина в вегетативных органах и соцветиях, содержащие фермент, гидролизующий серосодержащие соединения у многих представителей крестоцветных.

Почти все сорные и мусорные крестоцветные - растения одно-, двулетние: *настушья сумка* (*Capsella bursa-pastoris*), *ярутка полевая* (*Thlaspi arvense*) и многие другие. Среди крестоцветных много одно- летников, но большинство из них все же многолетние травы, например *сурепка* (*Barbarea*).

К крестоцветным относится ряд важных в хозяйственном отношении растений. Первое место среди них занимает *капуста огородная* (*Brassica oleracea*). Известно очень много форм и сортов капусты (рис. 8.4). Например, у нас очень популярна цветная капуста - форма с ветвистыми соцветиями и недоразвитыми цветками; из этого же вида произошла кольраби, с реповидным стеблем, содержащим особенно много витамина С.

*Редька* и *редис*, или *редиска*, относятся к одному и тому же виду *Raphanus sativus*. В качестве приправы к кушаньям очень популярен *хрен обыкновенный*, или *деревенский* (*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*: *горчица белая* (*Sinapis alba*), *горчица*

сарептская (*Brassica juncea*) и горчица черная (*Brassica nigra*). Особенно культивируются горчица сарептская и горчица черная, так как их семена содержат большое количество жирных масел. Из них получают горчичное масло, используемое в пищевой промышленности, а также горчичный порошок, содержащий глюкозид синигрин, оказывающий воспаляющее действие на кожу, что нашло применение в медицинской промышленности при изготовлении горчичников. В качестве масличных культур возделывается рапс (*Brassica napus* var. *oleifera*). Как красильное растение используется вайда красильная (*Isatis tinctoria*). Виды *гесперис*, или вешенница (*Hesperis*), левкой (*Matthiola*) и лактифиоль (*Cleistanthus*) - декоративны, разводятся как садовые и комнатные растения.

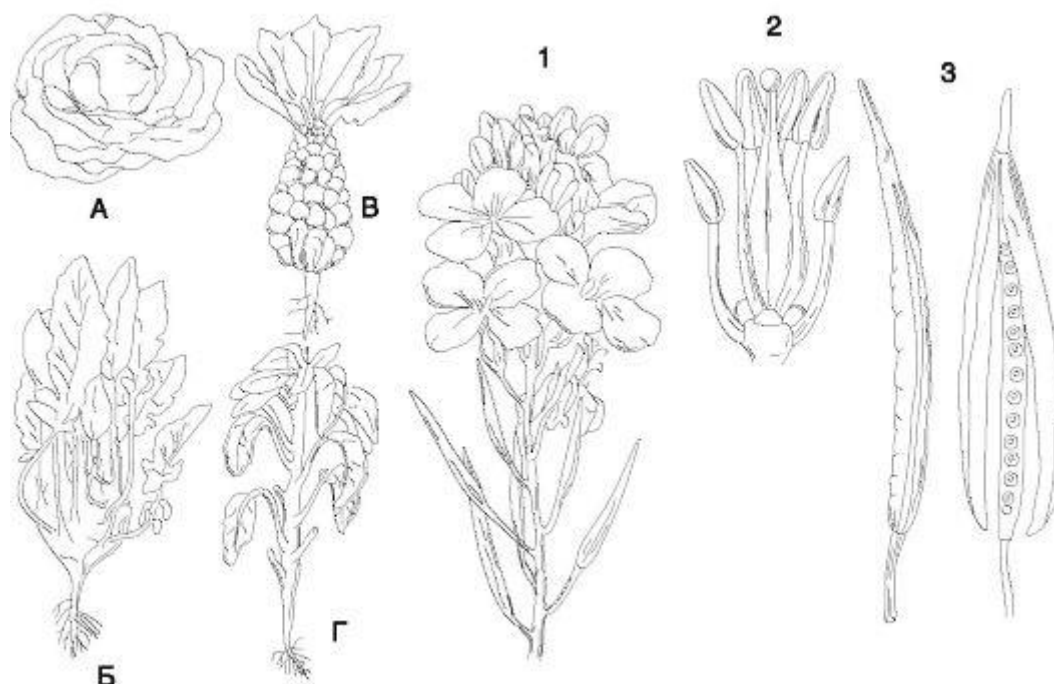


Рис. 8.4. Крестоцветные. Капуста (*Brassica*):

А - белокочанная; Б - кольраби; В - брюссельская; Г - листовая; 1 - соцветие «кисть»; 2 - цветок без околоцветника; 3 - плод «стручок»

Желтушник серый (*Erysimum canescens*) и некоторые виды сердечника (*Cardamine*) содержат сердечные гликозиды, используемые при изготовлении препаратов кардиотонического действия.

#### Порядок Мальвоцветные (*Malvales*)

Порядок объединяет 11 семейств, 2 из которых (липовые и мальвовые) произрастают в странах СНГ; остальные семейства - исключительно тропические и субтропические.

#### Семейство Мальвовые (*Malvaceae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 85, видов — 1500
Цветок: $*Ca_{3+(5)}Co_5A_{(\infty)}G_{(\infty)}$ — мальва лесная; $*Ca_{6+(5)}Co_5A_{0+5x5}G_{(\infty)}$ — алтей
Распространение: широко, особенно в тропиках и саваннах
Жизненная форма: травы, кустарники или деревья
Листья: простые лопастные, пальчатораздельные, реже цельные, с прилистниками
Соцветия: цимозные
Плоды: коробочка
Важнейшие роды: <i>Алтей (Althaea)</i> , <i>Хлопчатник (Gossypium)</i>

Семейство насчитывает около 85 родов и более 1500 видов, в основном распространены в тропиках и субтропиках, сравнительно немногие произрастают в умеренных областях. Жизненная форма: травы, кустарники или деревья. Листорасположение очередное; листья - простые лопастные или пальчатораздельные, реже цельные, с прилистниками. Цветки обоеполые, правильные, крупные или средних размеров, часто ярко окрашенные, одиночные или в тирсоидных соцветиях. Околоцветник двойной, 5-членный. Чашечка раздельно- или сростнолистная, часто с подчашием, из 3-5 (реже - 2) чашелистиков. Подчашие мальвовых похоже на подчашие розоцветных, но природа подчаший различна. Венчик из 5 свободных лепестков или сросшихся при основании. Тычинки в большом числе, срастающиеся в трубку, прирастающую при основании к лепесткам. Пыльники двугнездные, часто некоторые из них превращены в стаминодии. Гинецей ценокарпный, из 5 плодолистиков и больше. Завязь - верхняя, 5- или многонездная, с одним или несколькими семязачатками. Плод - коробочка (хлопчатник, гибискус). У многих мальвовых (например, мальва, алтей) гинецей при созревании распадается на отдельные плодики-мерикарпии с различными приспособлениями к зоохории (распространение животными). Часто после прогулки по лесу можно обнаружить 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. *Алтей лекарственный (Althaea officinalis)* используют в качестве отхаркивающего, смягчительного и противовоспалительного средства (рис. 8.5).

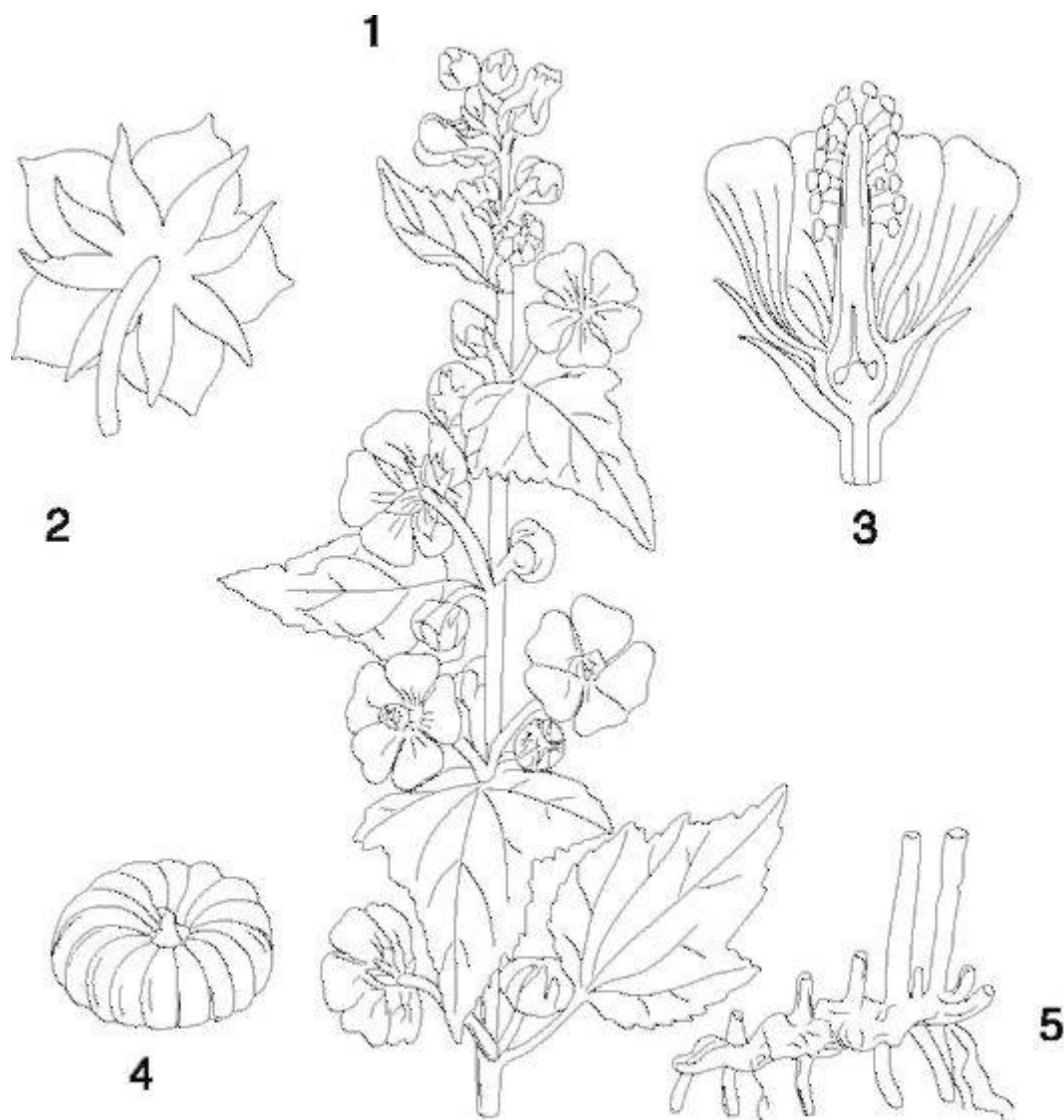


Рис. 8.5. Мальвовые. Алтей лекарственный (*Althaea officinalis*):

1 - часть побега; 2 - чашечка; 3 - цветок (продольный разрез); 4 - плод; 5 - корневище

Излюбленные цветы в тропических странах - *гибискусы* - представители крупного рода *Hibiscus*. Выведено много культурных сортов, цветки некоторых из них достигают в диаметре 20 см.

К мальвовым относится одно из важнейших растений мирового хозяйства - *хлопчатник* (*Gossypium*). Дикорастущие тропические виды хлопчатника - кустарники. Хлопчатник имеет глубокопальчатолопастные листья, желтые цветы и плоды - коробочки с большим количеством семян. Хлопчатник - прядильное растение, в качестве пряжи используются волоски семян, заполняющих коробочку. Волоски состоят из чистой целлюлозы, покрытой сверху кутином. При удалении последнего получают настоящую гигроскопическую вату.

Из самих семян добывают ценное хлопковое масло. В мировом производстве волокна доля хлопка составляет более 50%. Наибольшие площади под хлопком - в Индии, Египте, США, Узбекистане.

#### Порядок Крапивоцветные (*Urticales*)

Порядок объединяет 5 семейств, из которых нами будет рассмотрено семейство собственно крапивных.

Семейство Крапивные (*Urticaceae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 45, видов — 850
Цветок: * ♂ $P_{(4)}A_4G_0$ ; * ♀ $P_{(4)}A_0G_{(2)}$ — крапива двудомная
Распространение: по всему земному шару, но главным образом в тропиках и субтропиках
Жизненная форма: 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: псевдомонокарпии: орех, часто очень мелкий, или семянка
Важнейший род: Крапива ( <i>Urtica</i> )

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.

Жизненная форма: 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 из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь - верхняя, одногнездная, с одним семязачатком. Столбик тоже один, заканчивающийся различным числом 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. 8.6). Двудомная крапива - высокое многолетнее растение, быстро распространяющееся с помощью корневищ, живущее как сорное растение вблизи жилья человека. Крапива двудомная - типичный нитрофил, так как обитает на почвах с повышенным содержанием азота. У нее жгучий эмергенец имеет колбовидное основание и крючок на верхушке, под которым клеточные стенки окремневевают и становятся чрезвычайно ломкими. При соприкосновении с верхушкой эмергенца она 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) и их соли. Не менее жгучи и другие виды крапивы, в том числе крапива коноплелистная (*U. cannabina*) с листьями, напоминающими коноплю. Болевые ощущения при ожоге некоторых тропических видов рода *Лапортея* (*Laportea*) сохраняются в течение нескольких месяцев. Но не все крапивные обладают жгучими волосками, например их нет у рода *Пилея* (*Pilea*). Виды этого рода часто культивируются как комнатные декоративные растения.



Рис. 8.6. Крапивные. Крапива двудомная (*Urtica dioica*):

1 - часть мужского растения; 2 - мужской цветок; 3 - продольный разрез женского цветка; 4 - диаграмма мужского цветка А 5 - диаграмма женского цветка (9)

Крапива двудомная - известное лекарственное растение, богатое витаминами, в основном 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 молочайных.

#### Семейство Молочайные (*Euphorbiaceae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 300, видов — 7500
Цветок: * ♂ $P_0 A_1 G_0$ ; * ♀ $P_0 A_0 G_{(3)}$ — молочай солнцегляд
Распространение: повсеместно, кроме приполярной тундры
Жизненная форма: деревья, кустарники, травы, суккуленты кактусовидные, водные формы
Листья: простые или пальчатосложные, с прилистниками, очередные, редко супротивные
Соцветия: в основе лежат тирсы
Плоды: ценокарпии — дробная коробочка (регма)
Важнейший род: Молочай ( <i>Euphorbia</i> )

Молочайные - огромное семейство, включающее не менее 300 родов и по меньшей мере 7500 видов. К молочайным относятся не- сколько очень больших родов, представители которых произрастают в тропиках: *Филлантус* (*Phyllanthus*) и *Кротон* (*Croton*); оба рода имеют по 750 видов каждый. Род *Молочай* (*Euphorbia*) (рис. 8.7), который представлен примерно 2 тыс. видов, распространен по всему миру.

Представители этого семейства встречаются главным образом в тропиках. В странах умеренного климата Северного полушария число молочайных заметно уменьшается. Жизненные формы молочайных чрезвычайно разнообразны: высокие деревья, кустарники, лианы, похожие на кактусы стеблевые суккуленты, водные растения и травы. Латекс (млечный сок) встречается примерно у  $\frac{1}{3}$  представителей семейства и нередко ядовит. Он накапливается в млечниках или отдельных клетках, локализующихся во всех частях растений. Листья молочайных простые или пальчатосложные, с прилистниками. Листорасположение очередное или супротивное.

