

БО
ТА
НИ
КА

В.Ф. ЛЕИСЛЕ



**Рекомендовано к изданию
Министерством сельского
хозяйства СССР**

ИЗДАТЕЛЬСТВО „ВЫСШАЯ ШКОЛА“

БОТАНИКА

В.Ф. ЛЕЙСЛЕ

МОСКВА · 1966

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебник написан согласно программе для сельскохозяйственных высших учебных заведений по специальностям: почвоведение и агрохимия, агрономия, плодовоовощеводство и виноградарство, защита растений, шелководство. Программа утверждена Учебно-методическим управлением по вузам 28 декабря 1964 г. Учебник охватывает все ее разделы: анатомию и морфологию, систематику и элементы ботанической географии. Отдельные вопросы освещены с различной полнотой, что объясняется сравнительно небольшим объемом книги.

В книге изложены основные сведения по ботанике, знание которых необходимо для изучения последующего ряда биологических дисциплин, непосредственно занимающихся разрешением практических вопросов. Таковы растениеводство, земледелие, селекция, животноводство, экономика и организация социалистического сельского хозяйства и т. д.

ВВЕДЕНИЕ

Предмет и метод. Ботаника — часть науки о живых организмах — биологии. Биология (от греч. «биос» — жизнь и «логос» — наука) изучает жизнь в самом широком смысле слова.

Соответственно существованию в природе двух основных групп живых существ биология складывается из двух основных наук: зоологии, изучающей животный мир, и ботаники, исследующей мир растений. Каждая из указанных наук распадается на ряд специализированных разделов.

На современном этапе развития наук под термином «ботаника» (от греч. «ботанэ» — зелень, трава) понимают учение о внешнем и внутреннем строении растений, их жизнедеятельности, росте, развитии, размножении, систематике, эволюции, распространении их на земной поверхности, о взаимоотношении их со средой, а также об использовании растений человеком в народном хозяйстве. Ботаника дает возможность познать растения во всех их жизненных проявлениях, во всем многообразии и научиться заставлять растения и весь растительный мир служить человеку. В соответствии с потребностями практики в процессе развития этой науки определились различные направления, которые обособились в отдельные ботанические разделы.

Морфология растений исследует внешнюю форму растений и их органов, ее связь с условиями окружающей среды, а также эволюцию форм в процессе исторического развития растительного мира.

Анатомия растений — раздел ботаники, изучающий внутреннее микроскопическое строение тканей и органов, их связь с физиологическими процессами и условиями жизни.

Учение о клетке получило название **цитологии**.

Эмбриология растений — учение о росте и развитии растений в их зародышевом состоянии.

Физиология растений рассматривает жизненные процессы растений в связи с условиями их существования и закономерности превращения веществ в них.

Систематика растений ставит задачей описание известных форм растительных организмов, установление родственных отношений и связей между ними, классифицирование их на основе эволюции, изучение путей развития мира растений и выяснение процесса видообразования.

География растений изучает распределение растений по земному шару в зависимости от условий окружающей среды и исторических причин.

Экология растений изучает взаимозависимости и взаимовлияния растительного организма и среды.

Фитоценология — наука о растительных сообществах, их

происхождении, закономерностях состава, развития и распределения на земной поверхности.

Фитопалеонтология, или палеоботаника, изучает вымершие виды растений по их ископаемым остаткам.

Фитопатология изучает болезни растений.

Генетика растений — наука о наследственности растений и ее изменчивости.

Селекция растений — наука о методах выведения новых форм растительного мира.

С появлением возможности полета человека в космос возникла новая отрасль ботаники — **космическая ботаника**, в развитии которой огромная роль принадлежит советским ученым.

Такая специализация ботаники дает возможность более глубоко изучать мир растений. Понятно, что каждый специализированный раздел науки не есть законченное целое, так как любой из таких разделов исследует лишь одну из сторон единого многообразного целого, именуемого живой природой.

Только знание единства и взаимосвязей явлений позволит управлять живой природой, преобразовывать ее в интересах человека. Раскрытие и изучение взаимосвязей и их закономерностей в живой природе и составляет основу современной материалистической биологии.

Общим методом ботаники, как и всех других наук, является диалектический материализм. Диалектический материализм — это наука и научное мировоззрение и в то же время единственный общий научный метод познания природы.

Марксистская диалектика исходит из того, что предметы и явления природы не обособлены, не изолированы друг от друга, а представляют собой единое связанное целое. Понять предметы и явления можно, лишь рассматривая их в неразрывном единстве с окружающими условиями, с которыми они связаны и от которых зависят изучаемые явления. И. В. Мичурин на основе глубокого понимания взаимосвязей организма и среды открыл возможность направленного изменения природы растений при воздействии на них условиями жизни. Изменчивость среды в значительной степени обуславливается жизнедеятельностью растений. Среда, в свою очередь, обуславливает изменчивость растений. В этом единстве, в этой взаимосвязи организма и среды и скрыты движущие силы живой природы.

Марксистская диалектика вскрывает всеобщую изменчивость всех предметов и явлений природы, поэтому предметы и явления изучаются не только во взаимосвязи, но и как движущиеся, изменяющиеся, развивающиеся, возникающие и отмирающие. Материалистическая диалектика в противоположность метафизике понимает движение не только как процесс простого перемещения, но и как развитие, как обновление, как процесс отмирания старого и возникновения нового из умирающего старого.

Природа представляет собой целостное единство взаимосвязанных друг с другом, изменяющихся различных предметов и явлений, отличающихся друг от друга качеством и количеством. Качественные изменения — это глубочайшие изменения, связанные с образованием нового предмета; при количественных же изменениях предмета его качество сохраняется. Одно из основных положений материалистической диалектики заключается в том, что количественные изменения только до определенной в каждом конкретном случае границы не вызывают качественных изменений. Когда же границы достигаются, количественные изменения, накопившись, обязательно влекут за собой конкретные изменения качества предмета. Данный предмет превращается в другой, новый предмет. Количество переходит в качество и наоборот. Таков закон развития.

Развитие как поступательное движение является законом существования материи. Материя в форме неорганической природы тоже развивается, как и живая природа, только жизнь представляет собой более высокую и более сложную форму движения материи. Каждая ступень в развитии материи имеет свои узловые пункты поступательного движения от простого к сложному и от низшего к высшему. Соответственно качественным и количественным изменениям материалистическая диалектика рассматривает две формы движения: эволюционную и революционную, которые закономерно связаны между собой. Эволюция есть постепенное незаметное непрерывное изменение предмета. При этом имеет место накопление количественных изменений его. Революция есть коренное, скачкообразное превращение данного предмета, его качества, в другой предмет, в новое качество. Характер скачков как в природе, так и в обществе отличается крайним разнообразием.

Диалектическая концепция развития раскрывает источник движения материи в самой материи. Диалектический материализм учит, что источником движения и развития материи являются внутренние противоречия, характерные для всех предметов и явлений. Развитие есть результат борьбы противоположных тенденций в самой сущности предметов, а содержание процесса развития есть борьба этих противоположностей, борьба между положительным и отрицательным, новым и старым.

Рассматривая источник процесса развития организмов, мы прежде всего должны раскрыть основное противоречие, характеризующее биологическую форму движения материи. Это противоречие выступает в виде единого процесса обмена веществ, составляющего основу всей жизнедеятельности организма. Обмен веществ выражается в двух противоположностях: ассимиляции и диссимиляции. Ассимиляция организмом условий внешней среды состоит в усвоении веществ, в превращении этих веществ в живое тело. Но создание живого тела невозможно без затраты энергии, которую организм может черпать только в процессе разрушения живой материи — диссимиляции. Противоречие здесь состоит в том, что созидание живой материи предполагает как свою противоположность ее разрушение. Два противоположных процесса связаны воедино, так как один без другого существовать не может.

Обмен веществ как внутренний источник развития живого связан и зависит от условий окружающей организм среды.

Источником изменения наследственности растений является противоречие между природой организма и условиями внешней среды. Внутреннее и внешнее в явлениях природы неразрывно связано. Внутренние противоречия (ассимиляция — диссимиляция) как источник развития организма проявляются во взаимоотношениях организма с внешней средой. Обе противоположные тенденции в своем единстве характеризуют жизненный процесс.

Руководствуясь диалектическим материализмом как общим методом познания, ботаника вместе с тем пользуется различными частными методами: наблюдением и описанием, сравнением, микроскопированием, экспериментом и др.

Собирание и описание материала было основным приемом исследования в первый период развития ботаники. Систематичность наблюдения, собирания и описания материала составляют самую существенную черту и а б л о ж е н и я как научного метода. Важным методом исследования в области ботаники является с р а в н е н и е. Нельзя вскрывать тождества и различия в живой природе без сравнения и сопоставления. Немыслимо также описывать существующие растения, не устанавливая черт сходства и различия в строении органов, тканей и пр. Выявляя тождество и различие в биологических явлениях, приходят к построению системы, классификации этих явлений.

Метод микроскопирования позволяет исследователю изучить микроскопическое строение клетки, тканей и органов растений.

Для раскрытия внутренних связей и закономерностей в явлениях живой природы использование указанных методов недостаточно. Важным и мощным методом исследования органического мира является эксперимент (от лат. «экспериментум» — испытание). Благодаря эксперименту удастся вскрыть природу явлений, причины возникновения их и т. п. Метод этот связан с подготовкой опыта, при котором возможны изменения условий существования наблюдаемых организмов. Благодаря эксперименту биологи пришли к открытию законов природы.

Все частные методы связаны друг с другом и представляют собой различные формы применения общего метода — диалектического материализма.

Единство органического мира. Растения и животные. В настоящее время известны почти все основные химические элементы, существующие в природе. Эти элементы, соединяясь друг с другом в различных сочетаниях, дают огромное разнообразие веществ. Из них состоят минералы, почва, воздух, вода, звезды, солнце, растения и животные. Все живые существа природы — микробы, растения и животные — составляют то, что называется органическим миром, или живой природой; тела же неорганические, или минеральные, составляют неорганический мир, или неживую природу. Химические элементы, входящие в состав живой и неживой природы, одни и те же, что подчеркивает единство органического и неорганического мира. Живое вещество, а затем живые существа возникли из неживой материи. Организмы, как и продукты их жизнедеятельности, состоят из органического вещества, в котором углерод связан в таких химических соединениях, которые не встречаются в неживой природе. Основу органических веществ составляют сложные безазотистые и азотистые соединения углерода. Из безазотистых веществ большое значение имеют углеводы и жиры, из азотистых — белки, которые являются жизненной основой всякого организма.

Отличие живых тел от неживой материи проявляется во взаимоотношениях тех и других с окружающими их условиями существования. Для неживых тел окружающая среда не является условием их сохранения. Под воздействием воды и ветра разрушаются скалы, окисляется, ржавеет железо и т. д. Тела неживой природы под воздействием внешней среды изменяются, разрушаются, перестают быть тем, чем они были раньше.

Живой организм в своем существовании обязательно связан с внешней средой процессами постоянного и взаимного обмена, постоянного распада и созидания. Он перестает быть живым, если его изолировать от условий среды. Способность жить — неотъемлемое свойство всех организмов. Эта способность осуществляется только в том случае, если питательные вещества, а также тепло, свет и другие необходимые условия жизни имеются налицо, непосредственно воздействуют на живой организм.

Единственно правильное понимание жизни дает диалектический материализм, рассматривающий жизнь как качественно своеобразную форму движения материи, возникшую на определенном этапе исторического развития последней. Высокоорганизованной материи, из которой построены организмы, свойственна особая форма движения, выраженная в обмене веществ, росте, развитии, размножении, наследственности и ее изменчивости и т. д.

Все жизненные проявления — питание, обмен веществ, рост, возбудимость, размножение и другие — могут быть сведены к закономерностям, которые иллюстрируются с равным успехом как на животных, так и на растениях. Наличие таких общих для них признаков и законо-

мерностей жизни дает основание полагать, что за счет древнего общего предка возникло два мощных ствола живой природы — мир животных и мир растений. Чем исторически ближе организмы к источникам возникновения, тем труднее отличить растения от животных. Например, простейшие жгутиковые до настоящего времени рассматриваются как животные и как растительные организмы.

В процессе развития органической природы на каком-то этапе эволюции организмов стали обозначаться отличия растений от животных: сначала выявилась разница в способах питания, а затем уже и во внешней организации.

В основе различия между растениями и животными лежит принцип питания. Растения обладают способностью к фотосинтезу — процессу образования органических веществ из неорганических — углекислого газа и воды. Этот процесс осуществляется в содержащих хлорофилл тканях растений, на свету; при этом солнечная энергия превращается в химическую. Органическое вещество служит пищей и используется всеми организмами в процессе их жизнедеятельности. Животные не обладают свойством строить органические вещества из неорганических и развиваются лишь при наличии готовых органических материалов. Есть, конечно, и внешние признаки, отличающие животных от растений. Растения обычно имеют большую поверхность соприкосновения поглощающих органов с источником питания — средой. Так как они сами себе готовят органические вещества, им необходима сильная расчлененность как надземной, так и подземной части тела. Растения несут на себе много листьев, чтобы обеспечить большую листовую площадь для поглощения солнечной энергии и элементов воздушной среды. С другой стороны, для поглощения минеральных солей из почвы растению необходима большая поглощающая поверхность корневой системы со всеми ее разветвлениями и корневыми волосками.

Животные питаются готовой пищей, но они должны ее разыскивать и находить, для чего им необходима способность передвигаться. В результате в отличие от сильно расчлененного тела растительного организма создавалась малорасчлененная форма тела животного.

Понятие о типах растений. Наиболее примитивные растения, тело которых просто устроено, не расчленено на вегетативные органы и у многоклеточных форм носит название слоевища, или таллома, называются низшими растениями. К ним относятся бактерии, водоросли, слизевики, грибы и лишайники.

Для высших растений характерно расчленение тела на стебель и листья, что отсутствует у низших растений. Кроме того, у них существует женский половой орган — архегоний, или зародышевый мешок. К высшим растениям относятся мохообразные, псилофиты, плауновидные, членистые, папоротниковидные, голосеменные и цветковые растения. Усложнение и развитие новых групп растений происходило в известной последовательности, вследствие чего в истории растительного мира по растительным остаткам в земной коре можно различать время появления и развития водорослей, псилофитов, плауновидных и т. д.