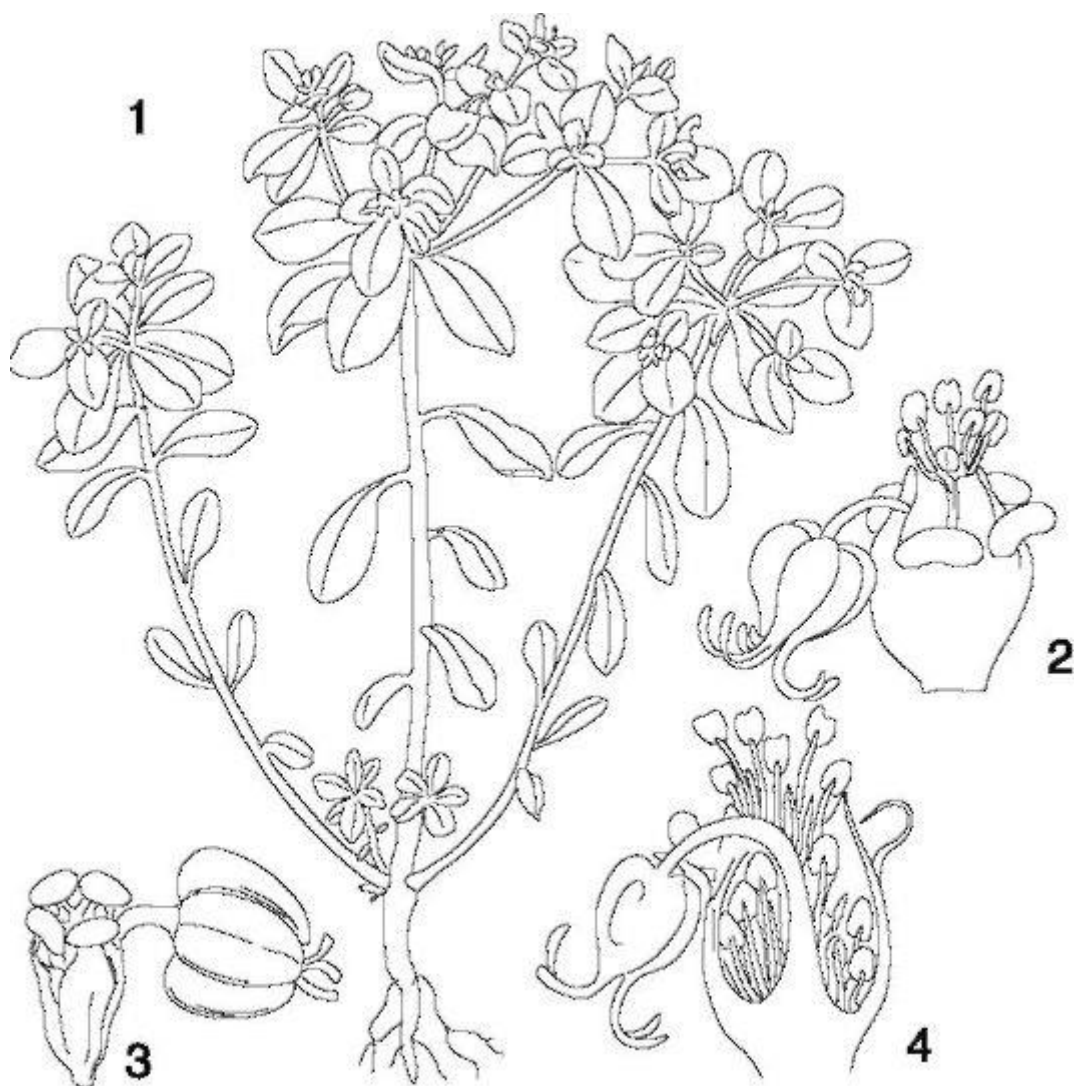


Рис. 8.7. Молочайные. Молочай солнцегляд (*Euphorbia helioscopia*):

1 - общий вид; 2 - циатий; 3 - плод; 4 - циатий в разрезе

Цветки всегда раздельнополые, актиноморфные. Цветки молочаев лишены околоцветника, но у ряда других представителей семейства имеется околоцветник, иногда даже двойной, 5-членный. Число тычинок в мужском цветке варьирует от одной до неопределенного количества. Нити их свободны или сросшиеся различным образом. Гинецей женского цветка - ценокарпный, сросшийся из 3 плодолистиков. Завязь 3-гнездная, в каждом из гнезд содержится по одному семязачатку. Столбиков 3, свободных или в той или иной степени сросшихся, у каждого столбика может быть несколько рылец. Цветки обычно собраны в тирсы, но очень специализированные. Парциальные же соцветия получили название циатиев (от греч. *κύαθος* - 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 близок к дробной коробочке. При созревании такой плод распадается на 3 части, отрывающиеся от центральной колонки и вскрывающиеся 2 створками. В одних случаях такой 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 богаты различными продуктами вторичного метаболизма, которые накапливаются в латексе: тритерпеноиды, антрахиноны, сапонины, алкалоиды 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 которой получают каучук. Родина гевеи - Южная Америка. Корнеклубни *маниока*, или *кассавы* (*Manihot esculenta*), содержат крахмал и используются в тропиках аналогично картофелю. Из семян *клещевины обыкновенной* (*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 наших условиях клещевина может выращиваться как однолетник, а в тропиках имеет вид дерева высотой несколько метров.

#### ПОДКЛАСС РОЗИДЫ (*Rosidae*)

Подкласс включает 40 порядков, 160 семейств, 2800 родов, 55 000 видов.

#### Порядок Розоцветные (*Rosales*)

В порядке 3 семейства; мы рассмотрим одно - большое по численности и важности: Розоцветные.

#### *Семейство Розоцветные, или Розанные (Rosaceae)*

Признак	Подсемейства			
	<i>Spiraeoideae</i> (Спирейные)	<i>Rosoideae</i> (Розовые)	<i>Malloideae</i> (Яблоневые)	<i>Prunoideae</i> (Слиловые)
Гинецей	Апокарпный	Апокарпный, редко моно- карпный	Ценокарпный	Монокарп- ный
Число плодо- листиков в гинецее	(1) 5–8	∞ (редко 1)	2–5	1

Окончание таблицы

Завязь	Верхняя	Верхняя	Нижняя	Верхняя
Подча- шие	Отсутствует	Часто у трав	Отсутствует	Отсутствует
Тип плода	Многоли- стовка (соч- ная)	Многооре- шек, мно- гокостянка, землянич- на, цинаро- дий	Яблоко	Однокос- тянка
Соцветие	Метелка, щиток, зон- тик	Кисть, щиток, цимозные	Зонтик, щиток	Зонтик, оди- ночные
Формула цветка	$* C_5 C_5 A_{\infty} G_2$	$* C_5 C_5 A_{\infty} G_{\infty}$ $* C_{5+5} C_5 A_{\infty} G_{\infty}$	$* C_5 C_5 A_{\infty} G_{(3-5)}$	$* C_5 C_5 A_{\infty} G_1$

Семейство насчитывает около 100 родов и не менее 3000 видов почти по всему земному шару, но преимущественно в Северной лушарии, от субтропиков до Арктики. Жизненные формы очень разнообразны - вечнозеленые и листопадные деревья, кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Листорасположение - очередное, очень редко супротивное. Листья простые или сложные, снабженные прилистниками, свободными или прирас- тающими к черешку, реже - без прилистников. Цветки одиночные или собраны 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 - столько же, сколько лепестков или чашелистиков. Гинецей - апокарпный или ценокарпный, число плодолистиков неопределенное либо строго фиксированное, иногда плодолистик всего один (монокарпный гинецей). Завязь верхняя или нижняя. Плоды очень разнообразны: многолистовка, многоорешек, многокостянка, костянка, яблоко, очень редко - коробочка. Семена без эндосперма или лишь с остаточным эндоспермом.

По строению цветка и плода семейство четко делится на 4 подсемейства (рис. 8.8).

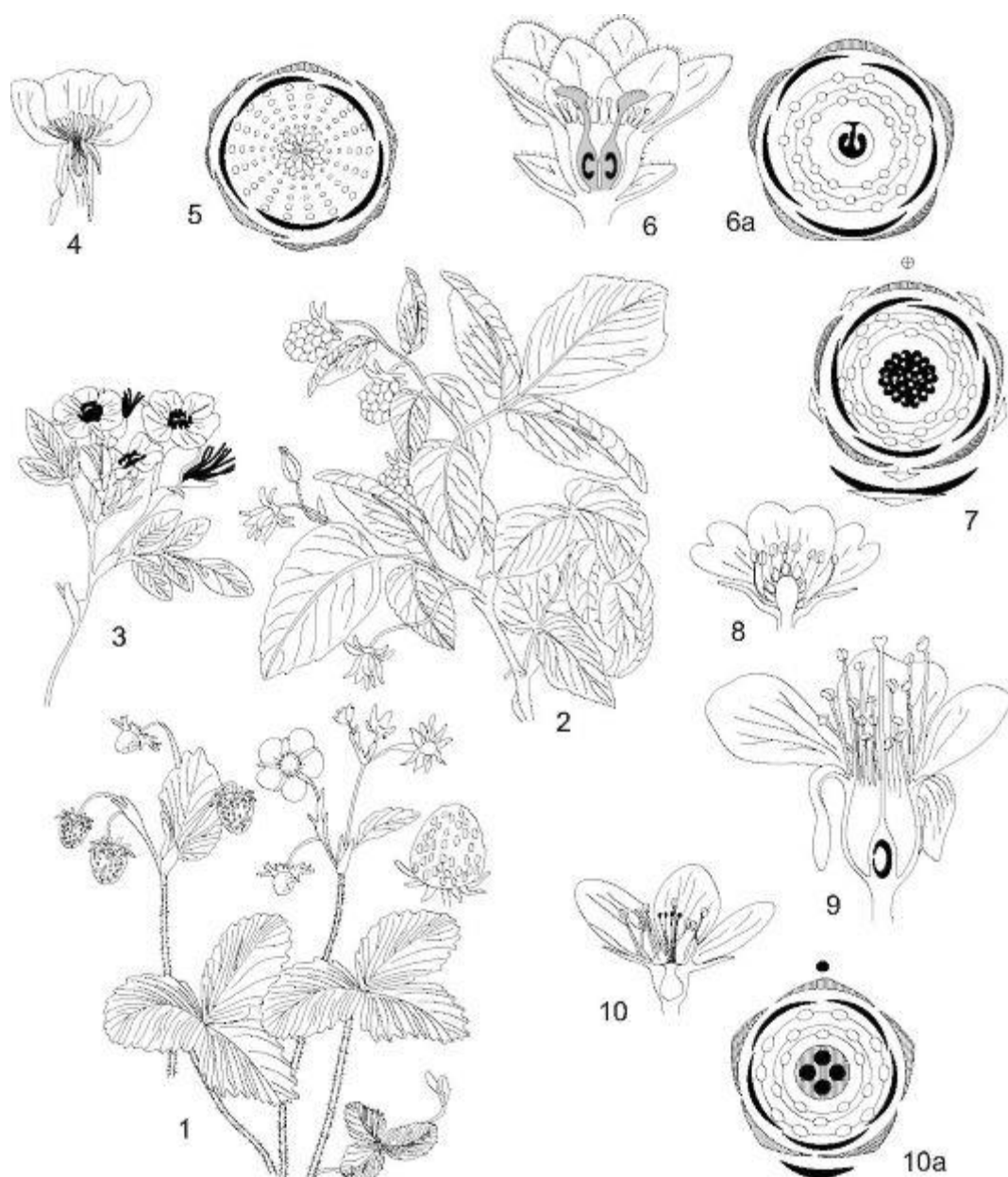


Рис. 8.8. Розоцветные:

1 - земляника (*Fragaria vesca*); 2 - малина (*Rubus idaeus*); 3 - шиповник коричный (*Rosa cinnamome*); 4, 5 - шиповник собачий (*Rosa canina*); 6 - черешня (*Cerasus avium*), 6a - диаграмма цветка; 7 - сабельник (*Comarum*), диаграмма цветка; 8 - лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*), разрез через цветок; 9 - слива (*Prunus*), разрез через цветок; 10 - груша обыкновенная (*Pyrus communis*), разрез через цветок и его (10a) диаграмма

#### 1. Подсемейство спирейные (*Spiraeoideae*)

Кустарники и многолетние травы. Гинецей апокарпный, обычно из 2-5 плодолистиков; завязь верхняя, гипантий чашевидный; семязачатки многочисленные; плод - многолистовка, иногда сочная, редко - коробочка.

*Род Спирея (Spiraea)*. Кустарники с простыми листьями без прилистников. Цветки обыкновенно белые или розовые, в метельчатых, щитковидных или зонтиковидных соцветиях. Плод - многолистовка. Многие виды культивируются как декоративные растения.

#### 2. Подсемейство розовые (*Rosoidae*)

Гинецей апокарпный 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 (Rubus 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 отличается синечерными или черными плодами, более плотными, чем у малины.

*Род Лапчатка (Potentilla)*. Очень широко распространена по лугам, пустырям, дорогам *Лапчатка гусиная (P. anserina)* с длинными ползучими 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 (\*Ca<sub>4+4</sub>Co<sub>4</sub>A<sub>∞</sub>G<sub>2</sub>), тройчатыми сидячими стеблевыми листьями и толстым корневищем, используемым в медицине при простудных и желудоч но-кишечных заболеваниях.

*Род Земляника (Fragaria)*. Цветки пятичленные, чашечка с подчашием, плод - земляничина, или фрага, вегетативное размножение длинными ползучими побегами - усами. В лесах, на полянах, опушках, лугах произрастает обыкновенная *земляника лесная (F. vesca)*, а в степях и на остепненных лугах - *земляника зеленая (F. viridis)*. В качестве пищевого растения культивируется *земляника ананасная (F. ananassa)*. Плоды земляники содержат яблочную, лимонную, хинную кислоты, витамин С, железо и фосфор, что обеспечивает ее лечебно-диетические свойства.

#### Немного истории

*Когда великий Карл Линней тяжело заболел подагрой, от неминуемой смерти он был спасен растением земляника лесная (Fragaria vesca). Он ел ее плоды в течение всего периода плодоношения и в таком количестве, в каком мог их добыть и съесть.*

*Род Гравилат (Geum)*. Многолетние травы, прикорневые листья лировидно-перистые, цветки 5-членные, чашечка с подчашием. Соцветия цимозные. Плод - многоорешек с приспособлением к зоохории.

*Род Шиповник, или Роза (Rosa)*. Известны 250 видов. В цветке имеется вогнутое цветоложе, образующее гипантий, внутри которого - многочисленные свободные пестики с длинными стилодиями. Плод - цинарродий - многоорешек, окруженный кожистомясистым окрашенным гипантием.

Шиповник является ценным витаминным сырьем, так как содержит большое количество витамина С, а также В<sub>2</sub>, К, каротин (провитамин А), яблочную и лимонную кислоты. Такие красноцветковые виды, как *III. морщинистый (R. rugosa)*, *III. коричный (R. cinnamomea)* являются 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) используется как желчегонный препарат. Ценнейшее розовое масло, которое получают из лепестков *дамасской розы (R. damascena)*, применяется в косметике, парфюмерии и медицине, а шиповниковое, получаемое из плодов (орешков) шиповника, - при ожогах кожи.

В медицине также применяют *кровохлебку лекарственную* (*Sanguisorba officinalis*). В качестве сырья используют корневища и корни, содержащие в основном дубильные вещества, а также флаво- ноиды и тритерпеноиды. Применяют также отвар как вяжущее средство при заболеваниях желудочно-кишечного тракта и в гинекологии.

### 3. Подсемейство яблонные (Maloideae, или Pomoideae)

Гинецей синкарпный, из 2-5 плодолистиков. Завязь - нижняя; завязь и плоды 5-гнездные, в каждом гнезде развивается по 2 семени. Соцветие зонтиковидное. Плод - яблоко.

*Род Яблоня (Malus)*. Деревья, реже - кустарники. Культурные сорта - в основном гибриды, большинство которых объединяется под названием *яблоня домашняя* (*M. domestica*). В диком виде распространена *яблоня лесная* (*M. silvestris*).

*Род Рябина (Sorbus)*. Деревья или кустарники с простыми или сложными листьями. Соцветия щитковидные. Плодолистиков от 2 до 5, чаще - 3. Плоды - несколько мучнистые яблоки белого, желтого, красного или черного цвета. Наиболее распространена *рябина обыкновенная* (*S. aucuparia*), встречающаяся в диком виде и широко культивируемая как ценное плодовое растение: плоды ее содержат много витаминов, сахаров, кислот, пектиновых веществ. Используется в пищевой промышленности для приготовления пастил, желе, а также в качестве настоек при авитаминозе.