Понятие о филогенезе и онтогенезе. Филогенез (от греч. «филе» — род, племя, «генезис» — происхождение) — это процесс исторического развития организмов. Например, путь развития от простых организмов до современных цветковых растений. Онтогенез (от греч. «онтос» — существо, «генезис» — происхождение) — процесс индивидуального развития организма от момента зарождения до конца его жизни. Онтогенез и филогенез взаимно обуславливают друг друга и являются неразрывными сторонами единого процесса развития живой природы. Путь исторического развития растительного мира определяет индивидуальное развитие особи. Согласно биогенетическому закону, организм в онтогенезе,

особенно на его ранних стадиях, повторяет в сокращенном или более или менее измененном виде этапы филогенеза. С другой стороны, в онтогенезе организмов при изменении условий существования может измениться тип обмена веществ, что, в свою очередь, при длительном влиянии измененных условий, наследственно закрепляясь, может изменить филогенез данного вида.

Типы питания растений и понятие о биологическом круговороте веществ. Для своего питания растения должны получать из внешней среды, перерабатывать и усваивать питательные вещества. При этом поглощение веществ из среды осуществляется избирательно, в соответствии с потребностями растений и спецификой их жизненных отпавлений.

Различают следующие основные виды питания растений.

Углеродное, при котором растения либо заново создают органические соединения из углерода углекислоты, либо питаются готовыми органическими соединениями.

Водное, которое является источником водорода и в значительной мере кислорода.

Азотное, при котором растения усваивают азот для построения белков и других жизненно важных веществ. Большинство растений усваивают азот в виде минеральных солей, другие (грибы, бактерии), помимо азота, нуждаются в органических соединениях, и, наконец, третьи (азотфиксирующие бактерии, некоторые водоросли) могут усваивать молекулярный газообразный азот воздуха.

Минеральное питание, при котором растения усваивают элементы (фосфор, калий, кальций, магний, серу, железо и др.) из минеральных солей.

В зависимости от способа усвоения питательных веществ и накопления энергии различают две основные группы растений — автотрофные и гетеротрофные.

Автотрофные (от греч. «аутос» — сам, «трофос» — пища) растения могут сами первично создавать органические вещества, необходимые для жизни, из минеральных соединений углерода, азота и др. Зеленые растения при этом используют энергию солнечного света, осуществляя фотосинтез, почему их и называют еще **фототрофными**.

Среди автотрофных незеленых растений известны бактерии, способные создавать органические вещества, используя углерод углекислоты и энергию окисления неорганических соединений. Такой процесс образования органического вещества с помощью химической энергии носит название **хемосинтеза**, а организмы, способные к хемосинтезу, — **хемотрофными**.

Гетеротрофными (от греч. «гетерос» — другой, различный, «трофос» — пища) растениям относятся главным образом бактерии и грибы. Они не могут первично синтезировать органические вещества и питаются только готовыми органическими соединениями. Одни из них относятся к растениям-паразитам, питающимся органическими веществами живых тканей растений-хозяев, другие — **сапрофиты** — поселяются на мертвых органических остатках и используют в качестве пищи продукты их разложения.

Одновременное существование автотрофных и гетеротрофных растений является важнейшим условием жизни на Земле. Автотрофные организмы первично создают громадные количества органических веществ и аккумулируют в них большие запасы энергии. Гетеротрофные, используя готовые органические вещества, разлагают, окисляют, минерализуют их и повторно вводят в круг использования, поддерживая на Земле круговорот веществ (углерода, азота, кислорода, фосфора и др.).

Мичуринское направление в биологии. Основные теоретические положения И. В. Мичурина по вопросам биологии представляют собой дальнейшее творческое развитие дарвинизма, теорию революционного преобра-

зования живой природы. Работами И. В. Мичурина биология превращена в действенную науку, которая предоставила человеку возможность активно управлять миром растений и животных. Им создано около 350 новых сортов и видов плодовых растений и он широко известен как смелый преобразователь природы. В основе его учения лежит биологический закон единства среды и организма. Еще в трудах таких выдающихся ученых, как Ламарк и Дарвин, Сеченов и Рулье, Тимирязев и многие другие, постоянно подчеркивалось, что понятие организм должно включать и внешнюю среду, поддерживающую его существование. Они решительно боролись против разделения факторов развития на внешние и внутренние и рассматривали последние как результат влияния внешней среды, аккумулированной в организме на протяжении истории существования данного вида. Мичуринское направление в биологии исходит из того, что условия жизни являются ведущими в развитии органического мира, что приспособление к среде — специфическая особенность движения живой материи.

Различные требования организма к среде и характер реагирования его на те или иные условия жизни определяют природные свойства организма. Изменение этих свойств (наследственности) — результат изменений, происходящих в организме под воздействием условий среды. Управление условиями жизни и развитием организмов позволяет направленно изменять наследственность организма в нужную человеку сторону — получать высокие урожаи.

Роль растений в природе и жизни человека. Количество материи и энергии в природе, как доказал М. В. Ломоносов, всегда одно и то же. Происходит лишь непрерывное изменение и превращение одних форм материи и энергии в другие. Никакая форма материи и энергии не исчезает, не превратившись в другую, и никакая не появляется вновь, не возникнув путем превращения другой.

Без энергии нет движения, нет жизни. Солнце — первоисточник почти всей энергии на земле. То, что нам с Земли представляется круглым ослепительно ярким диском, есть не что иное, как незатухающие ядерные реакции, вихревые движения расщепленных атомов при крайне высоких температурах, в результате чего водород превращается в гелий. Эти ядерные реакции производят огромные количества энергии преимущественно в виде тепла и света, которые непрерывно распространяются по всей солнечной системе. Из всего излучаемого Солнцем чудовищного объема энергии лишь одна стодвадцатимиллионная часть достигает поверхности Земли, удаленной от него почти на 150 000 000 км. Солнце освещает нашу планету и нагревает ее. Под действием солнечных лучей разрушаются скалы, а нагретые слои воздуха вызывают ветры. Нагревание воды приводит к образованию морских течений, облаков, дождей и т. п. Но любой предмет остывает, тепло рассеивается и теряется в окружающих просторах. Энергия Солнца была бы бесплодна для живых организмов, если бы она не превращалась в химическую, так как именно эта форма энергии необходима для поддержания жизни.

Совершенно иная судьба солнечного луча, упавшего на зеленый лист растения. В этом случае энергия Солнца не теряется бесполезно, а задерживается и превращается в химическую, обеспечивая жизнь. Таким образом, растения служат посредником между Солнцем и всем живым миром на Земле.

Большая часть поверхности Земли всегда покрыта зелеными растениями. Около шестой части суши занято лесами. Степи, луга, земли, занятые культурными растениями, — все они образуют огромные зеленые ковры, способные улавливать энергию Солнца. В необъятных просторах океанов, морей, в реках, озерах, болотах также живет огромное количество растений.

Нужно учесть и то обстоятельство, что растения обычно разветвлены и несут на себе множество листьев. Общая площадь листовой поверхности часто во много раз больше территории, занимаемой растениями. Так, например, площадь листьев люцерны, занимающей 1 га, составляет 85 га.

Уже отмечалось, что луч солнца, падая на зеленый лист растения, задерживается, и его световая энергия превращается в химическую. Этот процесс превращения энергии связан с образованием в растительном организме сложных органических соединений, богатых скрытой химической энергией. Явная солнечная энергия в теле растения превращается в скрытую энергию органических веществ (углеводов, жиров, белков).

Синтезирующая способность растения обуславливается присутствием в его теле зеленого вещества — хлорофилла. За счет поглощения солнечной энергии зеленое растение осуществляет химическую перестройку молекул углекислого газа и воды. В результате этой перестройки образуется органическое вещество и одновременно выделяется свободный кислород. Процесс получил название фотосинтеза. Образующиеся в процессе фотосинтеза органические вещества и заключенная в них энергия служат пищей человеку и животным.

Накопленная растениями энергия Солнца может сохраняться долгое время. «Залежи» солнечной энергии, превращенной растениями в скрытую химическую энергию миллионы лет назад, мы сейчас используем в виде каменного угля, нефти, торфа, необходимых для промышленности и транспорта. Каждый год растительный мир Земли, используя солнечный свет, соединяет около 150 000 000 000 т углекислого газа с 25 000 000 000 т водорода, освобождая приблизительно 400 000 000 000 т кислорода. Роль наземных растений в этом исполинском процессе сравнительно невелика. Примерно 80—90% всей гигантской химической работы выполняется микроскопическими водорослями, населяющими верхнюю часть толщи воды океанов, морей и других водоемов.

Растения — важнейшее звено в круговороте веществ и энергии. Являясь источником питания и постоянно пополняя атмосферу кислородом, они обеспечивают возможность жизни на нашей планете животных и человека. В этом состоит космическая роль растений.

Следует отметить, что животные используют для своего питания лишь незначительную часть органического материала, созданного растениями. Значительно большая часть его потребляется самими растениями, а еще большая разлагается, превращаясь снова в воду, углекислый газ и минеральные соли.

Поистине огромна роль растений в жизни и хозяйственной деятельности человека. Трудно представить какую-либо отрасль промышленности или быт человека без использования ими растений или продуктов их переработки. Из одних растений человек получает продукты питания: хлеб, крупу, сахар, растительное масло, другие дают ему овощи и разнообразные фрукты. Древесина является прекрасным строительным материалом и используется для производства мебели и других различных изделий. Деревьями и кустарниками человек украшает города и села, а цветы доставляют эстетическое удовольствие. Лекарственные растения — источник многих препаратов, которыми излечиваются болезни. Скармливая растения животным, человек получает необходимые продукты животноводства — масло, мясо, молоко, яйца, шерсть, кожу и т. п.

Можно сказать, что человек является потребителем солнечной энергии, ставшей ему доступной благодаря растениям, которые улавливали, связывали и накапливали ее в виде органического вещества.

Современные задачи ботаники. Задачи ботаники на современном уровне вытекают из постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР от 26 января 1963 г. «О мерах по дальнейшему развитию биологической

науки и укреплению ее связи с практикой». В нем указывается, в частности, на необходимость углубленного изучения клетки, выяснения сущности жизни, вскрытия биологических закономерностей развития органического мира, управления жизненными процессами, обменом веществ, создания новых, более продуктивных форм растений и т. д.

Но основная задача ботаники состоит в том, чтобы вооружить человека знаниями о составе растительного мира, о разнообразии и свойствах растительного организма, о его жизни и строении с целью наиболее полного использования и преобразования растительного мира в интересах человека.

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА, ЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Организмы состоят из клеток. Клеточное строение растений и животных подтверждает единство всей органической природы. Однако было бы неправильно считать клетку единственной формой жизни. Клеточное строение организмов возникло в процессе исторического развития живого вещества, в свою очередь, возникшего на Земле в процессе исторического развития материи. В настоящее время известны неклеточные формы жизни, занимающие промежуточное положение между живой и неживой материей. К ним можно отнести фильтрующиеся вирусы, вызывающие болезни, бактериофаги, обладающие свойством растворять бактерии и др.

Многие организмы состоят из одной клетки. У различных одноклеточных наблюдается различная степень сложности строения, однако каждый из них — целостный организм со всеми присущими ему жизненными функциями. Историческое развитие живой природы далеко пошло по пути образования сложных многоклеточных растительных организмов, бесконечно разнообразных по форме и строению.

Клеточное строение организмов очень важно по двум причинам. Во-первых, из одной массы слизистого живого вещества нельзя строить сколько-нибудь крупного устойчивого тела. Система оболочек играет роль как бы ячеистого скелета, вставленного в живую подвижную материю, где оболочка каждой растительной клетки, облекая со всех сторон живое вещество, служит опорой и защищает его от воздействия внешней среды. Во-вторых, клеточное строение разрешает специализацию частей и отдельных клеток многоклеточного организма для успешного выполнения функций всем организмом как целым. В основе жизни сложного организма лежит жизнь клеток, из которых он состоит.

Современное учение о клетке. Жизнь растения представляет собой чрезвычайно сложную цепь явлений, тесно связанных друг с другом в одно многообразное целое и очень тесно согласованных друг с другом. Такая согласованность сложных процессов возможна только благодаря сложной и тонкой организации тела растений. В основе организма лежит клетка. Именно в ней совершаются все жизненные процессы: приготовление питательных веществ, дыхание, рост и т. п. Клетка представляет собой маленький комочек живого вещества, покрытый со всех сторон оболочкой. Размер клеток микроскопический и обычно колеблется в пределах тысячных и сотых долей миллиметра. Встречаются клетки более крупных размеров. Неправильно думать, что величина клеток зависит от величины организма, которому они принадлежат.

Форма клеток чрезвычайно разнообразна. Они часто бывают округлыми, продолговатыми, многогранными. Форма может изменяться у одной и той же клетки по мере ее роста, в зависимости от условий ее существования и от выполняемых функций. Количество клеток в теле

сложного многоклеточного организма велико и может равняться сотням миллиардов.

Растительная клетка состоит из живого вещества и продуктов его жизнедеятельности. Живое вещество, получившее название протопласта, состоит из органоидов: цитоплазмы, ядра, пластид и хондриосом.

К неживым включениям, являющимся продуктами жизнедеятельности протопласта, относят оболочку, покрывающую со всех сторон протопласт, и вакуоли с клеточным соком (рис. 1). Вакуолями называют

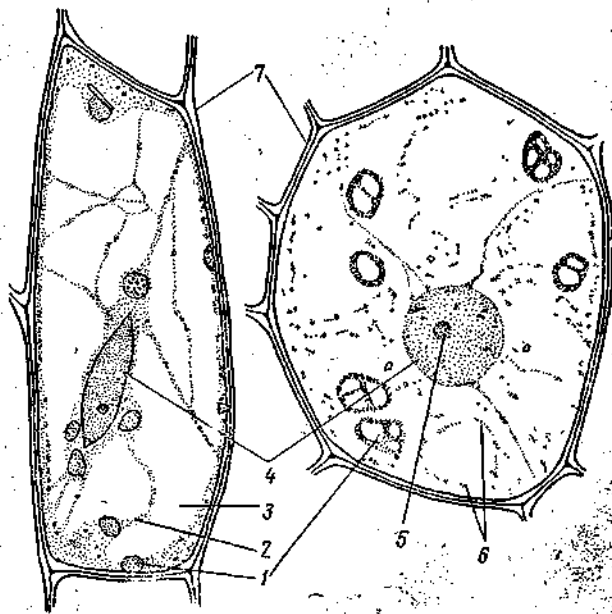


Рис. 1. Клетка и ее составные части:

1 — хлоропласты, 2 — цитоплазма, 3 — вакуоли, 4 — ядра, 5 — ядрышко, 6 — митохондрии, 7 — клеточная оболочка

полости в цитоплазме, заполненные клеточным соком, ограниченные тонким пленчатым слоем цитоплазмы. Кроме того, в растительных клетках часто встречаются форменные включения: крахмальные и белковые зерна, кристаллы и т. д.

Жизнению важную роль выполняют в клетке органоиды: без ядра и цитоплазмы немислим живой организм.

Краткая история учения о клетке. Возникновение учения о клетке связано с изобретением микроскопа, давшего возможность рассматривать очень мелкие объекты. Клеточное строение организмов впервые было

установлено в 1665 г. английским физиком Робертом Гуком, который усовершенствовал микроскоп. Рассматривая тонкие срезы бутылочной пробки и сердцевины бузины, он видел многочисленные ячейки, разделенные стенками, которым дал название «клеточек». Так было сделано важнейшее открытие клеточного строения тканей растений.

В 1675—1679 гг. итальянский ученый М. Мальпиги и в 1672—1681 гг. англичанин Н. Грю в своих работах по анатомии растений подтвердили клеточное строение растений. Однако правильного представления о клетке как основной структурной единице органического мира не было. Долгое время оболочка считалась наиболее существенной частью клетки. Клеточная структура тканей рассматривалась как масса несообщающихся между собой ячеек наподобие пчелиных сот. В 1812 г. Мольденгауер доказал, что каждая растительная клетка имеет свою собственную оболочку, что в тканях оболочки соседних клеток склеены между собой особым межклеточным веществом. Выяснилось, что растительная клетка представляет собой замкнутое образование, морфологически обособленное от себе подобных.

Только после 30-х годов XIX в. ученые занялись выяснением значения содержимого клетки, которое до этого времени считалось второстепенным.

В 1840 г. чешский ученый Ян Пуркыня дал живому содержимому клетки название протоплазмы, а несколько лет спустя немецкий ботаник

Моль (1846 г.) описал протоплазму как существенную и важную для жизни клетки живую материю. (Теперь протоплазму называют цитоплазмой.)

В 1833 г. английский ботаник Роберт Броун описал ядро у различных растений, причем придал ему значение важнейшего органа растительной клетки. В 1838 г. появляется ряд работ ботаника Маттиаса Шлейдена по изучению растительной клетки и вслед за ними, в 1839 г., работа зоолога Теодора Шванна, убедительно показавшие единство клеточного строения мира животных и мира растений. Шванна и Шлейдена обычно считают основателями учения о клетке. В течение нескольких веков создавалось современное морфологическое понимание клетки, ее существенных частей.

Большой вклад в науку о клетке внесли наши русские и советские ученые. Натуралист П. Ф. Горяинов еще до появления клеточной теории Шлейдена и Шванна, в 1834 г., впервые высказал основные положения клеточной теории, установил, что все живое состоит из клеток и возникает из них, вскрыл пути исторического развития клетки, признавая существование и доклеточных структур. Русские исследователи Э. Руссов и И. Н. Горожанкин в 1879 г. впервые обнаружили, что в оболочках клеток имеются мельчайшие отверстия, через которые из клетки в клетку тянутся тончайшие нити цитоплазмы, названные ими *плазмодесмами*. Было показано, что сложный организм — не простое собрание клеток, а нечто единое целое. И. И. Герасимов (1890 г.) многое сделал по выяснению физиологической роли ядра в жизни клетки. В 1872 г. Э. Руссовым и в 1874 г. И. Д. Чистяковым впервые было подмечено и описано сложное деление ядра. В 1898 г. С. Г. Навашиным открыт и описан процесс двойного оплодотворения у цветковых растений. Исследования русских ученых показали несостоятельность идеалистической теории немецкого исследователя Вирхова, утверждавшего, что клетки происходят только от клетки и что вне клетки ничего нет и не может быть живого.

Исключение возможности неклеточных форм жизни и возможности превращения неживой природы в живую в корне противоречит положениям диалектического материализма.

Цитоплазма. Цитоплазма (протоплазма, плазма) является живым веществом клетки и основным носителем ее жизненных функций. В ней сосредоточены все остальные органоиды клетки: ядро, пластиды, хондриосомы и другие форменные элементы, тесно связанные между собой и с жизненными свойствами клетки. В изолированном виде эти структурные образования лишены жизнеспособности и подвергаются разрушению.

В молодой клетке цитоплазма чаще всего занимает всю ее полость, а в старой клетке в центре находится одна или несколько вакуолей, заполненных клеточным соком, в то время как цитоплазма расположена по периферии или, кроме того, представлена в виде тяжей, пересекающих полость клетки. Цитоплазма — бесцветная прозрачная вязкая слизистая масса, преломляющая свет и поэтому видимая в микроскопе. По виду это густая жидкость, в желеобразной основе которой неравномерно распределены различные включения. Цитоплазма — понятие морфологическое, а не химическое, так как представляет собой не однородное тело, а смесь химических веществ.

Химический состав цитоплазмы. Цитоплазма представляет собой сложную смесь различных веществ. Химический состав ее непостоянен и все время меняется. Важнейшими составными частями цитоплазмы как по количеству, так и по значению являются белковые вещества. Им принадлежит около $\frac{2}{3}$ содержащихся в цитоплазме сухих веществ. Молекулы белка очень крупны, имеют сложное строение и обладают неисчерпаемой возможностью связывать элементы и атомные группы в различных

сложных сочетаниях. Громадному разнообразию белковых веществ и свойствам белковых молекул принадлежит решающая роль в организации жизненных процессов.

Белок — основа жизни. Белковые вещества содержат в себе углерода 55—56%, кислорода 20—25%, азота 15—19%, водорода 6,5—7,5%. Некоторые белковые вещества включают серу и фосфор. Существенную часть цитоплазмы составляют сложные белки — протеиды и цитоплазматическая нуклеиновая кислота, называемая рибонуклеиновой кислотой (РНК). Вместе с белками и в тесном контакте с ними в цитоплазме находятся жироподобные вещества — липоиды, которые по химическому составу близки к жирам, содержат фосфор и нерастворимы в воде. На их долю приходится около $\frac{1}{3}$ сухих веществ цитоплазмы. Кроме указанных веществ, цитоплазма содержит углеводы, жиры и ряд неорганических соединений, а также различные ферменты, гормоны, витамины и неопределенные вещества. Цитоплазма живых клеток богата водой. Содержание ее доходит до 80% и более от общего веса. Лишь в клетках зрелых семян и спор количество воды снижается до 12—14%, при этом цитоплазма затвердевает, но не теряет жизнеспособности.

Вода в цитоплазме необходима для нормального протекания жизненных процессов в клетках. Белки — основная часть цитоплазмы — способны удерживать большое количество воды, так как молекулы их обладают высокой гидрофильностью, т. е. способностью удерживать около своих молекул значительное количество молекул воды. Одна часть воды находится в цитоплазме в свободном состоянии, другая часть (гидростатическая) связана с белками. Различия между ними проявляются в том, что связанная вода утрачивает подвижность, замораживает при более низкой температуре и т. д.

Физико-химическое состояние цитоплазмы. Составляющие цитоплазму вещества находятся в ней в форме ионов, молекул и агрегатов частиц различной величины и сложности. Благодаря значительным размерам молекул белков и их соединений растворы этих веществ обладают коллоидными свойствами. Цитоплазма является многофазной гетерогенной коллоидной системой, включающей огромное количество различных компонентов.

Коллоидное состояние есть состояние сильного раздробления. Вещество цитоплазмы, находясь в раздробленном (диспергированном) состоянии в воде, составляет дисперсную фазу, а вода, в которой находится раздробленное вещество, называется дисперсной средой. Если частицы в твердом состоянии, то перед нами суспензия (например, разведенная китайская тушь), если в жидком — то эмульсия (например, молоко, состоящее из воды со многими капельками жира). Частицы дисперсной фазы сохраняют свои химические свойства вещества и вместе с тем в силу раздробленности приобретают новые. Будучи сильно раздробленными, частички приобретают громадную суммарную поверхность, граничащую со средой. Поясним сказанное следующим примером. Налейте в пробирку сначала воды, а затем сверху масла. Поверхность соприкосновения этих двух жидкостей будет незначительной. Теперь сильно взболтайте жидкость. Получится эмульсия. Масло разобьется на массу мелких капелек, которые будут плавать в воде. У каждой капельки своя поверхность соприкосновения с водой, и так как таких капелек очень много, то и общая поверхность соприкосновения масла с водой будет огромной. Чем сильнее раздроблено вещество, тем больше поверхность соприкосновения дисперсной фазы с дисперсной средой и, следовательно, благоприятнее условия для различных физических и химических процессов.

Устойчивость коллоидной системы обеспечивается, во-первых, благодаря одноименным электрическим зарядам, возникающим на поверхности частиц и, во-вторых, наличием водных оболочек вокруг частиц

коллоидов. При потере водных оболочек и зарядов частицы слипаются, происходит коагуляция, и дисперсная фаза выпадает в осадок.

Цитоплазма является комплексным гидрозолем, в котором дисперсной средой является вода, а дисперсной фазой — белково-липонидные комплексы. Вода пропитывает всю систему коллоидов цитоплазмы, чем обуславливаются многие характерные свойства и особенности последней. В живой цитоплазме непрерывно осуществляются процессы новообразования и распада различных веществ, коагуляция коллоидов, расслоение и застудневание и другие процессы. Все они в значительной степени зависят от взаимодействия между коллоидами и электролитами цитоплазмы.

При обычном микроскопическом исследовании цитоплазма кажется однородной. Однако более совершенные методы исследования вскрывают субмикроскопическую структуру в форме белковых мицелл. Белковые мицеллы имеют форму нитей или длинных цепочек, которые, соединяясь между собой, образуют связную систему молекул. Межмицеллярные пространства в цитоплазме насыщены водой и, кроме того, содержат липониды.

Мицеллы цитоплазмы обладают способностью поглощать и отдавать воду. Поглощающая воду коллоидная мицелла набухает. Набухание коллоидов цитоплазмы вызывает сильное термодинамическое давление. Например, семена на начальных этапах прорастания почти исключительно за счет набухания коллоидов поглощают воду с силой до 1000 атм, этим же объясняется способность проростков приподнимать лежащие над ними слои почвы.

Создание сложнейшей аппаратуры и применение более совершенных методов исследования позволили в настоящее время подтвердить предположение ученых прошлых лет о существовании невидимой структуры цитоплазмы. В большей части клетки при помощи электронного микроскопа можно обнаружить сложную систему внутренних мембран, незаметную при наблюдении в обычном микроскопе. Система мембран, получившая название «эндоплазматическая сеть», образует сеть каналовцев, по которым, по мнению исследователя К. Портера, происходит движение различных веществ от оболочки клетки к мембране ядра. Некоторые мембраны каналцев эндоплазматической сети в клетках, богатых питательными веществами, имеют гладкую поверхность, в других клетках на поверхности мембран наблюдаются мельчайшие гранулы, богатые РНК и активные в отношении синтеза белка. Эти тельца получили название рибосом и служат центрами образования ферментов.

Жироподобные вещества — липониды, снижающие величину поверхностного натяжения, скопляются на поверхности коллоидных систем. В силу этого наружная поверхность цитоплазмы оказывается в значительной степени обогащенной липонидами. Чередуюсь с молекулами белков, молекулы липонидов располагаются в определенном порядке, образуя поверхностный слой цитоплазмы, получивший название *плазмалеммы*. Такая мономолекулярная пленка, или мембрана, являющаяся типичной полупроницаемой перегородкой, регулирует обмен воды и растворенных в ней веществ между средним слоем цитоплазмы и окружающей клетку жидкостью. Плазмалемма отличается от основной массы цитоплазмы, называемой *мезоплазмой*, в которой белки преобладают над липонидами.

Пограничный слой цитоплазмы, отделяющий ее от вакуоли, называется *тонопластом*. Аналогично плазмалемме он образуется в результате скопления липонидных частиц на внутренней поверхности цитоплазмы. В клеточном соке так же, как в плазмалемме, происходит скопление липонидов по поверхности вакуоли. Возникает мембрана, состоящая из двойного слоя липонидов, ориентированных определенным

образом. Получается пленка более прочная и менее проницаемая для растворенных веществ, чем у плазмалеммы. Тонкопласт регулирует обмен веществ между цитоплазмой и клеточным соком. Структура цитоплазмы непостоянна. В процессе жизнедеятельности в клетке происходят новообразования и разрушение мицелл белка, перемещение липоидов, связывание и освобождение воды и т. д.

Жизнедеятельность цитоплазмы зависит от внешних условий. Как белковое вещество цитоплазма при высоких температурах и при воздействии на нее ядами свертывается (коагулирует). Необратимая коагуляция приводит к отмиранию цитоплазмы. При замораживании тоже происходит коагуляция, но процесс ее обратим и цитоплазму в этом случае можно оживить.

Пока клетка жива, все процессы носят более или менее обратимый характер и цитоплазма сохраняет свою структуру. При отмирании клетки начинается полная коагуляция коллоидов и в силу этого нарушается ее строение.



Рис. 2. Движение цитоплазмы. А — вращательное; Б — струйчатое: 1 — цитоплазма, 2 — хлорофилловые зерна, 3 — ядро. Направление движения цитоплазмы обозначено стрелками

Движение цитоплазмы происходит постоянно, но иногда его трудно наблюдать. Различают два типа движения цитоплазмы: круговое (вращательное) и струйчатое. При круговом движении цитоплазма, расположенная по стенке, перемещается вдоль оболочки и увлекает за собой различные органоиды и включения. Струйчатое движение наблюдается в тех клетках, в которых она находится в виде постенного слоя и тяжей, пересекающих центральную вакуоль. В этом случае цитоплазма движется тонкими струйками по разным направлениям (рис. 2).

Движение цитоплазмы зависит от внутренних и внешних условий среды.

Важной особенностью живой материи является **раздражимость** — способность клетки, органа, организма реагировать на различные воздействия со стороны внешних и внутренних факторов и передавать возбуждение в другие клетки ткани и органа. В раздражении воплощено активное отношение организма к внешней среде.