*Род Боярышник (Crataegus)*. Деревья или кустарники, часто с видоизмененными в прочные колючки пазушными побегами. Плод - яблоко с 1-5 семенами. Многие виды культивируются как декоративные растения (особенно для живых изгородей), реже - как плодовые (в плодах содержится много витаминов и сахаров). В медицинской практике широко применяются при сердечно-сосудистых заболеваниях.

### 4. 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 сплюснутая с боков. *Слива домашняя* (*P. domestica*) - ценная культивируемая косточковая порода, в диком виде неизвестна. Широко распространен колючий кустарник *терн* (*P. spinosa*) с широкоэллиптическими сине-черными плодами, а на Кавказе и в Средней Азии - *алыча* (*P. divaricata*) с плодами от желтого до вишнево-красного цвета.

*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 нашей стране; в диком виде неизвестна. Черешня (*C. avium*) дико 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. Используются и в гомеопатии. Основными действующими веществами являются конденсированные танины.

*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 культивируется из-за съедобных семян, содержащих много масла и белка. Жирные и эфирные масла используются в пищевой, парфюмерной, медицинской промышленности. Из семян

раньше готовили эмульсию, применявшуюся как лечебно-косметическое средство для смягчения кожи. В степях обычно встречается низкорослый кустарник миндаль низкий, или бобовник (*A. nana*), с несъедобными плодами.

Порядок Бобоцветные (Leguminosae, или Fabales)

Порядок содержит одно семейство бобовых (мотыльковых) (рис. 8.9).

Семейство подразделяют на 3 подсемейства: мотыльковые, мимозовые, цезальпиниевые. В некоторых систематиках эти подсемейства рассматривают как самостоятельные семейства.

Семейство Мотыльковые (*Fabaceae*, или *Leguminosae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 650, видов — 17 000
Цветок: $\uparrow Ca_{(5)} Co_{1,2, (2)} A_{(9), 1 \text{ или } (10), \text{ или } 10} G_1$
Распространение: по всему миру
Жизненная форма: деревья, кустарники, травы
Листья: сложные — непарноперистые, тройчатые, пальчатые с прилистниками, очередные
Соцветия: ботрические — кисти, метелки, головки или одиночные
Плоды: боб, бобик
Важнейшие роды: <i>Астрагал</i> ( <i>Astragalus</i> ), <i>Фасоль</i> ( <i>Phaseolus</i> ), <i>Горох</i> ( <i>Pisum</i> ), <i>Соя</i> ( <i>Glycine</i> )

Очень многочисленное семейство, насчитывающее около 650 родов и 17 тыс. видов по всему миру. Жизненная форма - травы, кустарники или деревья. Листорасположение очередное; листья сложные: непарноперистые, тройчатые, иногда пальчатые, с прилистниками. У многих растений (вика, чина, горох) 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), 2 крыльев (или «весел») и «лодочки», образованной 2 сросшимися лепестками и охватывающей тычинки и пестик. Тычинок чаще 10, из которых 9 срастаются тычиночными нитями, а 1 свободная - двубрадственный андроцей; иногда срастаются все 10 тычинок (однобрадственный), редко все 10 тычинок свободные. Такое своеобразное строение венчика и андроеца является 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 в себе пестик, облегчая тем самым доступ к нектару, который выделяется у основания пестика. У многих мотыльковых существует и самоопыление. Гинецей монокарпный, из одного плодолистика. Завязь - верхняя одногнездная, с несколькими или многими семязачатками вдоль брюшного шва. Плод - боб. Семена часто с очень твердой семенной кожурой.

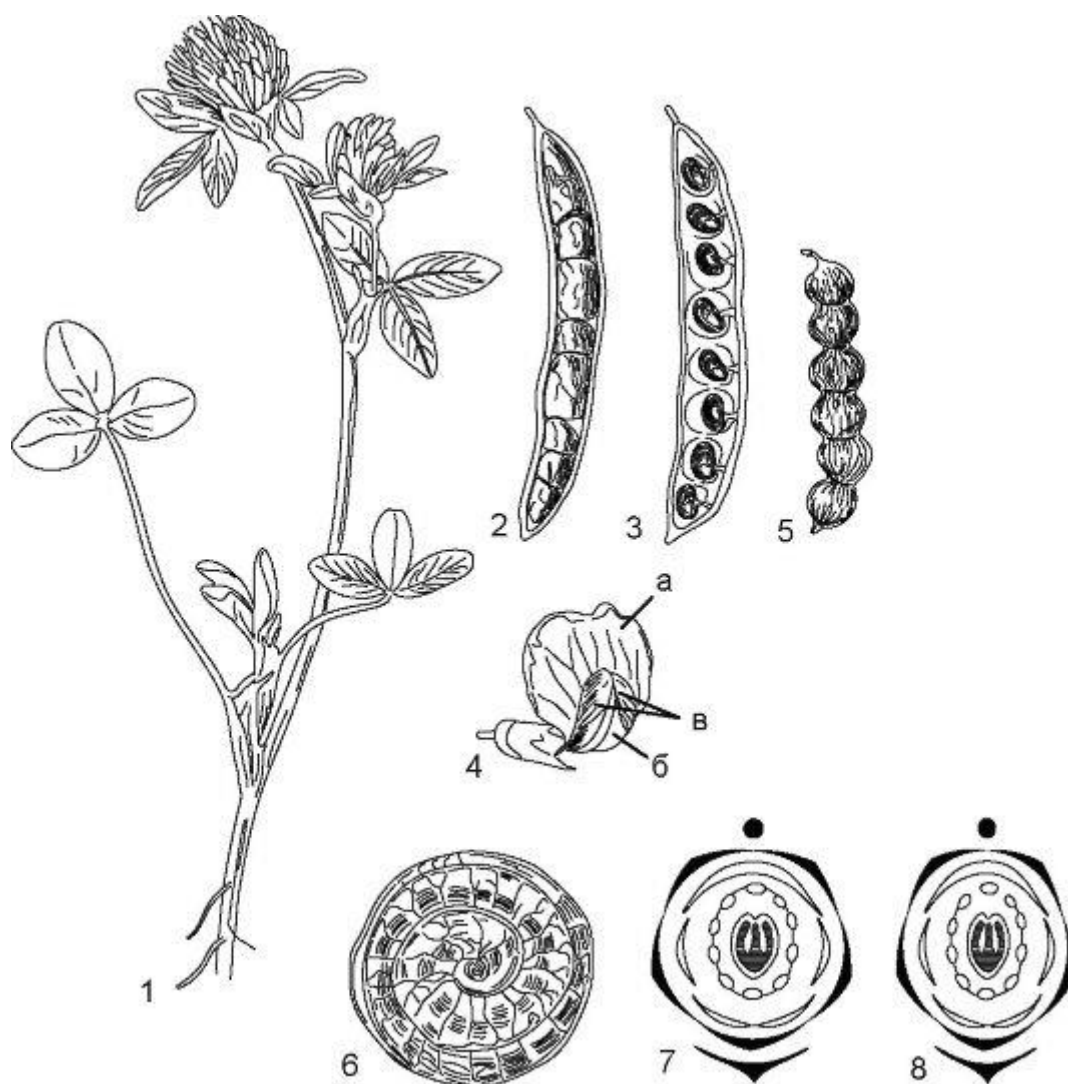


Рис. 8.9. Мотыльковые:

1 - общий вид клевера лугового (*Trifolium pratense*); 2 - целый плод белой акации (*Robinia pseudacacia*); 3 - в продольном разрезе; общий вид астрагала (*Astragalus*); 4 - цветок гороха (*Pisum sativum*) (а - «флаг»; б - «лодочка»; в - крылья); 5 - членистый нескрывающийся боб софоры (*Sophora affinis*); 6 - плод люцерны (*Medicago orbicularis*); 7 - диаграмма цветка золотого дождя (*Laburnum anagyroides*); 8 - диаграмма цветка боба посевного (*Vicia faba*)

У многих мотыльковых корневая система представлена мощно развитым стержневым корнем. На корнях поселяются бактерии из рода *Ризобиум* (*Rhizobium* s.), обладающие способностью использовать азот атмосферы для синтеза белков. В результате внедрения бактерий в первичную кору корня она разрастается, образуя клубеньки, поэтому такие бактерии называются клубеньковыми. Благодаря клубеньковым бактериям многие мотыльковые хорошо развиваются на почвах, бедных азотом, а при отмирании самих мотыльковых растений почва обогащается азотсодержащими соединениями, которые в дальнейшем используются другими зелеными растениями.

*Подсемейство бобовые (Faboidea).* Бобовые встречаются как в умеренных и холодных широтах, так и в тропических странах, особенно травы. Это могут быть вьющиеся растения тропиков, древесные лианы, а также кустарники и деревья: белая акация (*Robinia pseudacacia*) и желтая акация (*Caragana arborescens*). Самый крупный род цветковых во флоре бывшего СССР - род *Астрагал* (*Astragalus*), насчитывает около 2400 видов.

Многие мотыльковые обладают большой питательной ценностью, так как их семена богаты белками. Такие представители возделываются в пищевых целях, в частности род *Горох* (*Pisum*) - известная из древнейших земледельческих культур. Некоторые сорта культивируются ради незрелых плодов (лопаток), богатых сахаром: род *Соя* (*Glycine*) - из-за высокого содержания в семенах белков (до 40%), близких к животным, и 20% жиров. «Соевые бобы» - разносторонне употребляемый продукт питания. Близкородственная *сое фасоль* (*Phaseolus*) вместе с кукурузой и рисом составляют в некоторых странах основной продукт в питании населения, например на Кубе. Фасоль, как и горох, культивировалась еще до нашей эры. Семена арахиса, или земляного ореха, содержат до 60% масла. Арахисовое масло занимает по ценности 2 место (после оливкового). Семена арахиса широко используются, например, в кондитерской промышленности.

Другие мотыльковые разводятся как *кормовые растения*: это различные виды родов *Клевер* (*Trifolium*), *Люцерна* (*Medicago*). В то же время клевер, *донник* (*Melilotus*) и другие мотыльковые - прекрасные медоносы.

В качестве азотонакопителя разводятся *люпины*, семена которых содержат алкалоиды. Ими также богаты виды рода *Термонсис* (*Thermopsis*) - высокие травы с тройчатыми листьями и кистями крупных желтых цветов. Из *термонсиса ланцетного* (*Th. lanceolata*) и корней *солодки голой* (*Glycyrrhiza glabra*), содержащей тритерпеновые сапонины и флавоноиды, изготавливают лекарство против кашля. *Софора японская* (*Sophora japonica*) используется для промышленного получения флавоноида рутина, характеризующегося Р-витаминной активностью. Ценными красильными растениями являются *индигофера красильная* (*Indigofera tinctoria*), из которой получают индиго - нестойкий природный краситель синего цвета, а также степной кустарник *дрок красильный* (*Geniseta tinctoria*), из которого получают ярко-желтую краску.

**Подсемейство цезальпиниевых (*Caesalpiniaceae*).** Для тропических представителей этого подсемейства характерны саванны, сухие саванновые леса, немало видов также произрастают 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 и кустарников и полукустарников до трав (вплоть до однолетников). Любопытно, что цветки в основном актиноморфные, число тычинок у разных видов от 10 до 4. Бобы иногда бывают очень длинные. У всех видов листья перистые, а цветы желтые. *Кассия остролистная* (*C. acutifolia* —  $\uparrow Ca_{(5)} Co_5 A_{7, 5-зачаточные} G_1$ ) и *кассия узколистная* (*C. angustifolia*) являются классическим слабительным средством (так называемый александрийский лист).

В тропических лесах широко представлены древесные виды, ценных пород с прочной и красивой ядровой древесиной: ароматный синий сандал, или *кемпешевое дерево* (*Haematoxylon campechianum*), американское *черное дерево* (*Caesalpinia melanocarpa*) и др.

#### Немного истории

*Рожковое дерево* (*Ceratonia siliqua*) дает сладкие плоды (рожки). Его семя имеет постоянный вес 0,2 г, который у ювелиров принят за 1 карат.

Порядок Крушиноцветные (*Rhamnales*)

Порядок содержит единственное семейство Крушиновые. Семейство Крушиновые (*Rhamnaceae*)



<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 60, видов — 900
Цветок: * $Ca_{(5)} Co_5 A_5 G_{(3)}$ — крушина ломкая; * $\sigma^* Ca_{(4)} Co_4 A_4 G_6$ ; * $\varphi Ca_{(4)} Co_4 A_6 G_{(4)}$ — жостер слабительный
Распространение: в тропиках, субтропиках, умеренных областях
Жизненная форма: 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 слабительный ( <i>Rhamnus cathartica</i> )

В семействе насчитывается около 60 родов и более 900 видов. Жизненная форма - кустарники или деревья, в основном не очень высокие, иногда лианы (рис. 8.10). Листорасположение супротивное или очередное. Листья простые цельные, с пальчатым жилкованием, с прилистниками. 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, обычно из 3 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.

Для семейства характерны антраценопроизводные; терпеноиды и тритерпеновые сапонины. Некоторые виды имеют лекарственное значение: например, коракрушины ломкой (*Frangula alnus*), плоды жостера слабительного (*Rhamnus cathartica*) используются в научной медицине как слабительное средство.

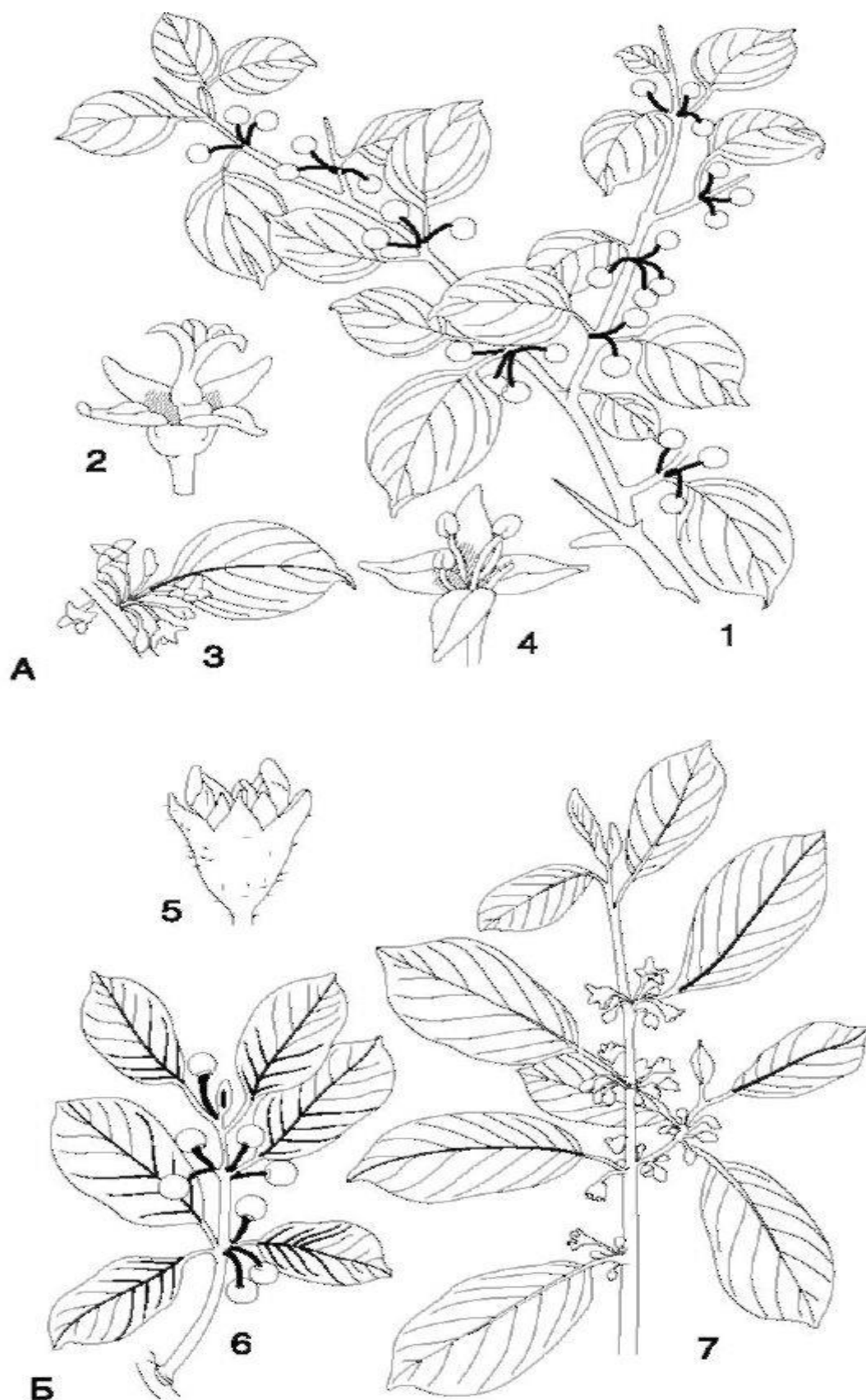


Рис. 8.10. Крушиновые:

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

Порядок Сельдерейные (Apiales), или Зонтикоцветные (Umbelliflorae)

Семейство сельдерейные (Apiales), или зонтичные (Umbelliferae)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 300, видов — 3500
Цветок: * $Ca_5 Co_5 A_5 G_{(2)}$
Распространение: в тропиках, субтропиках

Окончание таблицы

Жизненная форма: многолетние травы, реже — кустарники
Листья: очередные, простые сильно рассеченные на относительно узкие конечные доли
Соцветия: ботрические, в основном сложные зонтики
Плоды: вислоплодник
Важнейшие роды: <i>Укроп (Anethum)</i> , <i>Морковь (Daucus)</i> , <i>Цикута (Cicuta)</i>

Большое семейство, насчитывающее около 300 родов и 3500 видов. Распространены почти по всему земному шару, особенно в умеренно теплых субтропических областях Северного полушария. Жизненная форма: преобладают многолетние травы, иногда достигающие высоты 3 м, в частности некоторые виды *дудника (Angelica)* и *борщевика (Heracleum)*, реже - 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. Листо- расположение очередное. Листья простые, обычно сильно рассеченные (трижды, четырежды) на относительно узкие конечные доли; редко - цельные, цельнокрайние; без прилистников; основания листьев часто расширены и образуют влагалище, охватывающее стебель. Важным диагностическим признаком является анатомическое строение черешка зонтичных.

Цветки - мелкие, правильные, обоеполые, реже однополые; растения однодомные, редко двудомные. Околоцветник двойной, 5-членный. 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 и прикрепленных к железистому диску. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2 плодолистиков, образующих нижнюю двугнездную завязь. В завязи закладывается по 4 семязачатка, но развиваются только 2 из них. На верхушке завязи располагается *железистый диск*, называемый *под столбием*. От железистого диска отходят 2 столбика, заканчивающиеся малозаметными рыльцами. Цветки собраны, как правило, в сложные зонтики. У основания первичных лучей сложного зонтика часто имеются листочки - *обертки*; у зонтиков 2-го порядка частные обертки - *оберточки*. Плод - особого строения ценокарпий, 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*, или *столбчком*. Форма плода, его анатомическое строение являются 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 или слабо выраженные. В общей сложности мерикарпий может на- считывать до 9 ребер.

Брюшную сторону мерикарпиев называют *спайкой*, или *комиссурой*. В мезокарпии, т.е. среднем слое околоплодника, имеются продольные эфирномасляные секреторные каналы, располагающиеся по 1 в ложбинках и по 2 - со стороны комиссуры. В мерикарпии могут быть хлорофиллоносная паренхима, аэренхима, механические ткани. Семя - одно, сросшееся с околоплодником, с обильным маслянистым эндоспермом и относительно небольшим зародышем. Зонтичные - энтомофильные растения.

Зонтичные высоко ценятся как источник эфирного масла, используются в пищу, являются пряными и ароматическими: *тмин* (*Saquin carvi*), *анис* (*Pimpinella anisum*), *кориандр*, или *кинза* (*Coriandrum sativum*), *морковь дикая* (*Daucus carota*) (рис. 8.11), *сельдерей* (*Apium graveolens*), *петрушка огородная* (*Petroselinum sativum*), *укроп пахучий* (*Anethum graveolens*), *фенхель обыкновенный* (*Foeniculum vulgare*) и др.

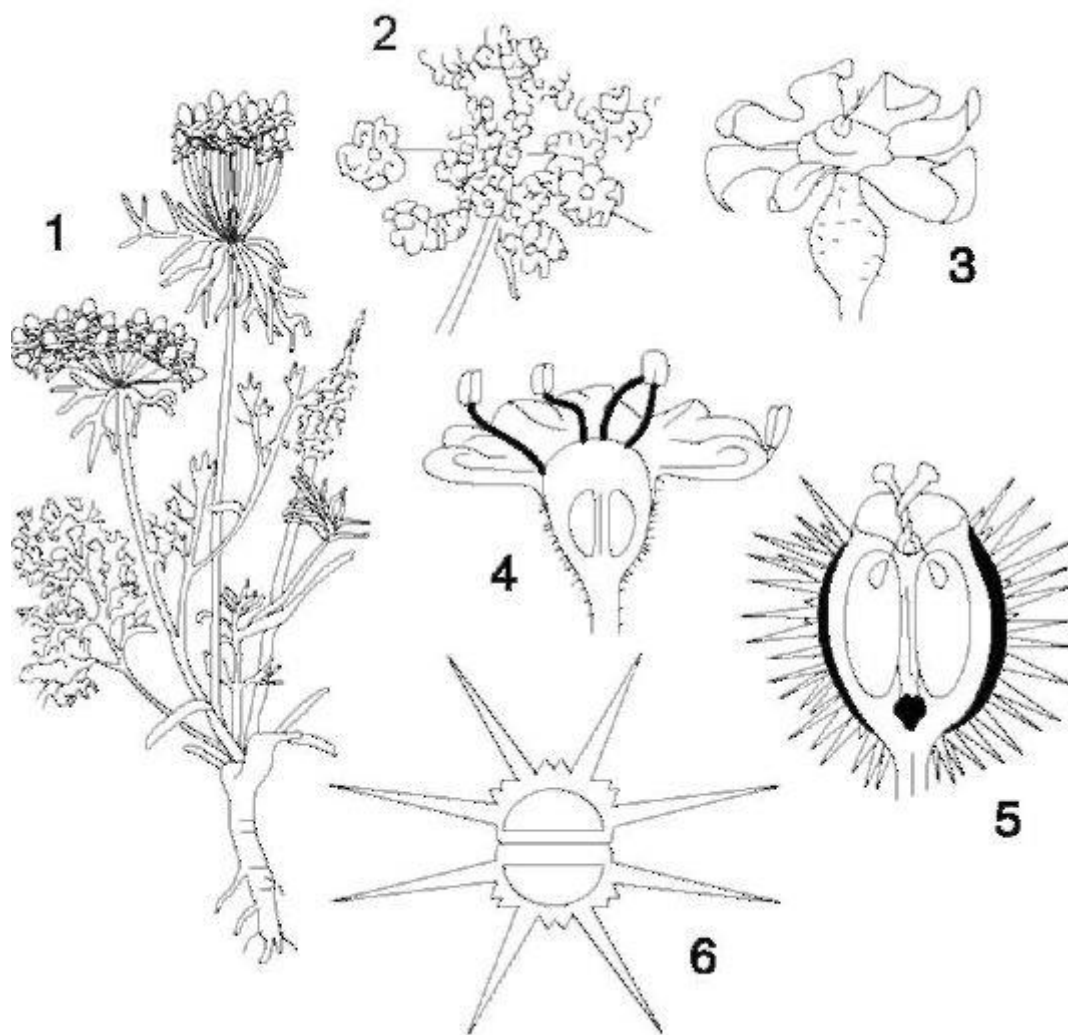


Рис. 8.11. Зонтичные. Морковь дикая (*Daucus carota*):

- 1 - общий вид растения;
- 2 - отдельное парциальное соцветие (зонтичек);
- 3 - цветок; 4 - продольный разрез цветка; 5 - плод вислоплодник (поперечный разрез); 6 - плод в разрезе (продольный срез)

У зонтичных из разных частей растения выделены: эфирные масла, смолы, кумарины, фурукумарины, хромонокумарины, тритерпеноидные сапонины и ацетиленовые производные. Алкалоиды (например, кониин) найдены в ядовитом зонтичном растении *болиголов пятнистый* (*Conium maculatum*).

В научной медицине используются плоды многих зонтичных (аниса, фенхеля, тмина, кориандра); они входят в состав сборов, используемых в качестве отхаркивающих, противовоспалительных и желчегонных средств. Эти и ряд других зонтичных широко культивируются. В Средней Азии произрастает *ферула вонючая* (*Ferula foetida*), из которой получают пряность - камеде-смолу, являющуюся средством народной медицины Востока.

Кроме болиголова, очень токсичен *вех ядовитый*, или *цикута* (*Cicuta virosa*), способная 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 Ворсянкоцветные (Dipsacales)

Порядок объединяет 7 семейств, из которых наибольший интерес представляет семейство Валериановые.

Семейство Валериановые (*Valerianaceae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 13, видов — 400
Цветок: $\uparrow Ca_{0 \text{ или } \infty} Co_{(5)} A_3 G_{(\bar{3}), \text{ или } \bar{1}}$ — <i>валериана лекарственная</i>
Распространение: в умеренной зоне Северного полушария
Жизненная форма: многолетние травы
Листья: простые, супротивные, без прилистников, нередко в той или иной степени рассеченные
Соцветия: цимозные щитковидные
Плоды: псевдомонокарпный — семянка с хохолком
Важнейший род: <i>Валериана</i> ( <i>Valeriana</i> )

Небольшое семейство насчитывает 13 родов и свыше 400 видов. Распространено в умеренной зоне, в основном в Северном полушарии. Жизненная форма: многолетние травы. В нашей стране примерно половина всех растений приходится на род *Валериана* (*Valeriana*).

Листорасположение супротивное. Листья простые, без прилистников, нередко в той или иной степени расчлененные.

Цветки обоеполые, но могут быть и однополые; как правило, 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 валерианы малозаметные зубцы чашечки превращаются в белый хохолок, способствующий расселению плодов с помощью ветра. Валериановые - энтомофильные растения. Венчик сростнолепестной, с 5-лопастным 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 сросшимися плодолистиками, из которых обычно нормально развивается только 1, с единственным семязачатком. В силу этого сформировавшийся плод может считаться псевдомонокарпным. Завязь нижняя. Столбик - один, простой, завершающийся трехлопастным рыльцем.

Наиболее известное растение этого семейства нашей флоры - *Валериана лекарственная* (*V. officinalis*) (рис. 8.12). Это высокий травянистый многолетник с толстым коротким корневищем и придаточными корнями; характерен их запах, обусловленный присутствием изовалериановой кислоты и ее производных. Листья супротивные, непарноперисторассеченные. 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.

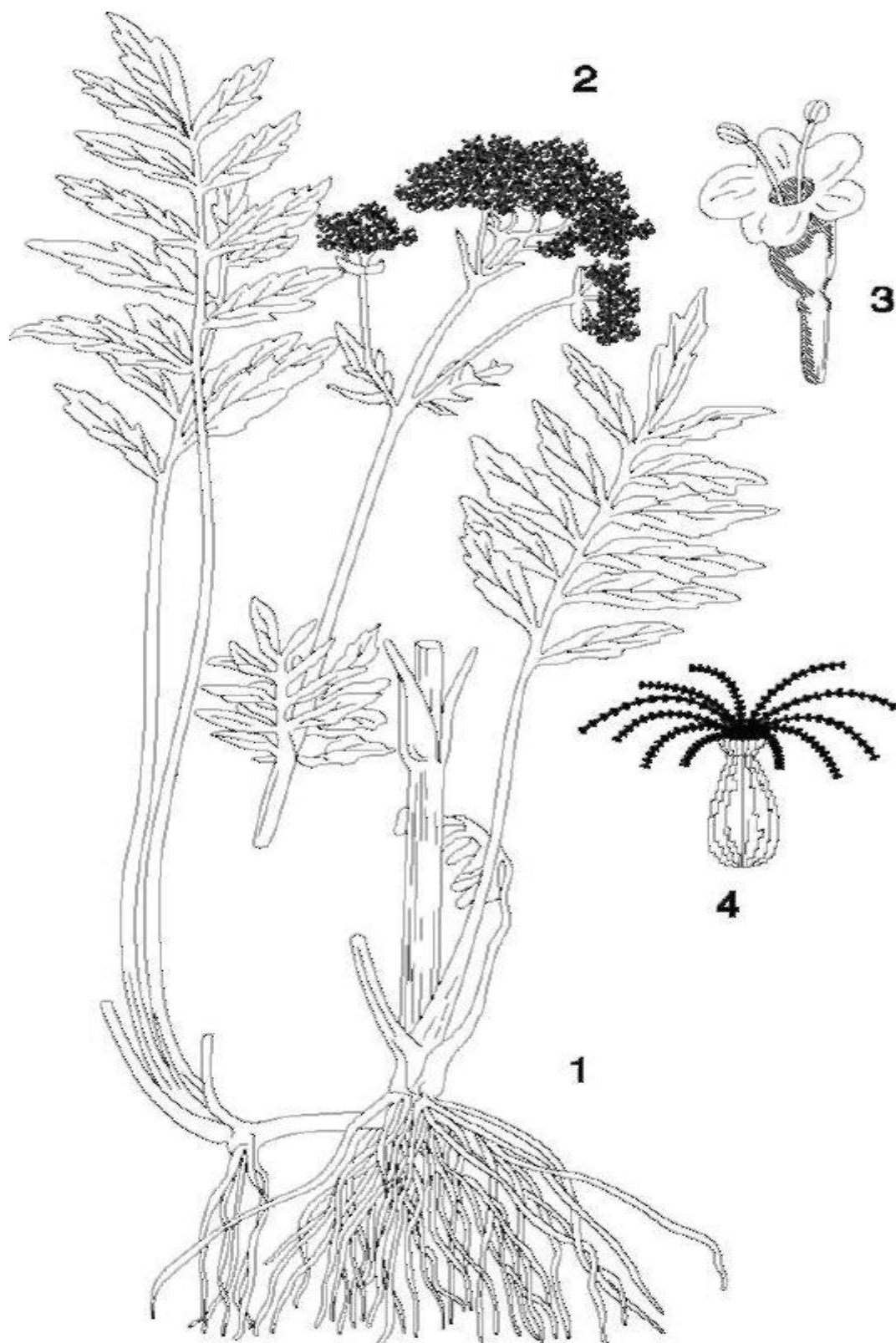


Рис. 8.12. Валериановые. Валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*):

1 - прикорневая часть; 2 - побег с соцветиями; 3 - цветок; 4 - плод семянка, снабженная хохолком

Многие валериановые содержат эфиры изовалериановой кислоты, алкалоиды и иридоиды. Иридоиды характерны для видов валерианы, но отсутствуют у патриний.

Общеизвестно медицинское значение валерианы лекарственной, использовавшейся еще в глубокой древности в качестве успокаивающего средства.

#### ПОДКЛАСС ЛАМИИДЫ (*Lamiidae*)

Ламииды - крупнейший по числу видов подкласс, объединяющий 11 порядков, 52 семейства, около 2400 родов и почти 40 тыс. видов. Жизненные формы достаточно разнообразны: это высокоспециализированные деревья, кустарники, полукустарники и травы. Листья чаще простые, без прилистников, с супротивным листорасположением. Ламииды эволюционно произошли от древних представителей подкласса розид. Эволюция цветка шла от актиноморфности к резкой зигоморфности с образованием сростнолепестного, как правило, 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 Пасленоцветные (*Solanales*)

В порядке 5 очень близких семейств, но мы разберем одно - пасленовых, имеющее большое хозяйственное и медицинское значение.