Ядро клетки. Важнейшим органоидом живой клетки является ядро. По виду оно напоминает небольшой пузырек, всегда расположенный в плазматической массе клетки. В каждой клетке имеется одно, а иногда и несколько ядер. Форма и величина ядра в клетках различных растений и даже в пределах одного растения различны. У низших растений они обычно меньше (1—2 мк), у высших они более крупные (4—8 мк и более). Форма ядра большей частью округлая, но в длинных клетках бывает вытянутой. В процессе жизнедеятельности клетки форма ядра может изменяться.

Ядра обладают большей лучепреломляемостью, нежели цитоплазма, но, будучи бесцветными и мелкими, не всегда легко обнаруживаются без предварительного окрашивания.

Физическое строение ядра. Ядро обладает тягуче-жидкой консистенцией, более плотной и вязкой, чем цитоплазма. Вещество ядра находится в дисперсном состоянии, являясь, так же как и цитоплазма, коллоидным комплексом. Полужидкая консистенция ядра и коллоидное его состояние подтверждаются тем, что в ядре наблюдается броуновское движение частиц.

В ядре обычно различают оболочку, жидкость — кариолимфу, ядерное вещество — хроматин и одно или несколько шаровидных телец — ядрышек.

Внутренняя структура ядерного вещества не остается постоянной, а меняется в зависимости от состояния клетки и условий среды. Правильное представление о внутренней структуре ядра важно для понимания жизненных процессов и наследственности растений. Исследования показали, что в живой клетке ядра состоят из однородной по своей структуре массы — кариоплазмы. Ядерное вещество находится в коллоидно-дисперсном состоянии в виде двух комплексов: ядерного сока — кариолимфы и равномерно распределенного в нем ядерного вещества — хроматина, для которого кариолимфа служит дисперсной средой. Ядро как коллоидная система устойчиво, не смешивается с цитоплазмой и нерастворимо в ней. Внутренняя граница цитоплазмы образована мембраной, окружающей клеточное ядро. Она имеет вид двойной пленки, в наружном слое которой имеются многочисленные поры, сквозь которые большие молекулы проходят из цитоплазмы в ядро или же из ядра в цитоплазму. Наружный слой ядерной оболочки нередко тесно соприкасается с эндоплазматической сетью. Входящие в состав кариолимфы крупные молекулы сложных белков, распределяясь различно, могут формировать там различные структуры. Таким образом, ядро представляет собой морфологически обособленную часть клетки. Между ядром и цитоплазмой существует непрерывная взаимосвязь. В ядро все время поступают различные вещества, входящие в состав цитоплазмы, которые в нем перерабатываются и отчасти переходят вновь в цитоплазму. Контакт и согласованность взаимодействий между ядром и цитоплазмой обеспечивают обмен веществ, лежащий в основе жизнедеятельности организма.

Химический состав ядра. В состав ядра входят различные соединения, из которых основным, так же как и в цитоплазме, является белок. Хроматиновое вещество ядра образовано сложным белковым веществом, содержащим фосфор.

Кроме белков типа протейдов и гистонов, в состав ядерного вещества входит дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Белковые вещества в соединении с нуклеиновыми кислотами образуют сложную белковую группу органических веществ, получивших название нуклеопротеидов, которые и лежат в основе химического строения ядра. Ядерный сок является аморфным веществом, в котором плавают хроматин и ядрышки. Ядрышко — более плотное тельце по сравнению с ядром, оно интенсивно окрашивается основными красителями, состоит из белковых веществ и содержит рибонуклеиновую кислоту (РНК). Электронный микроскоп позволяет увидеть, что ядрышко заполнено мелкими гранулами, сходными с рибосомами цитоплазмы.

Роль ядра в жизни клетки. Без ядра типичная растительная клетка жить не может и это указывает на его важную роль в жизнедеятельности клетки. С конца XIX в. проводились многочисленные опыты по выяснению роли ядра. Русский ученый И. И. Герасимов экспериментально получил клетки без ядер и клетки с двумя ядрами. Оказалось, что клетки без ядер погибали, а клетки с двумя ядрами развивались более энергично, чем одноядерные. В опытах с удалением ядра из клетки ни разу не удавалось наблюдать его восстановления. Ядро в контакте с цитоплазмой участвует в важнейших жизненных процессах клетки: в образовании эндоплазматической сети цитоплазмы и клеточной оболочки, оказывает влияние на рост и деление пластид, играет огромную роль в передаче наследственных свойств при делении клетки.

В последние десятилетия исследованиями ученых показана большая роль ядра как центра синтеза белка и нуклеиновых кислот, а также роль РНК и ДНК в синтезе белков. В ядре синтезируется также адено-

зинтрифосфат (АТФ) — вещество, необходимое для использования энергии в любом жизненном процессе. Доказано, что ДНК играет центральную роль в биохимической активности ядра. Установлена непосредственная связь ДНК ядра с синтезом АТФ, а также и то, что ядерная РНК поступает в цитоплазму, где играет роль посредника, влияющего на процессы синтеза в ней в зависимости от ДНК ядра.

Роль ядрышка в жизни клетки до конца не выяснена. Известно, что оно богато РНК и, по-видимому, имеет важное значение в синтезе белка и РНК.

Пластиды. Характерной особенностью клеток зеленых растений, отличающей их от клеток животных, является присутствие в них пластид. Не имеют пластид только незеленые растения — грибы, бактерии, слизевики, некоторые паразитические цветковые растения и синезеленые водоросли. У низших растений встречаются одиночные пластиды различной формы. В клетках листа семенных растений количество пластид

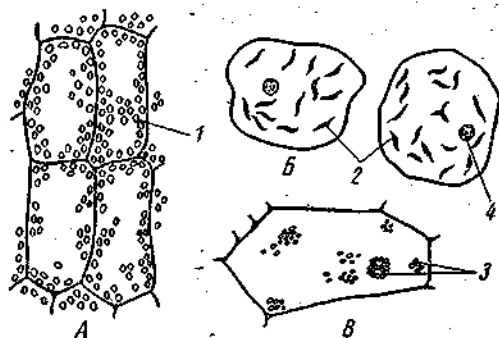


Рис. 3. Пластиды. А — хлоропласты в клетках листа элодеи; Б — хромопласты в клетках мякоти плода рябины; В — лейкопласты в клетках кожицы традесканции: 1 — хлоропласты, 2 — хромопласты, 3 — лейкопласты, 4 — ядро

колеблется от 20 до 50 и более, размер их от 3 до 10 мк. Они имеют вид зерен, палочек и т. п. Пластиды представляют собой бесцветные или окрашенные тельца с белковой основой, так называемой стромой. Строма пластид состоит из белков и липоидов, соединенных друг с другом в прочные комплексы. Пластиды всегда находятся в цитоплазме клетки как самостоятельные органоиды с более плотной консистенцией, чем окружающая их цитоплазма. Различают три типа пластид: лейкопласты — бесцветные пластиды, не имеющие пигмента, хлоропласты, имеющие зе-

леную окраску, и хромопласты, имеющие оранжево-красную и желтую окраски (рис. 3).

Лейкопласты — неокрашенные и наиболее мелкие пластиды, не содержащие в стромах пигментов. Форма их округлая или веретенообразная. Они содержатся в клетках большинства растений, во всех эмбриональных тканях и почти во всех бесцветных частях органов высших растений. В клетках кожицы традесканции они хорошо видны сконцентрированными вокруг ядра. Основная функция лейкопластов заключается в хранении запасного крахмала. Из притекающей к ним глюкозы в них образуется вторичный крахмал, который в виде зерен откладывается в стромах (амилопласты). Процесс этот происходит, например, в клубнях картофеля.

Хлоропласты — пластиды зеленого цвета. От них зависит зеленая окраска растений. Хлоропласты высших растений, получившие название хлорофилловых зерен, имеют дискообразную форму. Тело хлоропласта, называемое стромой, состоит из мельчайших бесцветных белковых гранов, имеющих форму дисков, определенно ориентированных. Величина гранов от 0,034 до 2 мк (рис. 4). Хлоропласты в бесцветной белковой стромах содержат три пигмента: зеленый хлорофилл, оранжево-красный каротин и желтый ксантофилл. Строма хлоропластов содержит железо, что очень важно для ее функции. По химическому составу хлорофилл является сложным эфиром двухосновной хлорофиллиновой кислоты с двумя спиртами — метиловым и высокомолекулярным фитолом. Центральное ядро молекулы хлорофилла включает атом

магния, связанный с четырьмя атомами азота. Исследования русского ученого М. С. Цвета (1901—1910 гг.) показали, что хлорофилл имеет две разновидности, близкие по химическому составу, которые названы им хлорофиллами а и хлорофиллом б. Формула хлорофилла а: $C_{55}H_{72}O_6N_4Mg$, хлорофилла б: $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$. Из пигментов, сопровождающих хлорофилл, оранжево-красный каротин является ненасыщенным углеводородом с формулой $C_{40}H_{56}$. Желтый ксантофилл — двухатомный спирт с формулой $C_{40}H_{56}O_2$. Пигменты из хлоропластов легко извлекаются спиртом, при этом строма обесцвечивается, но сохраняет свою величину и форму. Хлорофилл образуется только на свету в присутствии железа, которое выполняет при этом роль катализатора. Отсутствие железа в почве вызывает пожелтение

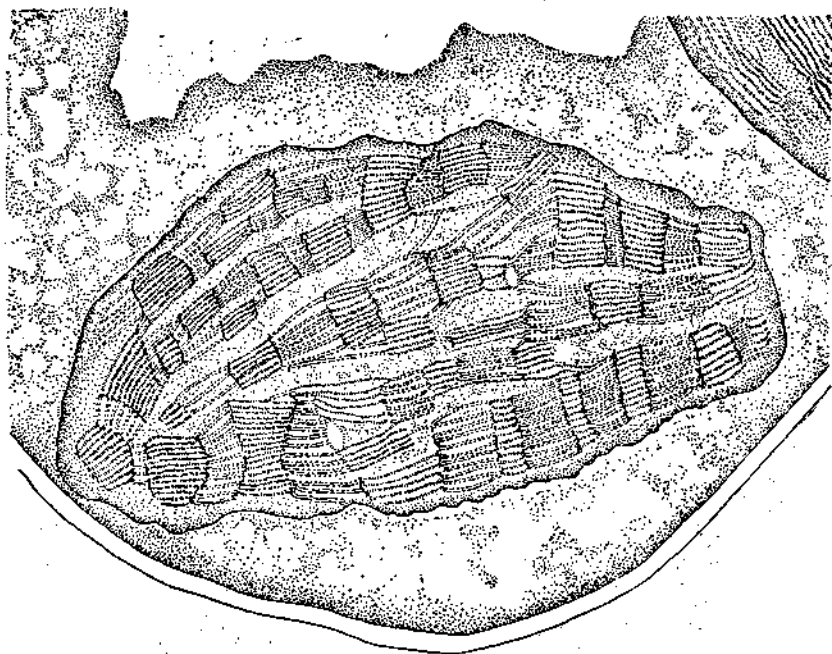


Рис. 4. Хлоропласт клетки кукурузы (электронный микроскоп, $\times 40000$). Граны по виду напоминают стопки монет, хлорофилл заключен в них между слоями белков и жиров. Светлоокрашенное вещество, окружающее граны, — строма.

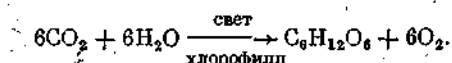
и побеление листьев. Это явление называется хлорозом. Растения, развивающиеся в темноте, обычно не окрашены в зеленый цвет. Такие этиолированные растения на свету быстро зеленеют.

Хлоропласты размножаются делением. Зерно вытягивается, принимает форму восьмерки и делится на два зерна.

Важнейшая функция хлорофилла состоит в способности поглощать лучистую солнечную энергию и превращать световую энергию в химическую, необходимую для жизненных процессов. Для наиболее полного обмена с внешней средой и получения большего количества солнечного света растения в процессе исторического развития приспособлялись так, что надземная часть их разветвлялась и несла на себе все большее количество зеленых листьев. Суммарная площадь листьев 1 га посева овса составляет 21 га, люцерны — 85 га и т. д. Если же учесть зеленую площадь всех хлорофилловых зерен клеток люцерны, то она окажется примерно в 200 раз больше общей площади листьев и, следовательно, зеленая поверхность хлоропластов 1 га посева люцерны достигает площади 17000 га.

Пластиды способны свободно перемещаться в цитоплазме. На ярком солнечном свете хлорофилловые зерна обычно занимают место у боковых клеточных стенок и освещаются скользящими вдоль них лучами. При рассеянном освещении они перемещаются на стенки, перпендикулярные боковым, чтобы получить максимум света.

Хлорофилл — вещество, обладающее удивительной способностью улавливать энергию солнечных лучей и использовать ее для синтеза органических веществ. При этом световая энергия превращается в химическую, потенциальную. Этот процесс, имеющий космическое значение, получил название фотосинтеза, или ассимиляции углерода. Суммарное уравнение фотосинтеза следующее:



Таким образом, в этом процессе участвуют углекислый газ, поглощенный растением из воздуха, и поступающая в растение вода. В результате выделяется свободный кислород и образуется первичный углевод

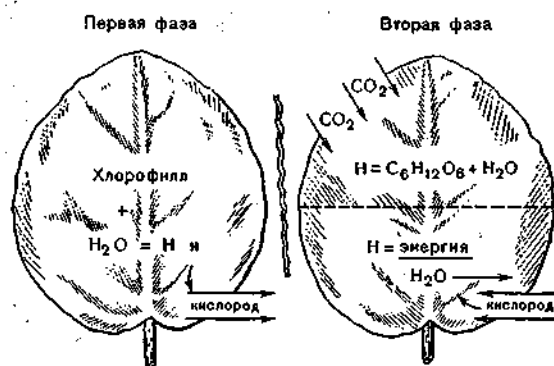


Рис. 5. Схема фотосинтеза. В первой фазе активизированный солнечным светом хлорофилл расщепляет воду на водород и кислород. Во второй фазе одна часть водорода, соединяясь с углекислотой, образует глюкозу, а другая часть, соединяясь с кислородом, дает нужную растению энергию. В результате первой фазы кислород выделяется в атмосферу, в результате второй фазы в обоих случаях выделяется вода

(гексоза) (рис. 5). Этот процесс является основным источником образования органических соединений на Земле и единственным источником свободного кислорода, необходимого для дыхания человека, животных и растений. Приведенное суммарное уравнение фотосинтеза не дает представления о той сложной цепи окислительно-восстановительных реакций и фотохимических процессов, которые происходят при фотосинтезе. В нем участвуют световые, чисто фотохимические реакции, которые идут под влиянием энергии поглощаемого света, и темновые, не требующие непосредственного участия энергии света. Ход темно-

вых реакций ускоряется и регулируется ферментами.