#### Семейство Пасленовые (*Solanaceae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 90, видов — 2900
Цветок: * $C_{(5)} \overline{C}_{(5)} A_5 \overline{G}_{(2)}$ — картофель
Распространение: в тропиках, субтропиках
Жизненная форма: кустарники, травы, лианы, реже деревья

Окончание таблицы

Листья: супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия: цимозные, одиночные цветки
Плоды: ягода, коробочка
Важнейшие роды: Паслен ( <i>Solanum</i> ), Томаты ( <i>Lycopersicon</i> ), Красавка ( <i>Atropa</i> )

Семейство насчитывает 90 родов и 2900 видов. Пасленовые распространены в тропиках и субтропиках, особенно в Америке, сравнительно немногие роды - в умеренных областях. Жизненная форма: 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 сростнолепестной с 5-лопастным колесовидным или воронковидным отгибом. Андроей, как правило, состоит из 5 тычинок, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика. Гинецей - ценокарпный, из 2 плодолистиков. Столбик с двураздельным или двулопастным рыльцем. Завязь верхняя. Семязачатков много. Плод - ягода или коробочка. Семена с эндоспермом. Соцветия цимозные: завиток или двойной завиток, иногда цветки одиночные.

Пасленовые - одно из самых важных в экономическом отношении семейств в мировой флоре. Все пасленовые богаты алкалоидами; многие представители этого семейства ядовиты. Пасленовые обладают, как правило, специфическим запахом.

Род *Паслен (Solanum)* (рис. 8.13) включает около 1500 видов (60% всего семейства). В нашей флоре из дикорастущих пасленовых известен лишь один вид - *паслен сладкогорький (S. dulcamara)*, не считая сорняков. Это высокий лазающий полукустарник с яйцевидными или ланцетными листьями. Плодами являются ядовитые ярко-красные ягоды. Как сорняк далеко на север заходит небольшое однолетнее растение с черными ягодами - *паслен черный (S. nigrum)*. Исключительное хозяйственное значение имеет *картофель (Solanum tuberosum)*, родом из Южной Америки.

#### Немного истории

В Россию картофель попал около 1700 г. и сначала распространялся лишь указами «сверху» так как возделывать его не умели. Массовое разведение его в России началось с 1840-х годов. Пищевое значение картофеля во мно-

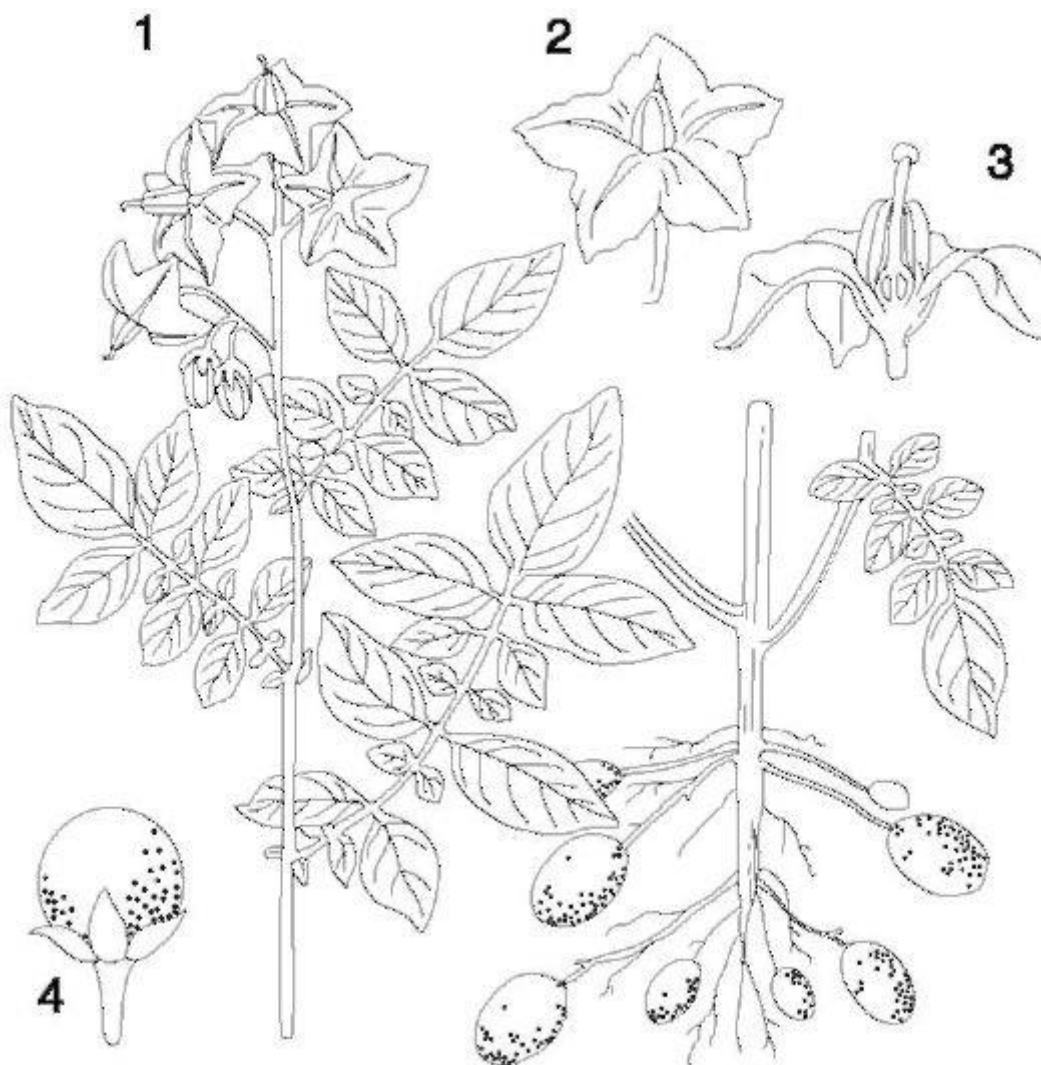


Рис. 8.13. Пасленовые. Картофель (*Solanum tuberosum*):

1 - общий вид растения; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод-ягода



гих странах очень велико. Неурожай картофеля вследствие поражения его фитофторой в Ирландии в середине XIX столетия вызвал массовую эмиграцию населения в Америку. Интересно, что помимо крахмала клубни картофеля содержат белки с важными для жизни человека аминокислотами. В то же время в позеленевших клубнях содержится ядовитый гликоалкалоид соланин. Плодами картофеля являются красные ягоды, также содержащие соланин.

Как сорное встречается растение с грязно-желтыми цветками, с темными жилками - белена черная (*Hyoscyamus niger*). Цветки собраны в соцветие - олистанный завиток. Белена - очень ядовитое растение. Отравления происходят при поедании, в основном детьми, семян. Плоды белены - коробочки с крышечками (кузовок), скрытые в чашечках. Ядовитыми растениями являются дурман вонючий (*Datura stramonium*) и красавка белладонна (*Atropa belladonna*) с черными ягодами, содержащими алкалоид атропин, широко применяемый в медицине.

#### Немного истории

Карл Линней назвал белладонну именем жестокой богини Атропы, перерезающей нить жизни (род *Atropa*), а видовое название — «belladonna» — посвятил древнеримским модницам, которые закапывали в глаза сок этого растения и натирали им щеки. Щеки от этого розовели, а глаза — с расширенными зрачками приобретали особую выразительность. Сейчас белладонну специально выращивают, чтобы получать болеутоляющие средства. Изготавливаемое из белладонны лекарство — (атропин) в руках врачей не обрывает нить жизни, а, наоборот, укрепляет ее.

Большое значение имеют культурные растения - такие, как томаты, или помидоры обыкновенные (*Lycopersicon esculentum*), происходящие также из Южной Америки. Красный, или стручковый, перец (*Capsicum annuum*) занимает 1-е место среди овощей по содержанию витаминов А и С. Такие растения, как табак (*Nicotiana tabacum*) и ма-хорка (*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 цветами, часто разводят в садах как декоративное растение.

#### Порядок Норичникоцветные (Scrophulariales)

Порядок объединяет 17 семейств, из которых мы охарактеризуем семейство Норичниковые.

#### Семейство Норичниковые (Scrophulariaceae)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 350, видов — 5000
Цветок: * $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$ — коровяк обыкновенный, $\uparrow Ca_{(4)}Co_{(4)}A_2G_{(2)}$ — вероника дубравная; $\uparrow Ca_{(5)}Co_{(2,3)}A_4G_{(2)}$ — льнянка обыкновенная
Распространение: по всему миру
Жизненная форма: преобладают травы, есть кустарники, кустарнички, лианы
Листья: супротивные, очередные или мутовчатые, простые цельные, без прилистников
Соцветия: ботрические, реже цимозные
Плоды: вскрывающаяся коробочка
Важнейшие роды: Коровяк ( <i>Verbascum</i> ), Вероника ( <i>Veronica</i> ), Нанерстянка ( <i>Digitalis</i> )

Семейство включает не менее 350 родов и около 5 тыс. видов. Распространены по всему миру, но преимущественно - в зоне умеренного климата. Жизненная форма: травы, иногда полупаразиты, а также лианы, кустарнички и кустарники (рис. 8.14). Листорасположение может быть очередным, супротивным или мутовчатым. Листья простые, цельные, без прилистников. Околоцветник двойной, чаще 5-членный, реже - 4-членный. Чашечка сростнолистная, хотя иногда ее доли могут быть почти свободными (коровяк, вероника).

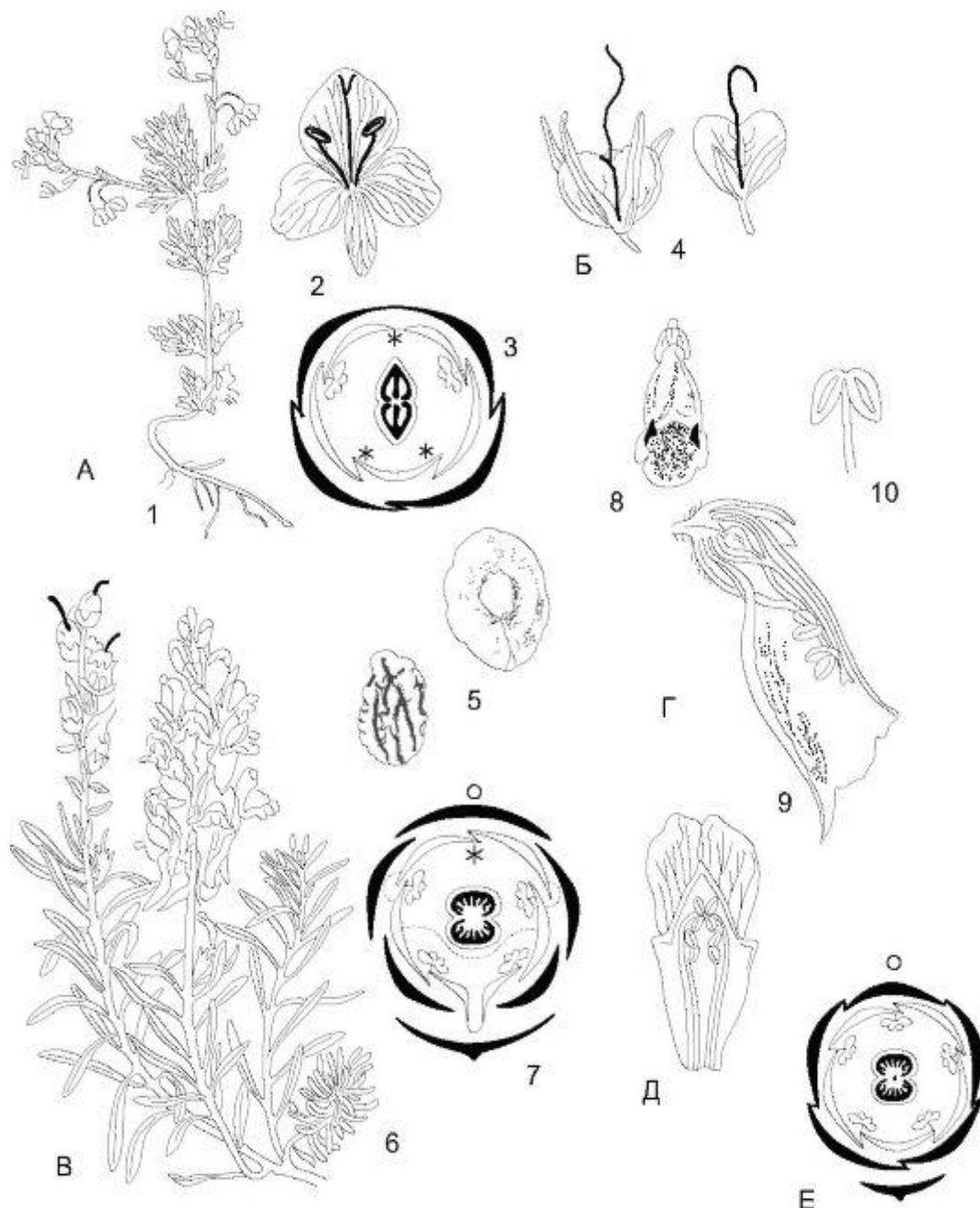


Рис. 8.14. Норичниковые:

А - вероника кавказская (*Veronica caucasica*): 1 - общий вид; 2 - венчик с тычинками; 3 - диаграмма; Б - вероника нителистная (*Veronica filifolia*): 4 - коробочка; 5 - семя; В - льнянка (*Linaria vulgaris*): 6 - общий вид; 7 - диаграмма цветка; Г - наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea*): 8 - цветок; 9 - в продольном разрезе (видны 2 тычинки из 4); 10 - тычинка; Д - львиный зев садовый (*Antirrhinum majus*), верхняя губа с тычинками; Е - коровяк (*Verbascum*), диаграмма цветка

Венчик может быть правильным - *корвяк (Verbascum)*; с неравными лопастями и трубкой - *вероника (Veronica)*; двугубым без шпорца - *марьянник (Melampyrum)*; двугубым со шпорцем - *льнянка (Linaria)*. У некоторых видов имеются крупные, ярко окрашенные прицветники, например у марьянника иван-да-марья. Чаще имеется андроцей из 4 тычинок, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика, причем 2 из них длиннее других; андроцей может быть из 5 тычинок, как у *корвяка (Verbascum)*. Иногда цветки имеют только 2 тычинки, например *вероника (Veronica)*. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь - верхняя, двугнездная, 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. Таким паразитом нашей флоры является *петров крест (Lathraea squamaria)*. Он имеет толстые ветвящиеся корневища, покрытые мясистыми чешуями, паразитирует на орешнике и зацветает весной грязновато-красными цветками в однобоких кистях. После цветения вся надземная часть отмирает.

Среди норичниковых есть декоративные растения, например *львиный зев садовый (Antirrhinum majus)* родом из Испании.

#### Немного истории

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 ярким красным пятном и становится похожим на окровавленную пасть льва.

Из биологически активных веществ в норичниковых обнаружены: сердечные гликозиды (наперстянка), цианогенные гликозиды (льнянка), стероидные и тритерпеновые сапонины, нафтохиноны, антрахиноны, ауруны и иридоиды.

Известным лекарственным растением, содержащим сердечные гликозиды, является *наперстянка пурпурная (Digitalis purpurea)*. Растение широко применяется при нарушениях сердечной деятельности в научной медицине. Используются при изготовлении лекарств и другие виды этого рода.

Порядок Яснотковые (Lamiales)

Порядок объединяет 3 семейства; охарактеризуем наиболее важное в хозяйственном отношении семейство Губоцветные.