Под действием энергии света молекулы воды разлагаются, при этом хлорофилл становится высокоактивным и обогащает энергией элементы молекул воды — водород и кислород. Затем осуществляются серии ступенчатых темновых реакций. Движущей силой реакции служит ранее поглощенная энергия света, но уже превращенная в химическую. Водород и кислород последовательно передаются на ряд активных переносчиков, и в конце концов водород передается на углекислоту, образуя органические вещества, а кислород выделяется в виде свободного газа.

Световая энергия, поглощаемая хлорофиллом в процессе фотосинтеза, используется не только на расщепление воды. Как показали работы Д. Арнона и других исследователей, часть световой энергии, поглощаемой хлорофиллом, превращается в химическую энергию, запасаемую в макроэргических связях аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Этот процесс получил название фотосинтетического фосфорилирования¹.

¹ Подробнее об этом сказано в курсе физиологии растений.

Строма хлоропластов богата ферментами, способствующими дальнейшему превращению первичных продуктов фотосинтеза. В строме из глюкозы может быть образован первичный крахмал, там же можно обнаружить капельки масла, белковые кристаллы. Свойства хлорофилла и его роль в процессе фотосинтеза впервые вскрыты блестящими исследованиями К. А. Тимирязева, обобщенными в его работе «Солнце, жизнь и хлорофилл». К. А. Тимирязев первый получил точные спектры хлорофилла и выяснил зависимость фотосинтеза от спектрального состава солнечного света. Он доказал, что хлорофилл, поглощая солнечную энергию, обладает избирательной способностью. Солнечный луч, как известно, состоит из лучей спектра: инфракрасного, красного, оранжевого, желтого, зеленого, голубого, синего, фиолетового и ультрафиолетового. Инфракрасные и ультрафиолетовые — невидимые для нашего глаза лучи. Свет различной окраски, или разной длины волны, характеризуется различной энергией. Все видимые лучи за исключением крайней части красных поглощаются хлорофиллом, но в различной степени. Наиболее полно идет поглощение красно-оранжевых и синих лучей. К. А. Тимирязев доказал, что для растений важны не наиболее яркие, а наиболее активные и наиболее энергоспособные лучи, которыми являются, в частности, красные лучи. Дальнейшему развитию этого учения была посвящена деятельность многих зарубежных и русских исследователей — Г. Вильштеттера, В. Н. Любименко, Г. Н. Годнева, А. А. Ничипоровича и др.

Хромопласты — пластиды, встречающиеся в вегетативных органах, цветках и плодах, имеют округлую и иную форму и окраску от оранжевой до ярко-красной. Под микроскопом они кажутся иногда многогранными кристалликами, так как в бесцветной строме содержат пигменты, которые кристаллизуются. Пигменты каротин и ксантофилл составляют группу так называемых каротиноидов. Роль хромопластов, содержащих желтые и красные пигменты, для растений заключается в том, что они, окрашивая лепестки цветков и плоды, способствуют опылению растений насекомыми и распространению семян и плодов при помощи птиц и животных.

Все типы пластид тесно связаны между собой и могут переходить один в другой. Из бесцветных лейкопластов на свету возникают зеленые хлоропласты, которые, в свою очередь, могут видоизменяться в хромопласты. Листья осенью желтеют, что объясняется разрушением хлорофилла, вследствие чего у них ярко проявляется желтый ксантофилл. На плоде помидора можно легко проследить все переходы от лейкопластов до хромопластов: незрелый помидор — зеленый, перед созреванием он светлеет и, наконец, созревая, становится красным.

Пластиды размножаются делением путем простой перетяжки. Вопрос о происхождении пластид нельзя считать окончательно решенным. Наиболее вероятно мнение о том, что пластиды образуются из особых телец — хондриосом, всегда присутствующих в цитоплазме.

Пластиды — центры биохимической активности растительной клетки, где первично образуется ряд ферментов, которые использует клетка в целом. В пластидах сосредоточены липоидные вещества, жирорастворимые витамины, имеется много белков, воднорастворимых витаминов и некоторые важные микроэлементы, входящие в состав ферментов (медь, марганец). Несмотря на относительно обособленное положение в цитоплазме, пластиды составляют с ней единое целое.

Хондриосомы, или митохондрии (от греч. «хондре» — зернышко, «сома» — тело) — органоиды клетки, постоянно присутствующие в цитоплазме. Это маленькие, очень разнообразные по форме тельца, размером от 0,2 до 4 мк. Одни из них имеют вид шариков, другие — палочек и т. д. Размеры, форма и количество хондриосом меняются в зависимости от среды и функционального состояния клетки.

Количество их колеблется от 50 до 5000. Митохондрии имеют две мембраны, из которых внутренняя образует складки (кристы), заходящие в тело митохондрии (рис. 6). Мембраны состоят из чередующихся слоев молекул белка и липидов. Внутреннее содержимое митохондрии имеет жидкую консистенцию.

Как в мембране, так и во внутреннем содержимом находятся различные ферменты, способствующие образованию АТФ и прохождению ряда окислительных и других реакций.

В настоящее время раскрыты механизмы таких осуществляемых митохондриями процессов, как окислительное фосфорилирование и перенос электронов. Поэтому митохондрии могут рассматриваться как энергетические центры клетки. В них молекулы АТФ переносят свобод-

ную энергию, полученную за счет солнечного света при фотосинтезе или за счет питательных веществ при дыхании, во все участки клетки, обеспечивая осуществление всех процессов, протекающих с потреблением энергии. Сравнительно недавно из органоидов типа митохондрий была выявлена особая группа частиц, получивших название лизосом. Лизосомы отличаются по своей внутренней структуре и ферментативной активности. Они содержат набор гидролитических ферментов и участвуют в процессах внутриклеточного расщепления различных веществ.

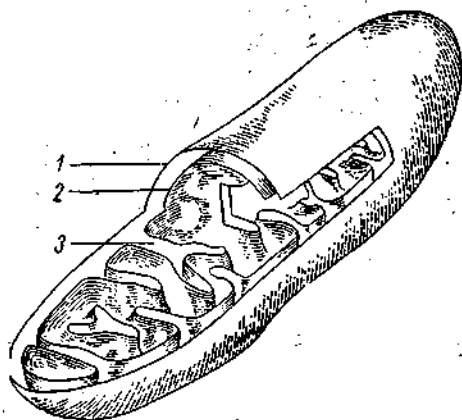


Рис. 6. Строение митохондрии (электронный микроскоп, $\times 90000$). Стенка митохондрии состоит из двойной мембраны, стенки внутренней мембраны заходят внутрь, образуя кристы:

1 — наружная стенка, 2 — внутренняя стенка, 3 — кристы

Ферменты, или энзимы. Ферменты — это катализаторы белковой природы, образующиеся в живых клетках. Они ускоряют течение отдельных химических реакций, а следовательно, и всего обмена веществ. Без

них не обходится почти ни один процесс, связанный с образованием веществ, из которых строится организм или извлекается энергия. Имп обусловливается характер и скорость химических реакций. Достаточно сказать, что скорость химических реакций, происходящих в цитоплазме, в миллионы раз больше, чем вне ее. Химическая реакция между двумя видами молекул может произойти лишь в том случае, если молекулы будут активизированы, т. е. получат дополнительное количество энергии, называемое энергией активизации. Сущность действия катализатора заключается в снижении энергии активизации путем направления ее через промежуточные реакции. Происходит образование промежуточного соединения катализатора с субстратом и последующий распад этого соединения, причем катализатор регенерируется. Эти промежуточные реакции требуют гораздо меньше энергии, чем реакция, идущая без катализатора, поэтому скорость реакции значительно повышается. Действие ферментов является в большинстве случаев обратимым. Например, фермент, способствующий превращению крахмала в сахар, может вызвать обратный процесс превращения сахара в крахмал.

Между ферментами и неорганическими катализаторами имеются существенные различия. Во-первых, каталитическая активность фермента значительно превосходит активность неорганических катализаторов. Во-вторых, особенность каталитического действия ферментов состоит в том, что оно строго специфично. Например, сахараза разлагает сахарозу и не действует на мальтозу и т. д. Действие ферментов на-

правлено, таким образом, на совершенно определенные химические связи.

В-третьих, ферменты отличаются большой чувствительностью к ряду воздействий: концентрации водородных ионов, температуре, окислительно-восстановительным реакциям, примесям некоторых веществ.

По химической природе ферменты являются белками. В настоящее время установлено, что каждый фермент обязательно содержит белок и что каталитические функции фермента связаны с присутствием в его молекуле белка. Существуют ферменты однокомпонентные и двухкомпонентные. Первые состоят только из белка, обладающего каталитическим действием, вторые состоят из белковой и небелковой частей. Фермент представляет собой сочетание активной группы, вступающей в химическое взаимодействие с субстратом, и коллоидного белкового носителя, усиливающего каталитическое действие активной группы. У ряда ферментов активной группой являются витамины, у других — металлы. В настоящее время известно около 450 различных ферментов. Классификация их основана на характере их действия.

Гидролазы катализируют расщепление при участии воды сложных органических соединений на более простые. Подобное расщепление называют гидролизом. К гидролазам относятся протеазы — ферменты, катализирующие реакции расщепления и синтеза белка; липазы, катализирующие расщепление и синтез жиров; фосфатазы, гидролизующие сложные эфиры фосфорной кислоты, и др.

Лиазы. Эти ферменты катализируют реакции негидролитического отщепления каких-либо групп от субстратов.

Окислоредуктазы (окислительно-восстановительные ферменты). Эта группа ферментов катализирует окислительно-восстановительные реакции, происходящие при дыхании и брожении (дегидрогеназы, оксидазы, пероксидазы).

Трансферазы (ферменты переноса) катализируют перенос целых атомных группировок, например, остатков фосфорной кислоты, остатков моносахаридов и аминокислот и других, от одного соединения к другому.

Изомеразы. К этой группе принадлежат ферменты, катализирующие превращения органических соединений в их изомеры.

Лигазы (синтетазы) — ферменты, катализирующие соединение двух молекул, связанное с расщеплением пирогосфатной связи в АТФ или других нуклеозидтрифосфатах.

Действие ферментов используется во многих технологических процессах: хлебопечении, виноделии, получении чая и т. д.

Фитогормоны — это физиологически активные вещества, вырабатываемые протопластом растительной клетки, обладающие свойствами диффундировать через клеточные стенки и усиливать физиологические процессы. Они необходимы для нормальной жизнедеятельности организма в очень малых количествах и включаются в обмен веществ как необходимые компоненты, выполняющие в большинстве случаев каталитические функции. Учение о гормонах создано и развито в трудах акад. Н. Г. Холодного. Наиболее изучены **ауксины**, получившие название гормонов роста. Они возникают преимущественно в конусах нарастания стеблей и корней, в зеленых листьях, в пыльниках и семяпочках и обычно оттекают в те органы, в которых интенсивно идут ростовые процессы, оказывая действие на рост клеток, деление их и на формирование органов.

Ауксины выделены из ряда растений. После изучения химического состава гормоны роста были синтезированы и названы гетероауксинами. Эти искусственные ростовые вещества довольно широко применяются в практике. В настоящее время синтезировано много различных ростовых веществ, которые применяются как стимуляторы роста для повыше-

ния семенной продуктивности, для укоренения черенков, в борьбе против опадания бутонов и плодов и пр. В больших концентрациях они действуют как яды и их называют гербицидами. Некоторые из них используются для уничтожения сорной растительности.

Три группы запасных веществ, вырабатываемых растительной клеткой. В процессе обмена веществ растение строит свое тело и, кроме того, накапливает в клетках различные продукты. Часть из них откладывается в виде оформленных включений, получивших название эргастических веществ, другие находятся в растворенном состоянии в клеточном соке. Из запасных веществ наибольшее значение имеют углеводы, жиры и белки. Первые две группы относятся к безазотистым соединениям, третья — к азотистым.

Углеводы — наиболее распространенные запасные вещества в растительных клетках. Различают три группы углеводов: моносахариды, дисахариды и полисахариды.

Простые углеводы — моносахариды с формулой $C_6H_{12}O_6$ находятся в сочных плодах винограда, яблони, груши, арбуза и т. д. К ним относятся глюкоза, или виноградный сахар, и фруктоза, или плодовый сахар. Огромное количество сахара добывается из сахарной свеклы и из стеблей сахарного тростника. Этот сахар, получивший название тростникового сахара, или сахарозы, является дисахаридом с формулой $C_{12}H_{22}O_{11}$. К дисахаридам относится также солодовый сахар, или мальтоза, легко образующийся из крахмала при действии фермента диастаза.

К сложным углеводам относятся полисахариды, имеющие общую формулу $(C_6H_{10}O_5)_n$. Наибольшее значение из них имеют крахмал, клетчатка и инулин. Крахмал образуется в процессе фотосинтеза и первоначально возникает в хлоропластах. Такой первичный крахмал получил название ассимиляционного. Из хлоропластов крахмал удаляется, превратившись в сахар, в другие части растения, где вновь превращается в крахмал, накапливающийся в бесцветных пластидах — лейкопластах. Такой вторичный крахмал называется запасным и представлен в виде зерен различной формы. Растение в больших количествах откладывает запасы крахмала в корневищах, клубнях и семенах. Очень богаты крахмалом клубни картофеля, зерновки ржи, пшеницы, кукурузы и т. д. Реактивами, содержащими йод, крахмал окрашивается в синий цвет. В холодной воде он нерастворим, при нагревании в воде крахмальные зерна набухают и превращаются в клейстер. При нагревании крахмала с кислотами и щелочами он осахаривается.