Семейство Губоцветные (Labiatae), или Яснотковые (Lamiaceae)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 270, видов — 5500
Цветок: $\uparrow Ca_{(5)} Co_{(2/3)} A_4 G_{(2)}$ — душица обыкновенная
Распространение: <i>очень широкое, но в основном — в Средиземноморье</i>
Жизненная форма: <i>травы, полукустарники и кустарнички</i>
Листья: <i>супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников</i>
Соцветия: <i>сложные цимозные (дихазии в пазухах листьев)</i>
Плоды: <i>ценобий</i>
Важнейшие роды: <i>Шалфей (Salvia), Тимьян (Thymus), Лаванда (Lavandula)</i>

Это достаточно большое семейство, объединяющее около 5500 видов и 200 родов. Распространение очень широкое, но наиболее богато его виды представлены в Средиземноморье. Жизненная форма: травы, полукустарники и кустарнички (рис. 8.15). Для всех губоцветных характерны 4-гранный стебель и супротивное листорасположение. Листья, как правило, простые цельные, без прилистников. Цветки - обоеполые, зигоморфные. Околоцветник всегда двойной. Чашечка - сростнолистная, 5-зубчатая, правильная или неправильная. Венчик - сростнолепестной, обычно двугубый. Лишь немногие губоцветные имеют почти правильный венчик (например, мята). Крупная средняя доля нижней губы является своеобразной посадочной площадкой для насекомых-опылителей. Андроцей обычно из 4 тычинок, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика. Пара задних тычинок, как правило, короче пары передних. Иногда задние тычинки редуцированы (стаминодии), тогда их число в цветке равно 2 (шалфей). Внутри трубки венчика обычно имеется волосистое кольцо - приспособление для защиты нектара. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков. Плодолистики разделяются пополам продольными перегородками, за счет чего верхняя завязь становится 4-гнездной и 4-лопастной. В каждом гнезде 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 (эрема). Чашечка всегда остается при плодах, а иногда разрастается.

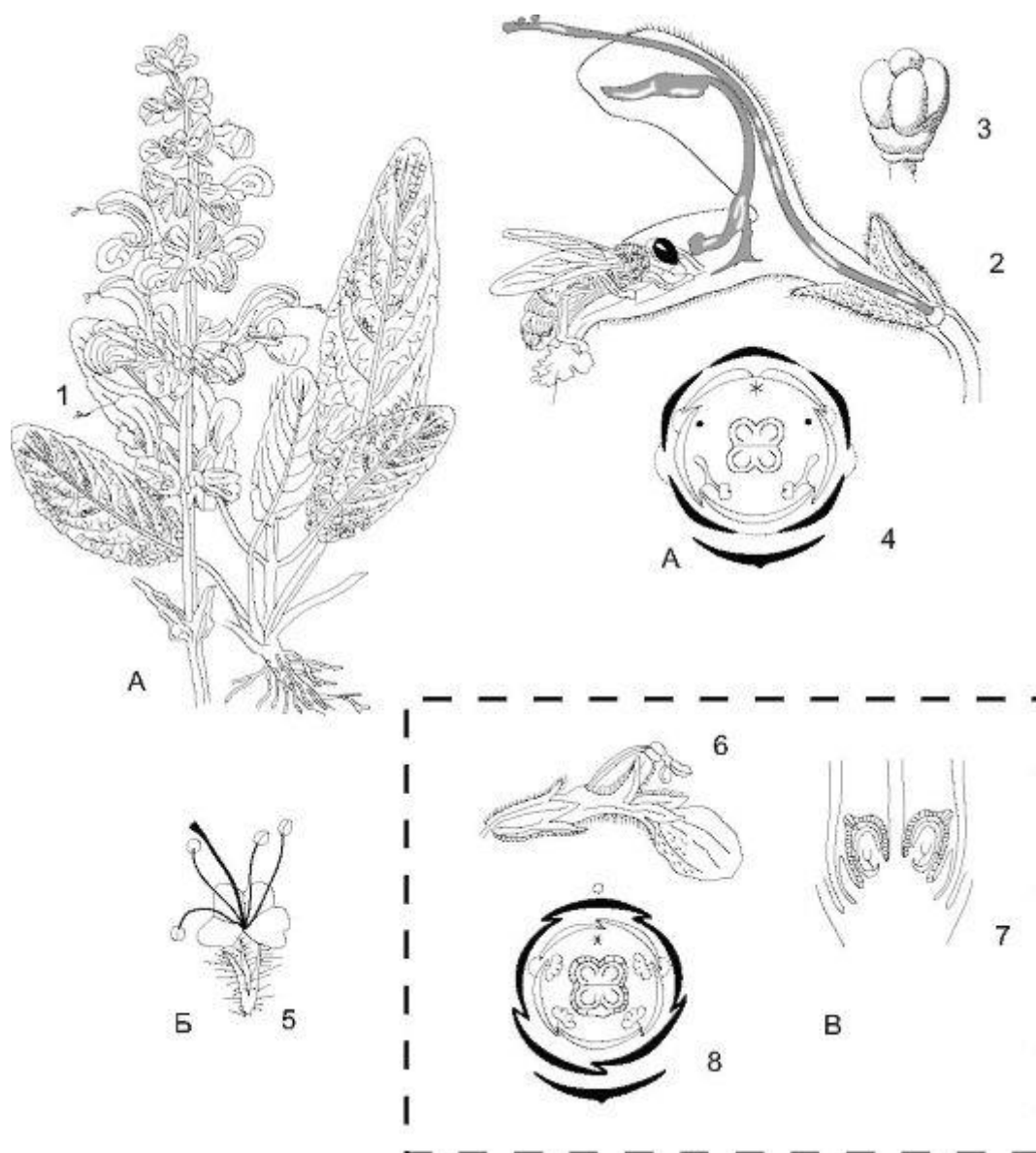


Рис. 8.15. Губоцветные:

А - шалфей луговой (*Salvia pratensis*): 1 - внешний вид, 2 - продольный разрез цветка с насекомыми, нажимающими на стерильные гнезда пыльников; 3 - плод ценобий; 4 - диаграмма; Б - мята перечная (*Mentha piperita*); 5 - цветок мяты; В - глухая крапива или леснотка белая (*Lamium album*): 6 - цветок; 7 - цветок в продольном разрезе; 8 - диаграмма цветка

Семена чаще без эндосперма. Соцветия - сложные, цимозные. Губоцветные - перекрестноопыляемые энтомофилы; у некоторых из них есть специальные приспособления для перекрестного опыления. Наиболее совершенны эти приспособления у шалфеев, специализированные тычинки которых имеют особое рычажное устройство. Оно срабатывает, когда насекомое (пчела, шмель) просовывает голову в трубку венчика: гнездо пыльника ударяет по спинке насекомого и на нее высыпается пыльца. Насекомое переносит ее и на рыльце пестика другого цветка.

Для растений семейства Губоцветные характерно наличие эфирных масел, накапливающихся в различных железках. Строение этих железок под микроскопом является диагностическим признаком этих растений. Помимо эфирных масел, в них найдены ди- и тритерпеноиды, сапонины, полифенолы, иридоиды, хиноны, кумарины.

*Мята (Mentha)*. Дикорастущие виды мяты характерны для умеренного климата и обычны во влажных местах обитания.

#### Немного истории

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. Рекомендовалось носить венки из мяты, так как они возбуждают деятельность мозга. Поверье это сохранялось до средневековья, когда студенты, готовясь к экзаменам и диспутам, тоже украшали свои головы мятными венками.

*Мята перечная (M. piperita)* является важнейшей культурой, содержащей в составе эфирного масла ценный терпеноид ментол. Последний входит в состав многих лекарственных препаратов, а также широко используется в пищевой промышленности.

*Шалфей (Salvia)*. Род шалфей насчитывает около 700 видов. Его представители распространены в относительно сухих местах обитания. В медицине применяют *шалфей лекарственный (S. officinalis)*; его эфирное масло оказывает бактерицидное действие.

#### Немного истории

В старинных легендах о шалфее говорится как о растении, продлевающем жизнь. В Англии рассказывают о человеке, который питался только хлебом, маслом и шалфеем и прожил 150 лет. Шалфеем лечили еще в Древнем Египте. Плинию Старшему приписывают слова: «Как может умереть человек, если в саду у него растет шалфей?» Сейчас многие зна-

Окончание таблицы

ют, что полоскание рта настоем шалфея помогает от болезней зубов. Но даже в наше время открываются новые тайны этого растения. В Молдове, где выращивается мускатный шалфей (*Salvia sclarea*) (кстати, именно он придает неповторимый запах одеколому «Шипр»), произошел такой случай. Две заболевшие туберкулезом лошади, на которых ветеринарные врачи уже махнули рукой, без присмотра паслись на поле, куда вывозили остатки после переработки шалфея. Даже лужи на этом поле были темно-зелеными от его настоя. И лошадям полегчало, а когда ветеринар осмотрел их, он не нашел никакого туберкулеза. Так удалось открыть еще одно целебное свойство шалфея.

Кроме мяты, в культуре возделываются такие пряные губоцветные, как *душица обыкновенная (Origanum vulgare)*, *тимьян (Thymus vulgaris)* и эфиромасличное растение *лаванда (Lavandula angustifolia = L. vera)* - важный компонент ряда духов и одеколонов.

Среди губоцветных есть и широко распространенные сорняки, например очень известное растение *глухая крапива*, или *ясотка белая (Lamium album)*, листья которой похожи на листья крапивы двудомной из семейства Крапивные.

Среди губоцветных, имеющих лекарственное значение, находят применение *пустырник сердечный (Leonurus cardiaca)*, из травы которого получают препараты седативного действия и понижающие артериальное давление. Гипотензивным эффектом обладают корни *шлемника байкальского (Scutellaria baicalensis)*, а кровоостанавливающим - цветки *зайцегуба опьяняющего (Lagochilus inebrians)* из Средней Азии.

## ПОДКЛАСС АСТЕРИДЫ (*Asteridae*)

Подкласс включает 5 порядков, 13 семейств, около 1400 родов и 30 тыс. видов. Наиболее многочисленное семейство Сложноцветные, включающее 90% всех растений одного порядка. Это высокоспециализированная группа двудольных растений со сростнолепестным венчиком и нижней завязью из 2 сросшихся плодолистиков.

### Порядок Астроцветные (*Asterales*)

Порядок включает только одно семейство - Сложноцветные (астровые). В зависимости от характера цветков в корзинках и созданию млечного сока семейство включает 2 подсемейства (рис. 8.16):

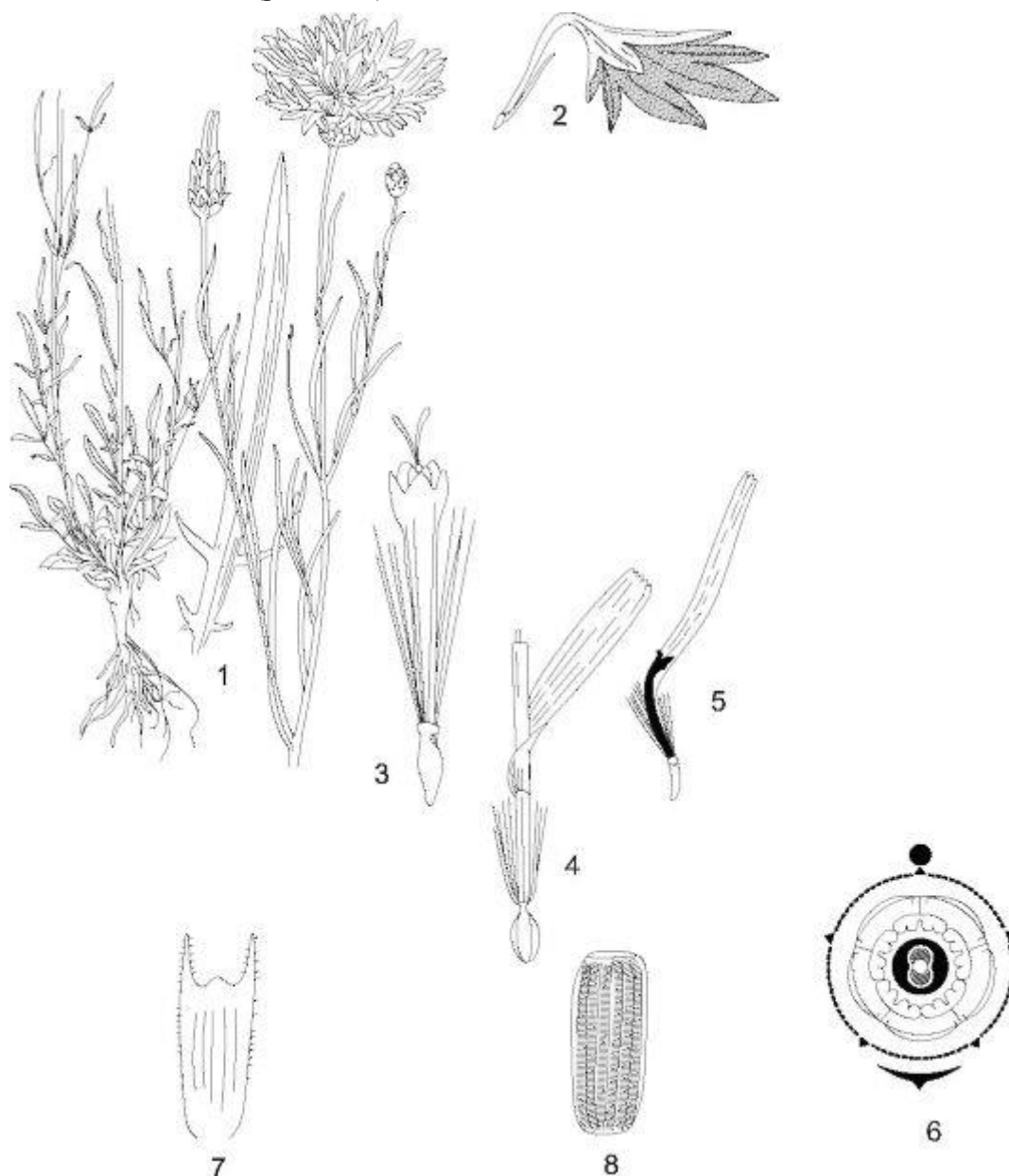


Рис. 8.16. Сложноцветные:

1 - внешний вид василька синего (*Centaurea cyanus*); типы цветков: 2 - воронковидный; 3 - трубчатый; 4 - язычковый; 5 - ложноязычковый; 6 - диаграмма трубчатого цветка; плоды: 7 - семянка череды (*Bidens*); 8 - семянка подсолнечника (*Helianthus annuus*)

1. Подсемейство язычковые - *Lactacoidae* (*Cichoroideae*, или *Liguliferae*), у которых все цветки в корзинках язычковые; имеется млечный сок.

2. Подсемейство *трубчатые* (*Asteroidae*, или *Tubuliferae*) - в корзинках цветки только трубчатые, трубчатые и ложноязычковые и трубчатые и воронковидные; млечный сок отсутствует.