Величина зерен запасного крахмала варьирует в широких пределах. У риса она составляет 4,5—6 мк, у кукурузы 10—18 мк, в клубнях картофеля 70—100 мк. Величина крахмальных зерен имеет практическое значение в мукомольном деле, кондитерском, косметическом и пр. Хорошие сорта пудры требуют мельчайших крахмальных зерен, таких, например, как у риса. Форма крахмальных зерен разнообразна и специфична для того или иного вида растений (рис. 7). По сложению крахмальные зерна бывают простыми, сложными и полусложными. Чаще всего встречаются простые зерна, имеющие один центр наслоения крахмального вещества и возникшие по одному в строме пластиды. Если в одной пластиде развивается несколько крахмальных зерен и они входят в тесное соприкосновение друг с другом, образуется сложное крахмальное зерно, имеющее два или несколько центров наслоения, каждый из которых окружен обособленными слоями крахмального вещества. Если отдельные зернышки облекаются слоем крахмала, общим для всех них, крахмальное зерно становится полусложным. Простые зерна встречаются у пшеницы, ржи, кукурузы; сложные — у овса, гречихи. У картофеля имеются и простые, и сложные, и полусложные крахмальные зерна. Общей чертой строения крахмальных зерен является их слоистость, которая возникает от неравномерного притока и различного содержания

воды в исходном веществе в течение дня и ночи. Расположение крахмальных слоев может быть концентрическим, как у бобовых (*Leguminosae*) и злаковых (*Gramineae*), и эксцентрическим, как у картофеля (*Solanum tuberosum*). Характер слоистости зерна определяется положением формирующихся зерен в стромах пластиды.

К полисахаридам относится инулин ($(C_6H_{10}O_5)_n + H_2O$), встречающийся в больших количествах в качестве запасного питательного вещества, растворенного в клеточном соке, у видов сем. сложноцветных (*Compositae*). Много инулина, например, в корнях одуванчика (*Taraxacum*), георгины (*Dahlia*), цикория (*Cichorium*). Инулин в отличие от крахмала не окрашивается йодом в синий цвет. От прибавления спирта он выпадает в осадок, образуя сферокристаллы.

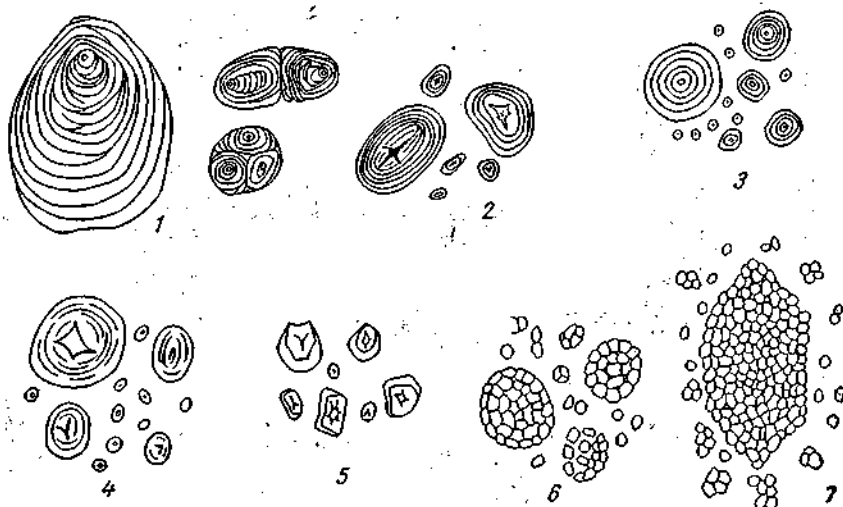


Рис. 7. Крахмальные зерна:

1 — картофель, 2 — горох, 3 — пшеница, 4 — рожь, 5 — кукуруза, 6 — овес, 7 — гречиха

Жиры представляют собой вторую группу важных запасных питательных веществ, скопляющихся у растений. По химическому составу они являются сложными эфирами — соединениями жирных кислот с глицерином. Состоят из тех же элементов, что и углеводы, они отличаются от них слабой окисленностью. Общая формула жирного масла может быть представлена в виде $C_nH_{2n}O_2$. Жиры не растворяются в воде, но хорошо растворимы в бензине и серном эфире. Окрашиваются в красный цвет раствором алканны. При действии кислот, щелочей и фермента **липазы** жир распадается на глицерин и жирные кислоты, которые, в свою очередь, претерпевают превращения вплоть до образования сахаров, после чего используются растением. Жиры образуются главным образом в семенах и плодах за счет углеводов, поступающих из листьев. Из запасных питательных веществ растений масла наиболее богаты энергией. Будучи жидкими, они легко заполняют свободные места внутри клетки, являясь наиболее компактными из запасных веществ. В связи с этим огромное большинство покрытосеменных растений (около 90% видов) имеют жиры в качестве запасного питательного материала. В семенах льна (*Linum usitatissimum*), мака (*Papaver somniferum*), подсолнечника (*Helianthus annuus*), клещевины (*Ricinus communis*) скопляются жидкие жиры. Твердые жиры встречаются у тропических растений (в семенах кокосовой пальмы — *Cocos nucifera*, шоколадного дерева — *Theobroma cacao*, мускатного ореха — *Myristica fragrans*). Жирные масла используются человеком не только в пищу, но находят широкое приме-

нение и в лакокрасочной промышленности, в мыловарении и в качестве смазочных материалов для авиационных и других двигателей.

Белки составляют третью главную группу запасных питательных веществ, вырабатываемых клеткой. Белковые вещества состоят по крайней мере из пяти элементов. Так же, как в углеводах и жирах, в них присутствуют углерод, водород и кислород, кроме того, азот и сера. Частица белка обладает очень сложным строением и заключает в себе большое количество атомов. Запасные белки следует отличать от конституционных (живых) белков, составляющих основу протопласта. Запасные белки содержатся в семенах и плодах растений, скопляясь в клетках в виде так называемых протеиновых, или алейроновых, зерен. Крупные алейроновые зерна встречаются в семенах, богатых маслом (клешевина), сравнительно мелкие — в крахмалистых семенах

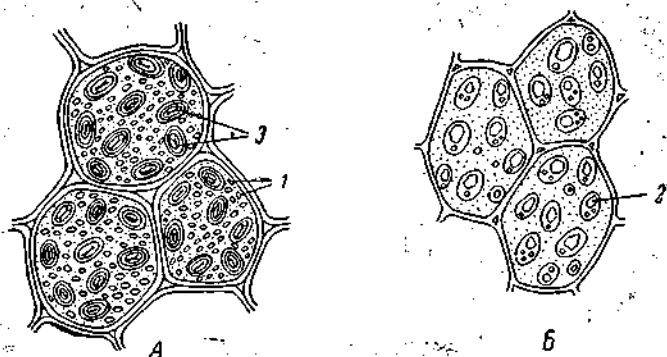
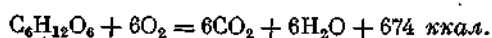


Рис. 8. Алейроновые зерна. А — клетки семядоли гороха; В — клетки эндосперма семени клещевины: 1 — простые алейроновые зерна, 2 — сложное алейроновое зерно, 3 — крахмальные зерна

злаковых и бобовых (рис. 8). Мелкие алейроновые зерна обычно состоят из аморфной массы белка и не содержат особых включений. В крупных алейроновых зернах может находиться выкристаллизованный белок, глобулы и реже кристаллы щавелевокислой извести. Г л о б у л ы — тельца округлой формы, включенные в белок, имеющие в составе кальция, магний, фосфорную кислоту. Алейроновые зерна можно рассматривать как отвердевшие белковые вакуоли, в которых первоначально содержался клеточный сок с растворенным в нем белком. Когда семя созревает, оно теряет много воды, и содержащийся в вакуолях белок выпадает в осадок. В семенах бобовых растений (горох — *Pisum*, фасоль — *Phaseolus*, соя — *Glycine* и др.) алейроновые зерна находятся в клетках вместе с крахмальными зернами. При окраске указанных клеток йодом крахмальные зерна становятся синими, а белковые — желтыми. В зерновках злаковых под семенными покровами находится алейроновый слой, который состоит из клеток, густо набитых мелкими зёрнами белка.

Дыхание. Продукты ассимиляции, в том числе запасы органических питательных веществ, расходуются в качестве строительного материала на образование новых клеток, тканей, органов. Но значительная доля органических веществ тратится в процессе дыхания — важнейшего источника энергии у всех организмов. Дыхание — одно из характерных неотъемлемых свойств организмов. Оно присуще органу, ткани, каждой клетке, которые дышат непрерывно на протяжении всей жизни. Этот процесс связан с поглощением тканью кислорода и выделением CO_2 . Газообмен ткани с окружающей атмосферой в этом случае по своему характеру прямо противоположен газообмену при фотосинтезе.

Процесс дыхания может быть выражен следующим уравнением:



Полное окисление одной граммолекулы гексозы в процессе дыхания сопровождается выделением энергии, соответствующей 674 ккал. Энергия дыхания используется в ходе различных процессов жизнедеятельности. Приведенное уравнение дыхания растений характеризует только баланс веществ при дыхании, но не дает никакого представления о тех многочисленных промежуточных ферментативных реакциях, которые участвуют в процессе дыхания. Детальное изучение биохимической природы и энзимотических механизмов, с которыми связан процесс дыхания, позволило убедиться не только в сложности этой функции, но и обратить внимание на огромное значение тех промежуточных продуктов, которые возникают в процессе преобразования органической молекулы в конечные продукты окисления углерода и водорода. Разрушение органических молекул (углеводов, белков, жиров и др.) в процессе дыхания проходит через длинную цепь сложных химических превращений, в результате которых образуются разнообразные соединения. Чем больше число промежуточных этапов, из которых состоит процесс дыхания, тем полнее используется высвобождающаяся в этом процессе энергия.

Процесс питания органическими веществами возможен только при условии переработки их организмом при помощи сложного комплекса ферментативных систем дыхания. Следовательно, фотосинтез (ассимиляция) и дыхание (диссимиляция) — две стороны одного противоречивого процесса обмена веществ и энергии.

Вакуоли и вещества клеточного сока. В процессе жизнедеятельности в цитоплазме клетки образуются вакуоли, заполненные клеточным соком. В молодой клетке вакуолей много, но они очень мелкие. В дальнейшем вакуоли, сливаясь, чаще всего образуют одну крупную центральную вакуоль, вокруг которой, занимая постоянное положение, расположена цитоплазма с другими органоидами — ядром, пластидами, хондриосомами и др. Клеточный сок представляет собой смесь различных веществ, растворенных в воде. Химический состав его сильно варьирует в зависимости от сорта и вида растений. Широко представлены в клеточном соке простые сахара — моносахариды и дисахариды. Встречаются и сложные сахара — полисахариды, образующиеся в клетке из простых сахаров с отщеплением молекул воды, как, например, инулин. Огромные количества сахара и продуктов, содержащих сахар, употребляемых человеком в пищу, добываются главным образом из клеточного сока растений.

Глюкозиды часто встречаются в клеточном соке различных растений. Они представляют собой соединения некоторых сахаров со спиртами, альдегидами и другими органическими веществами. В растительном мире они распространены меньше, чем сахара, однако число видов растений, содержащих глюкозиды, значительно. Значение глюкозидов выяснено недостаточно. Растения, содержащие глюкозиды, используются в некоторых отраслях промышленности и медицине. Большинство глюкозидов ядовиты и идут на приготовление лекарственных веществ. Важное значение в этом отношении имеют цветки ландыша (*Convallaria*), наперстянки (*Digitalis*), горичвета (*Adonis*) и др. Глюкозиды указанных растений оказывают действие на деятельность сердца. Интересна группа глюкозидов, получившая название сапонинов. Они способны при взбалтывании образовывать пену, которая в технике используется как заменитель мыла при очистке тканей. Богаты сапонином мыльнянка (*Saponaria officinalis*) и др. При разрушении некоторых глюкозидов образуются эфирные масла, придающие приятный запах растительным продуктам. К ним принадлежат ваниль, кофе, какао, чай и др. К широко-

распространенным гликозидам можно отнести амигдалин, содержащийся в семенах миндаля, косточках вишни, абрикоса, кумарин — в листьях донника (*Melilotus*), гесперидин — в плодах цитрусовых и др.

Дубильные вещества, или танниды, так же как и гликозиды, образуются из простых сахаров. Это сложные органические соединения вяжущего вкуса, широко распространенные в растительном мире. Они находятся в растворенном состоянии в клеточном соке и легко обнаруживаются при воздействии солями железа, окрашивающими их в темно-синий цвет. Дубильные вещества содержатся в различных частях растений: в коре дуба (*Quercus*) — 10—20%, в коре ивы (*Salix*) — 9—13%, в коре эвкалипта (*Eucalyptus*) — до 50%, в листьях чая (*Thea*) — 15—20%, листьях бадана (*Bergenia crassifolia*) — до 20%. Много дубильных веществ образуется в наростах на листьях, возникающих от укусов насекомых, — в так называемых галлах. Галлы дуба содержат до 75% дубильных веществ. В СССР дубильными растениями служат ива, дуб, лиственница (*Larix*), бадан, скумпия (*Cothinus cogiggria*) и др.

Значение дубильных веществ для растений выяснено недостаточно. Техническое значение их велико. Они используются в кожевенной промышленности для дубления кожи, которое основывается на способности дубильных веществ образовывать с белками нерастворимые осадки. Кожа в процессе дубления становится мягкой, неослизняющейся и не пропускающей воду. Дубильные вещества довольно широко применяются в медицине как вяжущее средство.

Клеточный сок многих растений богат органическими кислотами, где они находятся в свободном состоянии или в виде солей. Физиологическая роль кислот в жизни клетки разнообразна, но еще не до конца известна. Из кислот, наиболее часто встречающихся в растениях, следует отметить щавелевую, лимонную, яблочную и винную. В больших количествах щавелевая кислота находится в листьях щавеля (*Rumex*), ревеня (*Rheum tanguticum*), кислицы (*Oxalis acetosella*) и др. Яблочная кислота присутствует в яблоках, плодах рябины (*Sorbus*), малины (*Rubus*), в листьях табака (*Nicotiana rustica*) и т. д. Винная кислота встречается в плодах винограда (*Vitis*), помидора (*Lycopersicum esculentum*) и др. Лимонная кислота содержится в плодах лимона, смородины (*Ribes*), крыжовника (*Grossularia*), земляники (*Fragaria*) и др. Добывается лимонная кислота в значительных количествах из листьев табака. В клетке растения может содержаться несколько различных кислот. В процессе роста и во время созревания плодов состав и количество кислот резко меняются. В питании животных и человека органические кислоты играют большую роль.