Семейство *Сложноцветные* (*Compositae*, или *Asteraceae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 1200, видов — 24 000
Цветок: трубчатый * $Ca_{\infty}Co_{(5)}A_{(5)}\bar{G}_{(2)}$ — пижма обыкновенная; язычковый $\uparrow Ca_{\infty}Co_{(5)}A_{(5)}\bar{G}_{(2)}$ — одуванчик лекарственный; краевой ложно-язычковый $\uparrow Ca_{(2)}Co_{(5)}A_{(5)}\bar{G}_{(2)}$ — ромашка лекарственная; краевой воронковидный $\uparrow Ca_{\infty}Co_{(6-9)}A_{(5)}\bar{G}_{(2)}$ — василек синий
Распространение: по всему земному шару
Жизненная форма: травы, полукустарники, кустарники, иногда лианы, редко деревья
Листья: очередные, реже супротивные, простые цельные или рассеченные, без прилистников
Соцветия: корзинка
Плоды: семянка
Важнейшие роды: Ромашка ( <i>Chamomilla</i> ), Подсолнечник ( <i>Helianthus</i> ), Полынь ( <i>Artemisia</i> )

Огромное семейство, включающее более 24 тыс. видов, объединяемых примерно в 1200 родов. По числу видов сложноцветные уступают лишь орхидным. Распространены по всему земному шару, во всех климатических зонах, вплоть до тропических. Жизненная форма: травы, полукустарники, кустарники, иногда лианы, редко деревья (см. рис. 8.16). Сложноцветные умеренного климата - это в основном травянистые многолетники и полукустарники, немало среди них и однолетников. 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 или шерсть животных. Венчик 5-членный, сростнолепестной различной формы: трубчатый, воронковидный, двугубый или в виде язычка. Тычинок 5, прикрепленных 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, а запасное вещество - инулин. Большинство сложноцветных - насекомоопыляемые растения, но распространен и апомиксис. Соцветия - корзинки различного типа. Корзинки - элементарные соцветия сложноцветных, которые, в свою очередь, часто собраны в сложные соцветия. Существуют 2 типа корзинок:

1) из одинаковых цветков (только из язычковых цветков - например, у одуванчика; или только из трубчатых цветков - например, у пижмы);

2) из разных цветков: трубчатых и ложноязычковых (например, у подсолнечника; трубчатых и воронковидных (у василька синего).

В биологическом отношении корзинка соответствует цветку и окружена оберткой (из большего или меньшего числа листочков). Обертки, образовавшиеся из прицветников,



функционально соответствуют чашечке и разнообразны по форме, числу рядов листочков и т.д. У родов *Репейник* или *Лопух* (*Arctium*) они снабжены крючочками, цепляющимися за одежду или за шерсть животных, что способствует распространению плодов.

Из сложноцветных выделены вещества вторичного метаболизма: сесквитерпены, тритерпеновые сапонины, алкалоиды, кумарины и флавоноиды.

В жизни человека сложноцветные находят достаточно широкое применение в нескольких направлениях:

1. Декоративные растения. Всемирную известность получили *хризантемы* (*Chrysanthemum*) и *георгины* (*Dahlia*). Хризантема - национальный цветок Японии: ее изображение есть на гербах и печатях этой страны. Из корзинок *хризантемы цинерариелистной* (*Ch. cinerariifolium*) изготавливали так называемый далматский порошок, который очень эффективен в борьбе с различными домашними насекомыми.

2. Лекарственные растения. Наиболее известное из них *ромашка лекарственная* (*Chamomilla* или *Matricaria recutita*), препараты из которой обладают бактерицидным и противовоспалительным эффектом. *Сушеницу болотную* (*Gnaphalium uliginosum*) применяют при язвенных болезнях желудка. Из *ноготков* (*Calendula officinalis*) изготавливают популярную настойку для полосканий, а также мазь. Гомеопатическим средством при различных поражениях является настойка Арники, изготавливаемая из корзинок и корневищ горного европейского вида *арники горной* (*Arnica montana*). «Цитварное семя» - мелкие корзинки *полыни цитварной* (*Artemisia cina*) из полупустынь Средней Азии, богаты сапонином и применяются как глистогонное средство. Травя *полыни горькой* (*Artemisia absinthium*), содержащая горечь, используется в качестве средства, стимулирующего аппетит. Листья *мать-и-мачехи* (*Tussilago farfara*) известны как активное отхаркивающее средство.

3. Овощные и масличные растения. Важное значение имеет *подсолнечник* (*Helianthus annuus*), из которого отжимают масло. 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 и особенно вдоль железных дорог.

4. Каучуконосы. Много каучука содержится в млечном соке *коксагыза* (*Taraxacum kok-saghyz*) и *тау-сагыза* (*Scorzonera tau-saghyz*). В Мексике для этих целей вводилась в культуру *гваюла* (*Parthenim argentatum*). В настоящее время каучуконосы-сложноцветные не имеют никакого значения. Продуктивность каучуковых деревьев из семейств тутовых и молочайных намного выше, и, кроме того, возрастает роль синтетического каучука.

#### КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ (MONOCOTYLEDONES, ИЛИ LILIOPSIDA)

Этот класс подразделяется на 4 подкласса и включает 37 порядков, 122 семейства, около 3100 родов и 63 тыс. видов.

##### Подкласс Лилииды (Liliidae)

Самый крупный подкласс однодольных: он включает 21 порядок, 96 семейств, около 2700 родов и более 56 тыс. видов.

##### Порядок Лилиецветные (Liliales)

##### Семейство Лилейные (Liliaceae)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 10, видов — 470
Цветок: * $P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$ — гусиный лук желтый
Распространение: умеренные и субтропические области Северного полушария
Жизненная форма: многолетние травянистые луковичные или клубнелуковичные
Листья: очередные, простые линейные

Окончание таблицы

Соцветия: ботрические — кисть, зонтик, одиночные цветки
Плоды: вскрывающаяся коробочка
Важнейшие роды: Лук ( <i>Gagea</i> ), Тюльпан ( <i>Tulipa</i> ), Лилия ( <i>Lilium</i> )

Семейство насчитывает 10 родов и около 470 видов. Они распространены главным образом в умеренных областях Западной и Восточной Азии и в Гималаях. Жизненная форма: многолетние травянистые луковичные растения (рис. 8.17). 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. Эти корни 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. 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. Андроей состоит из 6 тычинок в 2 круга. Гинецей - ценокарпный, образован 3 плодолистиками. Завязь верхняя, с многочисленными семязачатками, рыльце трехлопастное. Плод - вскрывающаяся коробочка. Лилейные - насекомоопыляемые растения. Соцветия у них, как правило, кисти или одиночные цветки. Химический состав лилейных небогат: полисахариды, алкалоиды.

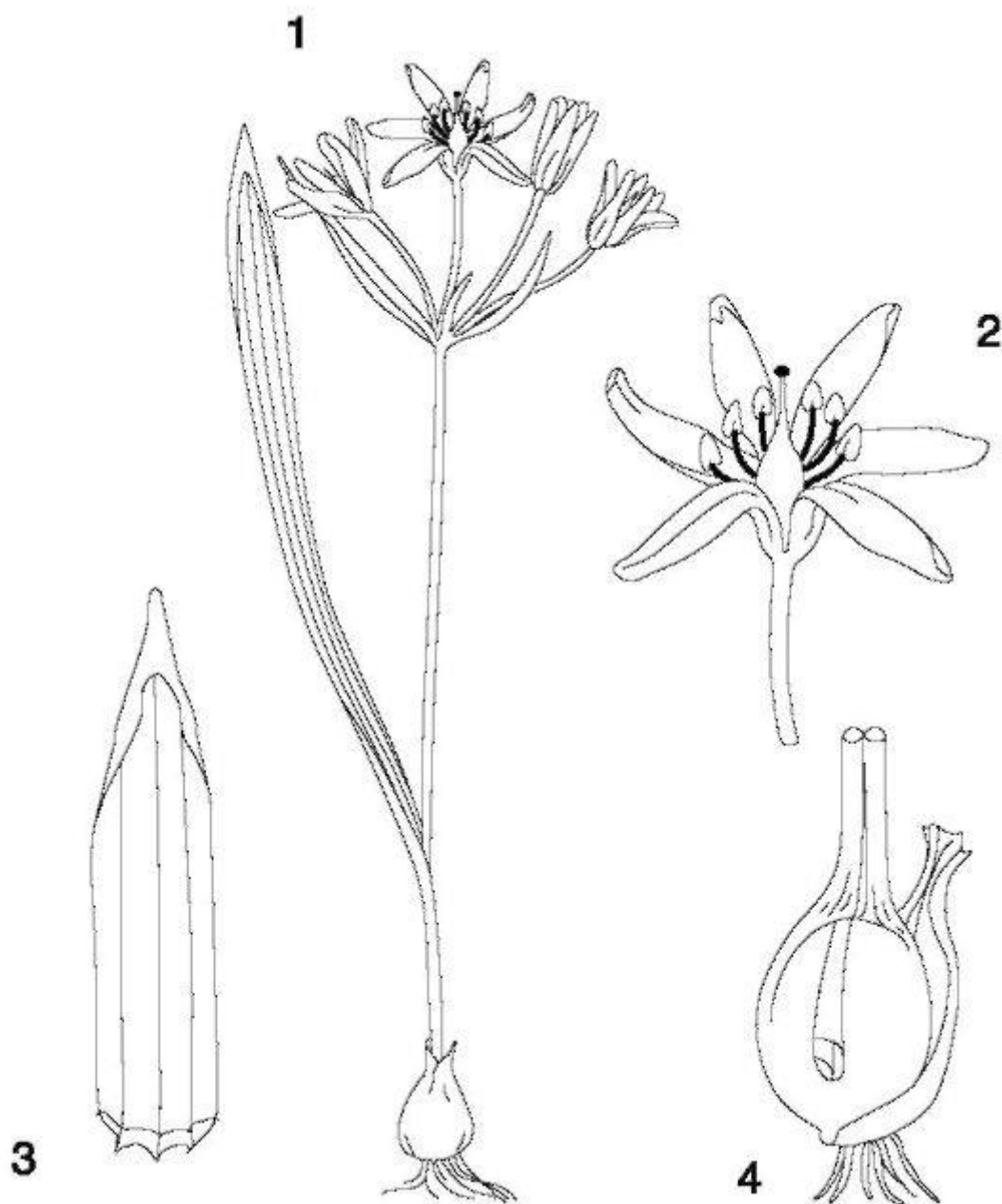


Рис. 8.17. Лилейные. Гусиный лук желтый (*Gagea lutea*):

1 - общий вид растения;

2 - цветок; 3 - верхушка листа; 4 - луковица в разрезе

Среди лилейных много культивируемых древнейших декоративных растений: это 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, едят многие дикие животные. Цветки и луковицы *лилий белой* (*L. candidum*) и *тигровой* (*L. tigrinum*) используются в народной медицине.

<b>Немного истории</b>
<i>Тюльпан попал в Вену в 1554 г. 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 разводились повсюду, луковицы продавались по баснословным ценам, новые сорта их можно было обменять на дома или даже целые имения. Негры 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 тыс. сортов сменяли друг друга и примерно 3 тыс. существуют сейчас.</i>

Порядок Амариллисоцветные (Amaryllidales)

Семейство Луковые (AШасеae)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов —32, видов — 750
Цветок: общая формула * $P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$
Распространение: засушливые области всех материков
Жизненная форма: травянистые луковичные или корневищные многолетники, иногда эфемероиды
Листья: прикорневые, простые линейные, без прилистников
Соцветия: кисть
Плоды: коробочка
Важнейший род: Лук ( <i>Allium</i> )

Семейство насчитывает 32 рода и примерно 750 видов; наибольшее распространение - в Северном полушарии. Жизненная форма: травянистые луковичные или корневищные многолетники, иногда эфемероиды. Листья обычно собраны в прикорневую розетку, бесчерешковые, узкие, линейные или дудчатые. Околоцветник простой венчиковидный (плосчатый), 6-членный, в 2 круга. Тычинок 6, обычно срастающихся с околоцветником. Гинецей - ценокарпный из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь - верхняя, 3- или 1-гнездная с несколькими семязачатками. Столбик один, рыльце цельное. Плод - ценокарпий: чаще всего вскрывающаяся коробочка. Семена мелкие, с эндоспермом. Цветки до цветения заключены в пленочный чехол. Соцветие зонтиковидное, располагающееся на верхушке безлистного побега - цветочной стрелке. 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, эти луковички дают нормально развитые растения. Такое «живорождение» очень характерно, например, для чеснока (*Allium sativum*), который почти не размножается семенами.

Характерный признак луковых - 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 (диаллилдисульфид и диаллилтрисульфид), определяющими специфический луковый или чесночный вкус и запах, а также витамины, особенно - витамин С. Кроме того, в луковых найдены стероидные сапонины.

Луки (рис. 8.18) культивируются с глубокой древности в качестве пищевых и лекарственных растений: лук репчатый (*A. cepa*), чеснок (*A. sativum*), лук порей (*A. porrum*), лук-батун (*A. fistulosum*).

Немного истории
<p>Лук - древнейшее культурное растение. Египтяне считали лук и чеснок божественными растениями и оставляли их луковицы на алтаре для богов. 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 веках в Испании, где и по сей день есть сорта с луковицами, превосходящими все прочие по величине и сладости.</p> <p>Целебные свойства лука получили отражение в народной поговорке: «Кто ест лук, тот избавлен от мук».</p>

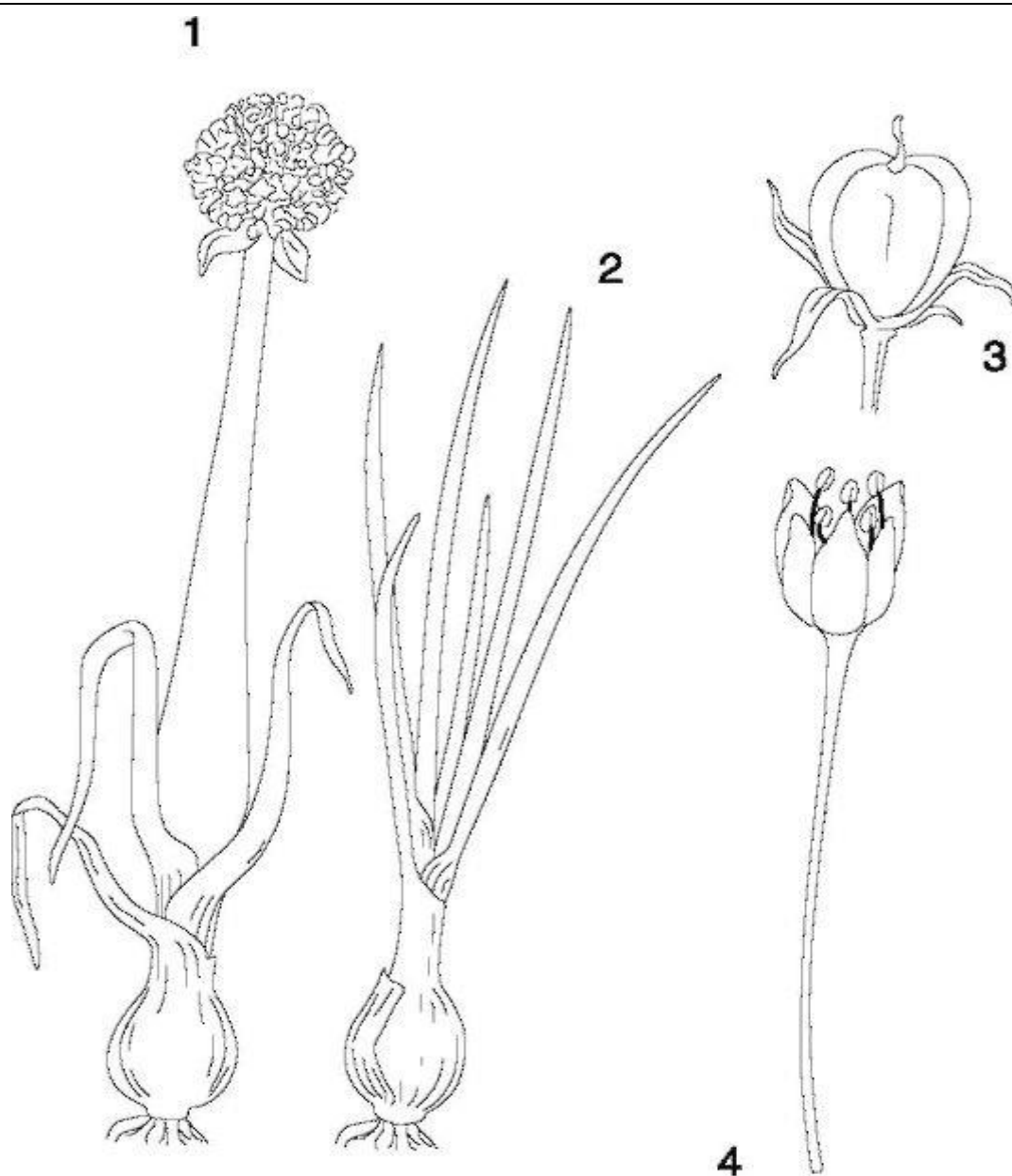


Рис. 8.18. Луковые. Лук репчатый (*Allium cepa*):

1 - цветущее растение; 2 - нецветущее растение; 3 - плод; 4 - цветок

Порядок Спаржевые (Asparagales)

Порядок Спаржевые включает 8 небольших семейств, из которых наиболее известны ландышевые, иглицевые и спаржевые.

*Семейство Ландышевые (Convallariaceae)*

<b>Паспорт семейства</b>
Родов – 23, видов – 230
Цветок: общая формула * $P_{(3+3)} A_{3+3} G_{\text{Ⓢ}}$
Распространение: в Северном полушарии
Жизненная форма: многолетние корневищные травы
Листья: простые с дуговым жилкованием
Соцветия: кисть
Плоды: ягода
Важнейший род: Ландыш ( <i>Convallaria</i> )

В семействе насчитывается 23 рода, объединяющие 230 видов. Особенно распространены ландышевые, главным образом в Северном полушарии. Жизненная форма: многолетние корневищные травы. Листорасположение - очередное. Листья простые, с дуговидным жилкованием, могут отходить непосредственно от корневища или располагаться поочередно по всему стеблю. Цветки - обоеполые, актиноморфные, обычно некрупные. Околоцветник простой венчиковидный, обычно 3-членный, реже 2-членный 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 всего сочная ягода с немногими семенами. Семена с эндоспермом. Часто на семенах заметны образования, привлекающие муравьев. Опыление - перекрестное.

Действующими веществами ландышевых являются сердечные гликозиды из группы карденолидов, а также стероидные сапонины. Классический представитель семейства - ландыш майский (*Convallaria majalis*) (рис. 8.19), обычное растение лесов европейской части России. Он находит применение в научной медицине при приготовлении кардиотонических (сердечных) средств.

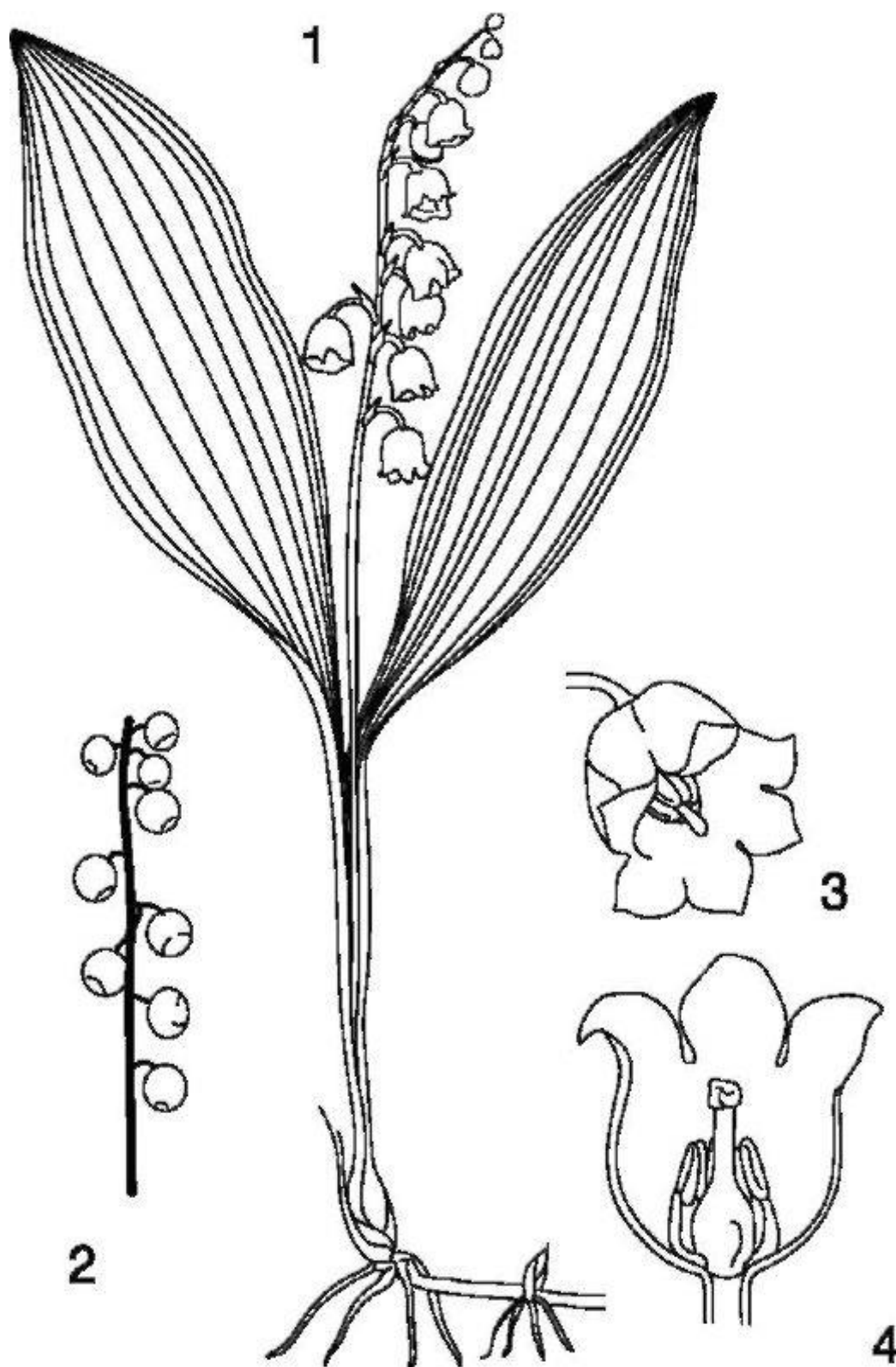


Рис. 8.19. Ландышевые. Ландыш майский (*Convallaria majalis*):

1 - общий вид растения; 2 - плоды-ягоды; 3 - цветок; 4 - цветок в разрезе

Порядок Злакоцветные (Poales)

Порядок включает единственное семейство злаков. Семейство Злаковые (*Gramineae*, или *Poaceae*)

<b>Паспорт семейства</b>
Родов — 900, видов — 11 000
Цветок: общая формула $\uparrow P_{(2)+2} A_3 G_{(2)} - \text{розь посевная}$
Распространение: повсеместно
Жизненная форма: многолетние, реже однолетние травы
Листья: очередные, простые сидячие, линейные или узколанцетные, с листовым влагалищем
Соцветия: метелки, кисти, початки или колосья
Плоды: зерновка
Важнейшие роды: Рис ( <i>Oryza</i> ), Пшеница ( <i>Triticum</i> ), Кукуруза ( <i>Zea mays</i> ), Рожь ( <i>Secale</i> )

Злаки - достаточно большое семейство, включает 900 родов и около 11 тыс. видов. Они распространены по всему земному шару, но господствуют на лугах, в степях, прериях и саваннах. Жизненная форма: многолетние, реже - однолетние травы, но преобладают многолетние корневищные виды. Есть растения (например, бамбук) с одревесневающим стеблем (достигающим высоты 20-40 м), но без вторичного роста, так как у всех однодольных отсутствует камбий. Стебель почти всех представителей семейства - цилиндрическая соломина с хорошо выраженными узлами и полыми междоузлиями с интеркалярной меристемой при их основании. Междоузлия и (редко) сердцевина междоузлий выполнены паренхимой (кукуруза, сахарный тростник). Листорасположение очередное, двухрядное, редко - трехрядное. Листья простые, сидячие, линейные или узколанцетные с листовым влагалищем. При основании листовой пластинки 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 андроеца однодольных характерно наличие 2 кругов тычинок; у злаковых, 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, они располагаются в 2 круга. Гинецей состоит из 2, реже - из 3 сросшихся плодolistиков. Столбик один, рыльце перистое, чаще двухлопастное (у бамбука - 3-лопастное). 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 (метелки, кисти, початки или колосья). Каждый элементарный колосок может содержать от одного до многих цветков. Он состоит из оси, у основания которой располагаются 2 чешуи - верхняя и нижняя колосковые чешуи. Нередко нижняя колосковая чешуя заканчивается щетинистыми выростами - остями. Колосковые чешуи - это видоизмененные листья. Выше колосковых чешуй на оси располагаются цветки, количество которых имеет важное для систематики значение. Плод злаков - псевдомонокарпный: зерновка, у которой, как правило, пленчатый околоплодник плотно прилегает к семенной кожуре или срастается с ней (рис. 8.20). Редко (у некоторых тропических бамбуков) плод - ягодовидный, с мясистым околоплодником и сильно редуцированной семенной кожурой или ореховидный с одревесневающим перикарпием. Большую часть семени составляет эндосperm. Зародыш сравнительно небольшой.



Для представителей этого семейства обычно свойственно вегетативное размножение с помощью ползучих корневищ или укореняющихся побегов.

Химический состав злаков достаточно разнообразен. Прежде всего следует отметить наличие в зерновках 3 основных компонентов пищи: белков, жиров, углеводов. Именно эти вещества обеспечивают исключительное значение хлебных злаков в питании человека (хлеб, крупа, сахар). В первую очередь к таким растениям относятся: *рис* (*Oryza*), ежегодные сборы которого приблизились к 500 млн т; *пшеница* (*Triticum*), урожаи которой превышают 400 млн т; *кукуруза* (*Zea mays*), дающая ежегодно около 150 млн т зерновой продукции. Далее за ними следуют: *рожь* (*Secale*), *ячмень* (*Hordeum*), *овес* (*Avena*), *просо* (*Panicum*), *сахарный тростник* (*Saccharum*).

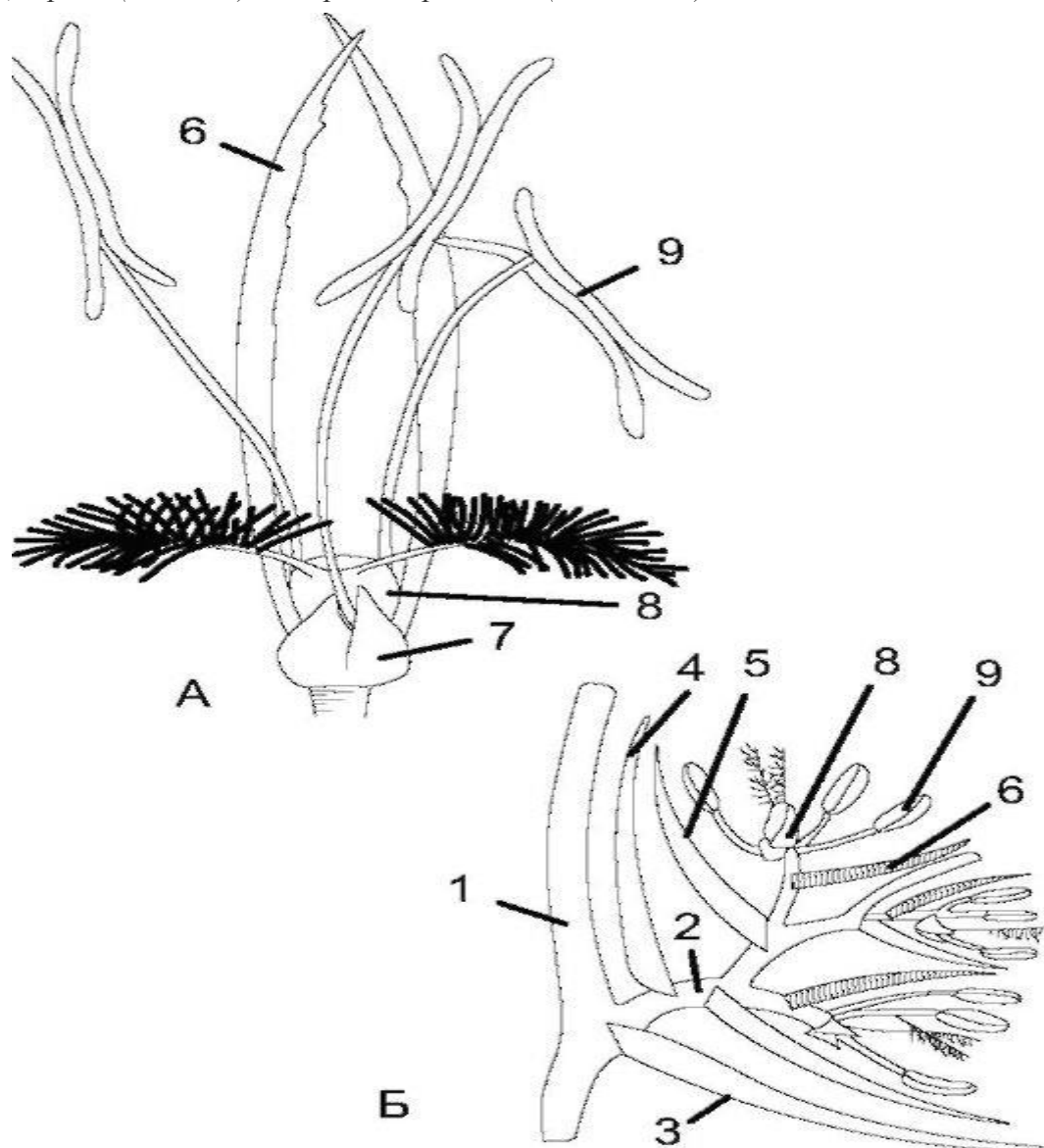


Рис. 8.20. Злаковые. Цветок и колосок злака (схема):

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 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.

#### СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Андреева И.И., Родман Л.С.* Ботаника: учебник. - М., 2002.
2. *Барабанов Е.И., Зайчикова С.Г.* Ботаника: учебник. - М., 2006.
3. *Бавтута Г.А., Еремин В.М.* Ботаника: морфология и анатомия растений: учебн. пособие. - Минск, 1997.
4. Биологический энциклопедический словарь. - М., 1986.
5. *Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Т., Серебрякова Т.И.* Ботаника: анатомия и морфология растений: учебник. - М., 1978.
6. *Гилберт С.* Биология развития: в 2 т. /пер. с англ. - М., 1994.
7. *Долгачева В.С., Алексахина Е.М.* Ботаника: учебник. - М., 2003.
8. *Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н.* Ботаника: систематика высших, или наземных, растений: учебник. - М., 2001.
9. *Красильникова Л.А., Авксентьева О.А., Жмурко В.В. и др.* Биохимия растений: учебник. - Ростов-на-Дону, 2004.
10. *Лотова Л.И.* Морфология и анатомия высших растений: учебное пособие. - М., 2000.
11. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мулдашев А.А.* Высшие растения: учебник. - М., 2001.
12. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности: учебное пособие. - М., 2001.
13. *Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С.* Современная ботаника: в 2 т. /пер. с англ. - М., 1990.
14. *Сергиевская Е.В.* Систематика высших растений: практический курс. - С.-Пб, 2002.
15. Практикум по анатомии растений: учебное пособие /под редакцией Д.А. Транковского. - М., 1979.
16. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли: учебное пособие. - Л., 1978.
17. *Тахтаджян А.Л.* Система магнolioфитов: учебное пособие. - Л., 1987.
18. *Шорина Н.И.* Ботаника: анатомия и морфология растений. - М., 1988.
19. Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения: учебное пособие. - С.-Пб, 1999.
20. *Эсау К.* Анатомия семенных растений: в 2 кн. /пер. с англ. - М., 1980.
21. *Яковлев Г.П., Челомбитько В.А.* Ботаника: учебник для фармац. институтов и фармац. фак. мед. вузов. - М., 1990.
22. *Яковлев Г.П., Аверьянов Л.В.* Ботаника для учителя: в 2 ч. Ч. 1. - М., 1996; ч. 2. - М., 1997.
23. *Яковлев Г.П., Челомбитько В.А.* Ботаника: учебник для фармац. институтов и фармац. фак. мед. вузов. - С.-Пб, 2003.