Алкалоиды относятся к растворимым в воде органическим азотистым соединениям клеточного сока, они значительно распространены в природе и часто характерны для определенных семейств (кутровые — Ароуспасеае, пасленовые — Solanaceae, маковые — Papaveraceae, бобовые и др.) Физиологическое значение алкалоидов для растений недостаточно изучено. Некоторые ученые считают алкалоиды конечным продуктом обмена веществ (отбросом), другие допускают возможность использования растением алкалоидов в качестве пищи, стимулятора роста, защиты от микробов и животных и т. д. Несомненно, что алкалоиды играют для растений защитную роль, оберегая их от поедания птицами и животными. Образуются они во всех частях растений: в корнях, листьях и плодах белладонны (*Atropa belladonna*), в семенах дурмана (*Datura stramonium*), белены (*Hyoscyamus niger*), кофе (*Coffea*), какао (*Theobroma cacao*), в корнях хинного дерева (*Cinchona*), в клубнях картофеля и т. д. Алкалоиды бесцветны, горьки на вкус, многие из них являются сильнейшими ядами, обладающими свойством в малых дозах возбуждать, а в больших — парализовать нервную систему. В настоящее время известно свыше 550 алкалоидов. Они имеют огромное значение в медицине и используются в качестве различных лечебных препаратов. Всем известны такие алкалоиды, как хинин, кока-

ин, морфий, никотин и др. Алкалоиды обладают наркотическими свойствами и широко используются для курения, жевания. Применение опиума, табака для этих целей общеизвестно. Слабыми наркотиками являются чай, кофе, какао.

Пигменты встречаются в клеточном соке у многих растений. Необычайное разнообразие окраски цветков и плодов у растений связано чаще всего с пигментами клеточного сока. Их не следует смешивать с пигментами, окрашивающими пластиды (хлорофилл, каротин, ксантофилл). К пигментам клеточного сока относятся антоциан, антохлор и антофеин. Они растворимы в воде и имеют гликозидный характер. Среди них наиболее распространен антоциан. От него зависит цвет лепестков маков, красных роз, синих гиацинтов и васильков, окраска красных и лиловых плодов вишни, сливы, яблоки, винограда, красных кочанов капусты, свеклы столовой и т. д. Он встречается во всех органах растений. Различия в окраске частей растений — от черных до ярко-красных — зависят от реакции клеточного сока, природы самого организма и концентрации антоциана в клеточном соке. Окраска венчиков цветков может сильно меняться даже за короткие сроки. Например, бутоны медуницы (*Pulmonaria*) красные, а венчики у распустившихся цветков — частично синие.

Из желтых пигментов в клеточном соке встречаются антохлор. Он образуется преимущественно в лепестках цветков, реже в клетках плодов некоторых растений. Ярко-желтый цвет лепестков лядвенца (*Lotus corniculatus*), георгины, льнянки (*Linaria*), а также некоторых плодов цитрусовых обусловлен окраской клеточного сока антохлором. Антофеин — темно-красный пигмент, встречающийся в частях цветка русских бобов (*Vicia faba*, шпорника (*Delphinium*) и др. Физиологическое значение пигментов клеточного сока мало выяснено. Биологическая роль их в жизни растений заключается в том, что благодаря яркой окраске цветков и плодов привлекаются насекомые, способствующие опылению цветков и распространению семян. Есть также мнение, что антоциан обладает защитными свойствами от низких температур.

Минеральные соли в клеточном соке находятся в виде солей азотной (нитраты), фосфорной (фосфаты), соляной (хлориды) и других кислот. Нитратами богаты, например, сорные растения — крапива (*Urtica urens*), щирица (*Amaranthus retroflexus*), пастушья сумка (*Capsella bursa pastoris*), из культурных растений — подсолнечник, картофель, фасоль и др. Растворенные в воде фосфаты обычны для клеточного сока молодых частей растений. Значительные количества их находятся в черешках и пластинках листьев колючего каштана (*Aesculus hippocastanum*), лука (*Allium cepa*), чеснока (*Allium sativum*). Хлоридами (KCl и NaCl) богаты растения, произрастающие на солончаках и солонцах. Йод содержится в слоевищах некоторых бурых и реже красных водорослей.

Млечный сок. Многие растения сложноцветных, маковых, молочайных (Euphorbiaceae) и других семейств содержат клеточный сок, по цвету напоминающий молоко, получивший поэтому название млечного. Содержится он в особыхместилищах — млечных трубках. В млечном соке наряду с другими веществами может находиться в виде мелких частичек каучук или гутта, из которых получают резину или гуттаперчу. Естественный каучук, поступающий на мировой рынок, добывается из млечного сока дерева бразильской гевеи (*Hevea brasiliensis*, разводимой в Южной Азии). В СССР дико произрастают травянистые каучуконосы: одуванчик, кок-сагыз (*Taraxacum kok-saghyz*), крым-сагыз (*Taraxacum gymnanthum*), тау-сагыз (*Scorzonera tau-saghyz*). Гуттаперча добывается из дерева, произрастающего в тропических странах (*Palagium gutta*, у нас в стране — из коры корней бересклета бородавчатого (*Evonymus verrucosa*) и листьев эйкомии (*Eucomia ulmoides*).

Твердые отложения солей в клетках растений. Твердые отложения в виде кристаллов образуются в клетках очень многих растений. Наиболее

распространены кристаллы щавелевокислого кальция. Отсутствуют они лишь у некоторых водорослей и отдельных групп семенных растений. Возникают кристаллы в цитоплазме клетки, позднее попадая в вакуоль. Кристаллические отложения щавелевокислого кальция весьма разнообразны. Помимо одиночных кристаллов, имеющих форму призмы, хорошо наблюдающихся, например, в наружных листьях лука и чеснока, встречаются групповые кристаллы — **ра ф и д ы**. Это обычно целый пучок кристаллов с заостренными концами. Они встречаются у многих однодольных растений.

Часто образуются сростки из многочисленных кристаллов, получивших название **д р у з**, и реже сферокристаллы — шаровидные тела, состоящие из мелких игольчатых кристаллов, расположенных по радиусу

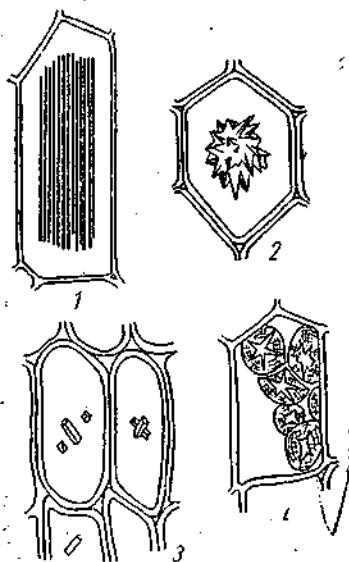


Рис. 9. Кристаллы:

1 — рафиды (традесканция),
2 — друза (щавель), 3 — одиночные кристаллы (лук), 4 — сферокристаллы инулина у герани

(рис. 9). Наконец, еще реже встречаются отложения в виде кристаллического песка, как например, в листьях табака. Кроме кристаллов щавелевокислого кальция, известны кристаллы других солей, но они встречаются сравнительно редко. В клетках немногих растений, например в листьях фикуса (*Ficus*), конопли (*Cannabis sativa*), оболочка клетки образует вдающиеся в полость клетки крупные выросты, пропитанные углекислой известью, называемые **д и с т о л и т а м и**.

Роль кристаллов состоит в том, что они нейтрализуют избыток органических кислот, отрицательно влияющий на растения. Есть также факты, устанавливающие возможность использования растениями кристаллов в процессе жизнедеятельности организма.

Антибиотиками называют жидкие или летучие вещества, вырабатываемые живыми клетками микроорганизмов в целях защиты. Такие вещества обладают способностью подавлять рост или убивать другие микробы. Антибиотики действуют избирательно, являясь губительными для одних и безвредными для других микробов. Эти вещества были выделены из не-

которых грибов и почвенных бактерий. Они получили широкое применение в медицине как средства в борьбе с инфекционными заболеваниями. Медицинские препараты — пенициллин, стрептомицин и ряд других — широко известны. Вещества, подобные антибиотикам, продуцируются и клетками цветковых растений. На их антибиотическое действие впервые указал русский биолог В. П. Токин и дал им название **ф и т о н ц и д о в**. Вещества, выделяемые клетками черемухи (*Padus racemosa*), томата, серебристого тополя (*Populus alba*), хрена (*Cochlearia armoracia*), редьки (*Raphanus*), горчицы (*Sinapis*) и особенно чеснока и лука, губительны для некоторых микроорганизмов.

Витамины. В обмене веществ важную роль играют витамины. Их можно охарактеризовать как низкомолекулярные органические соединения, являющиеся необходимой составной частью пищи. Эти вещества обеспечивают нормальное течение биохимических и физиологических процессов в организме. Они могут быть отнесены к группе биологических соединений, оказывающих свое действие на обмен веществ в ничтожных концентрациях. Отсутствие или недостаток витаминов в пище животных и человека вызывает различные болезни. В настоящее время известно около 20 различных витаминов. В подавляющем большинстве случаев установлена их химическая структура, что дало возможность организовать промышленное производство витаминов не только путем переработки продуктов,

в которых они содержатся в готовом виде, но и путем их синтеза. Витамины принято обозначать буквами латинского алфавита. Их делят на растворимые в жирах (А, Д, Е, К) и растворимые в воде (В₁, В₂, В₆, В₁₂, С, РР и др.). Каждый из них обладает специфическим действием. Витамин А возникает из пигмента каротина (провитамина А), находящегося в пластидах. Много провитамина А обнаружено в плодах даурского шиповника (*Rosa dahurica*) и рябины, в листьях крапивы, клевера (*Trifolium*), шпината (*Spinacia oleracea*) и др. Недостаток витамина А в организме животных и человека задерживает рост и вызывает заболевание глаз. Витамин группы В содержится в кожуре и зародышах семян злаков (рожь — *Secale*, пшеница — *Triticum*, ячмень — *Hordeum*), в пивных дрожжах и других продуктах. Отсутствие этого витамина вызывает поражение нервной системы. Витамин С представляет собой аскорбиновую кислоту. В растениях он регулирует процессы дыхания, человека предохраняет от заболевания цингой и кровоточивости. Много витамина С содержится в плодах шиповника (*Rosa rugosa*), смородины (*Ribes nigrum*), хвое сосны (*Pinus*) и ели (*Picea*), в помидорах, апельсинах, лимонах и т. д. Витамин Д содержится в дрожжах, растительных и животных жирах. Используется для лечения рахита у детей. Витамин Е оказывает влияние на процесс размножения. Он содержится в плодах томата, плодах цитрусовых и др. Есть растения, которые содержат не один, а ряд витаминов. Например, в листьях крапивы найдены витамины А, С, К, Р и др.

Растительная клетка как осмотически активная система. Жизнедеятельность организма, его органов и клеток возможна лишь при непрерывном обмене веществ. Клетка поглощает вещества из соседних клеток или внешней среды и одновременно выделяет продукты обмена. Способность цитоплазмы к непрерывному обмену с окружающей средой избирательна. Только определенные соединения, находящиеся вне клетки, проникают в нее или выделяются в окружающую среду. Способность относиться активно, избирательно к различным воздействиям со стороны факторов внешней среды — одно из специфических свойств живой материи.

Необходимые для клетки вещества поступают в нее из растворов. Известно, что частицы растворимого вещества стремятся равномерно распределиться в растворителе, обнаруживая явление диффузии. Передвижение частиц растворителя через полупроницаемую перепонку, легко пропускающую растворитель, но не пропускающую растворенные вещества, называется осмосом.

Частицы растворителя в присутствии полупроницаемой перепонки всегда передвигаются от раствора с меньшей концентрацией растворимых веществ в направлении раствора более концентрированного. Это объясняется тем, что частицы растворителя в разных растворах обладают различной кинетической энергией. Активность частиц растворителя тем выше, чем ниже в них концентрация растворенных веществ. Допустим, что какой-либо раствор находится в замкнутом сосуде, у которого стенки построены из полупроницаемой пленки; если его опустить в воду, в него будет поступать вода. Увеличивающийся в объеме растворитель начинает повышать гидростатическое давление. Наибольшее давление, которое способен преодолеть данный раствор, всасывая воду через полупроницаемую перепонку, является его осмотическим потенциалом, иначе осмотическим давлением. Величина последнего определяется концентрацией в растворе частиц растворенного вещества (или веществ). Чем выше концентрация раствора, тем выше осмотическое давление. Живая растительная клетка — активная осмотическая система, в которой роль полупроницаемой мембраны выполняет вся цитоплазма и в особенности ее пограничные слои — плазмалемма и тонопласт. Клеточный сок, представляя собой раствор разнообразных веществ (сахара, солей, кислот и т. п.), является осмотически деятельным раствором, способным притягивать воду.

Для поглощения воды растительной клеткой необходима более высокая концентрация растворенных веществ в клеточном соке по сравнению с внешним раствором. Обладая более высоким осмотическим давлением, клеточный сок притянет воду из внешнего раствора. В силу разности осмотического давления вода станет поступать через оболочку клетки в цитоплазму и вакуоль. Увеличиваясь в объеме, клеточный сок давит на цитоплазму, прижимая ее к оболочке клетки. Создается внутреннее давление на клеточную оболочку во всех направлениях. Поскольку оболочка упруга, она, в свою очередь, окажет давление на содержимое клетки. Чем больше будет возрастать давление в клетке по мере поступления воды, тем больше будет оказывать упругое сопротивление оболочка клетки. В конце концов оболочка клетки достигнет предела возможного растяжения, и клетка прекратит дальнейшее насыщение воды. Состояние напряжения оболочки живой клетки называется **тургором**. Давление, вызываемое напряженной оболочкой, называется **тургорным давлением**. Обезвоженная клетка, не имея тургорного давления оболочки, поглощает воду с большой силой, равной осмотическому давлению клеточного сока. По мере насыщения клетки водой начинает действовать противодействие оболочки (тургорное давление) и сила всасывания уменьшается. Сила, с которой клетка сосет, называется **сосущей силой**. Она выражается разностью между осмотическим давлением и тургорным давлением по формуле:

$$S = P - T,$$

где P — осмотическое давление, S — сосущая сила и T — тургорное давление. Если положить клетку в концентрированный раствор какого-либо вещества, концентрация которого больше, чем концентрация клеточного сока, вода из клетки будет выходить наружу, а вакуоль сильно уменьшится. В этом случае оболочка и весь протопласт начнут сжиматься. Цитоплазма, сжимаясь, будет отставать от стенок клетки и в конце концов

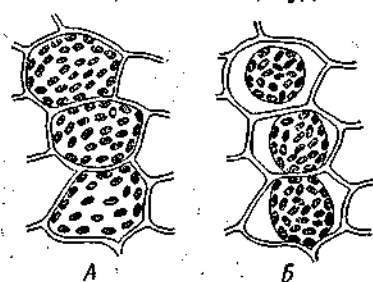


Рис. 10. Клетки листа мха мннум (*Mnium*). А — в состоянии тургора; Б — в состоянии плазмолиза

примет форму комочка внутри клетки (рис. 10). Сокращение цитоплазмы и отставание ее от оболочки носит название **плазмолиза**. Если перенести такую клетку в воду, она снова возвратится к нормальному тургорному состоянию.

Осмотическим свойствам клетки принадлежит важная и разносторонняя роль в жизнедеятельности растительного организма. С ними связаны функции поглощения растением воды и минеральных солей, в известной степени передвижение воды по растению и распределение ее между отдельными органами. Благодаря тургорному состоянию нежные, богатые водой ткани растений способны сохранять определенную форму, обладают упругостью и эластичностью.

Однако процесс поглощения и выделения воды клеткой нельзя рассматривать как чисто осмотический, без участия живой цитоплазмы. В этом процессе важная роль принадлежит набуханию биокolloидов. Таким образом, поглощение воды осуществляется за счет участия как сил осмотического давления, так и сил набухания биокolloидов. Наконец, с осмотическими условиями связано состояние ферментов в клетке, а следовательно, и интенсивность процессов обмена веществ.

Следует подчеркнуть, что проницаемость цитоплазмы — это активный физиологический процесс, который нельзя рассматривать как пассивное внедрение в клетку электролитов из окружающей среды. По отношению к различным веществам, поступающим в нее или выделяемым из нее,

цитоплазма обладает избирательной проницаемостью, что отражает характер реагирования организмов на условия существования.

Поступление в клетку воды и растворенных веществ. Поглощение воды растительными клетками связано с тремя процессами, из которых каждый может иметь преобладающее значение в зависимости от состояния цитоплазмы и внешних условий. В клетки, не имеющие крупных вакуолей, вода поступает только за счет набухания биокolloидов клеточных оболочек и цитоплазмы. Первые порции воды поглощаются ненабухшими коллоидами с огромной силой (до 1000 атм), но по мере набухания энергия поглощения воды быстро снижается. Подобные явления наблюдаются при всасывании воды клетками семян.

В клетках, имеющих вакуоли, заполненные клеточным соком, вода поглощается путем осмоса, рассмотренного выше. По мнению Д. А. Сабина, поглощение воды растительными клетками обуславливается не только действием осмотических, но и электроосмотических сил (электроосмос). Возникновение таких сил связано с разностью электрических потенциалов между внутренней и наружной пограничными поверхностями цитоплазмы. В возникающем электрическом поле происходит перемещение воды по направлению к вакуоле. Величина разности потенциалов зависит от интенсивности дыхания, чем и объясняется сильное влияние этого процесса на поступление воды у растений.

Сложнее обстоит дело с поступлением растворенных веществ в цитоплазму. Соли поступают в клетки не в виде молекул, а в виде ионов, которые легко проникают в цитоплазму сквозь ультрамикроскопические поры оболочки. Вхождение ионов солей в цитоплазму клетки управляется особыми законами. Поверхностный слой цитоплазмы — плазмалемма — представляет собой тончайшую пленку, обладающую различными физиологическими свойствами на внутренней и внешней сторонах. Поглощение растворенных веществ цитоплазмой связано с адсорбцией ионов коллоидами цитоплазмы, обусловленной электростатическими силами притяжения. Адсорбируемые цитоплазмой ионы передаются мезоплазме и затем через тонопласт в вакуоль. Адсорбция носит обменный характер. Катионы и анионы наружного раствора обмениваются на образующиеся при дыхании мезоплазмы живой клетки ионы угольной кислоты. Ионы же угольной кислоты становятся на место катионов и анионов поступающих веществ, а затем вытесняются новыми ионами, адсорбируемыми плазмалеммой из окружающей среды. В плазмалемме, следовательно, происходит адсорбция и постоянное движение ионов веществ в двух направлениях. В основе проникновения веществ в клетку лежит не пассивная проницаемость цитоплазмы, а активный физиологический процесс, связанный с дыханием клетки.

Клеточная оболочка. Растительная клетка покрыта твердой оболочкой. Только у некоторых низших и у половых клеток высших растений оболочка отсутствует. Выделяется она на поверхности цитоплазмы как продукт ее жизнедеятельности, являясь, таким образом, неживой структурной частью клетки. Каждая клетка после образования сначала покрывается очень тонкой, на вид прозрачной и бесструктурной пленкой, которая затем претерпевает различные изменения. Клетки в тканях соединены между собой межклеточным веществом. Если растворить межклеточное вещество, состоящее из пектиновых веществ, в хромовой кислоте или в смеси Шульца (азотная кислота и бертолетова соль), произойдет разъединение клеток, или мацерация.

Клеточная оболочка сложно устроена и состоит из нескольких компонентов. В основной своей массе оболочка состоит из целлюлозы, или клетчатки. Клетчатка принадлежит к углеводам — полисахаридам с общей формулой $(C_6H_{10}O_5)_n$. Имея такую же формулу, как и крахмал, молекула клетчатки больше и сложнее, чем у последнего. Клетчатка — вещество тонкокристаллической структуры, у которого молеку-

лы в виде цепочек сгруппированы в пучки (мицеллы), в свою очередь группирующиеся в более крупные структурные части — фибриллы. Клетчатка — химически очень стойкое вещество — растворяется только в крепких кислотах (серной, хромовой) и в аммиачном растворе окиси меди (реактив Швейцера). При обработке клетчатки серной кислотой происходит расщепление ее молекулы с образованием более простых углеводов: амилоидов, декстринов, сахаров. Амилоид — это вещество промежуточное между клетчаткой и крахмалом. Он подобен клейстеру и окрашивается йодом так же, как и крахмал, в синий цвет. Клетчатка йодом не окрашивается, но, обработанная предварительно серной кислотой, окрашивается так же, как и амилоид, йодом. Серную кислоту можно заменить хлористым цинком. Реактивом на клетчатку служит хлор-цинк-йод, окрашивающий ее в сине-фиолетовый цвет. Нередко в состав клеточной оболочки входит вещество, получившее название **п о л у к л е т ч а т к и**, или **г е м и ц е л л ю л о з ы**. По своему строению она напоминает клетчатку, но менее стойка и легко превращается в сахара. Гемиллюлоза используется в качестве запасного вещества, в то время как клетчатка служит строительным материалом и в обмене веществ обычно не участвует. Питательность клетчатки невысока, переваривается она в незначительном количестве, причем жвачными больше, чем другими животными. Оболочка хорошо защищает нежный протопласт. Она обладает исключительной прочностью и в то же время большой пластичностью, способна растягиваться в различных направлениях и утолщаться. Вместе с увеличением объема клетки растет и оболочка клетки, вначале оставаясь тонкостенной, а затем утолщаясь. Рост оболочки совершается двумя способами. Один из них получил название **и н т у с с у с ц е п ц и и** и заключается во внедрении частиц вещества, выделяемого цитоплазмой, между старыми мицеллами клетчатки. Вторым заключается в наложении новых слоев клетчатки на старые и называется **а п п о з и ц и е й**. Путем интуссусцепции оболочки главным образом растягиваются, путем аппозиции — растут в толщину. Утолщение оболочек может быть внутренним и внешним. Чаще всего происходит утолщение в направлении от периферии к центру, т. е. внутрь клетки. Примером наружного утолщения клеточной оболочки могут служить пыльцевые зерна и одноклеточные организмы. Внутренние утолщения оболочки могут быть различными в связи с функциями, выполняемыми клетками. При достаточно равномерном утолщении различаются три слоя оболочки: первичная, вторичная и третичная. Первичная оболочка возникает после деления клеток. Это самый наружный тонкий слой. За ним следует слой вторичной оболочки и, наконец, самым молодым внутренним слоем является третичная оболочка. Из указанных слоев наиболее массивна вторичная оболочка. Так как утолщение оболочки совершается путем наложения одного слоя на другой, на поперечных срезах можно видеть слоистость клеточных оболочек. Например, в клеточных стенках кожицы семян крестоцветных можно насчитать несколько десятков слоев, одни из которых богаты целлюлозой, другие — полуклетчаткой и пектиновыми веществами. Богаты пектиновыми веществами мясистые клубни и корни (свекла — *Beta vulgaris*, морковь — *Daucus carota*), сочные плоды яблок, слив и т. д. Кроме слоистости, в волокнах различных растений можно видеть ясно наблюдающуюся при больших увеличениях микроскопа полосатость клеточных стенок, объясняемую построением каждого слоя оболочки из спирально и параллельно расположенных фибрилл целлюлозы, связанных межфибриллярным веществом. Такое структурное строение обеспечивает оболочкам прочность, упругость и эластичность.

Характерной особенностью строения клеточной оболочки является то, что вторичная оболочка отлагается не сплошным равномерным слоем, а прерывистым. В многочисленных местах тонкая первичная оболочка, на которую наслаивается вторичная, остается без утолщения. Таким обра-

зом, в оболочке клеток создается поровый канал, закрытый снаружи клетки тонкой пленкой первичной оболочки, называемый порой. Поры двух соседних клеток располагаются одна против другой. Благодаря им, несмотря на утолщение оболочки, осуществляется физиологическая связь между клетками (рис. 11). Поры бывают простые и сложные, или окаймленные. Последние образуются в толстостенных одревесневших клетках

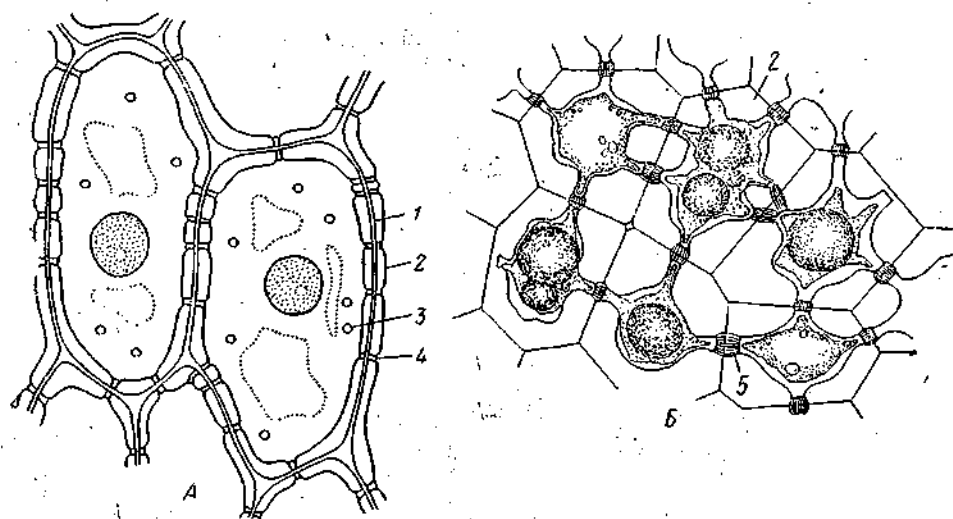


Рис. 11. Клеточная оболочка. А — клетки кожицы листа аспидистры (*Aspidistra*)
Б — поперечный срез семени пальмы:

1 — срединная пластинка (две первичные оболочки и пектиновая прослойка между ними), 2 — вторичная оболочка, 3 — простая пора (вид сверху), 4 — простая пора (вид сбоку), 5 — плазмодесмы

ксилемы, обеспечивая боковую связь между ними. Окаймленные поры отличаются от простых тем, что у них поровый канал не цилиндрической формы, как это имеет место у простой поры, а расширяется в направлении к замыкающей пленке поры. Поровые каналы двух смежных клеток составляют шаровидную полость, пересеченную срединной пластинкой (рис. 12). У многих хвойных растений срединная пластинка образует особое утолщение округлой формы, называемое торусом, выполняющее роль двустороннего клапана. При нормальном состоянии две соседние толстостенные клетки сообщаются через поровые каналы сквозь легкопроницаемую первичную оболочку. При большой разности давления в двух смежных клетках торус прижимается к узкой части порового канала и закупоривает канал поры, ослабляя или прекращая диффузию. При достаточной проницаемости первичной оболочки, разделяющей две соседние клетки, между ними осуществляется обмен газами, водой и различными растворенными веществами. Кроме того, живые клетки связываются в единый комплекс сложного организма при помощи тончайших нитей цитоплазмы, получивших название плазмодесм (см. рис. 11). Обычно через мельчайшие отверстия в

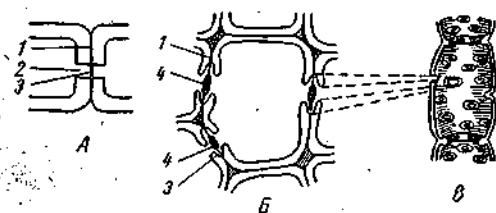


Рис. 12. Строение пор в клеточной оболочке (схематизировано). А — простая пора; Б — окаймленные поры на поперечном разрезе трахеиды; Б' — вид поры в плане на стенке трахеиды:

1 — срединная пластинка, 2 — поровый канал, 3 — замыкающая пленка поры, 4 — торус

пленках, замыкающих поры, тянутся нити от протопласта к протопласту, осуществляя единство организма и его реакции на условия внешней среды.

Клеточная оболочка является сырьем для добычи клетчатки (целлюлозы); из которой готовят писчую бумагу, искусственный шелк, кинопленку, целлофан, пластические массы и т. д. Важное значение имеют волокна растений, используемые в текстильной промышленности, — хлопчатник (*Gossypium*), конопля, лен и др.

Изменение состава и строения клеточных оболочек. Молодые клетки растений, расположенные в точках роста, имеют целлюлозную оболочку. Позднее клетки дифференцируются, приспосабливаясь к выполнению определенных функций. В зависимости от характера функций и местоположения клеток в организме в них происходят изменения и, в частности, изменения в составе и строении клеточных оболочек. **Одревеснение** — одно из распространенных изменений состава клеточной оболочки. Заключается оно в том, что оболочка, состоящая из клетчатки, пропитывается **лигнином**. Это вещество, образованное протопластом, заполняет промежутки между мицеллярными рядами целлюлозы, не вступая с ней в химическое соединение. Есть указания на то, что в клеточных оболочках лигнин связан с пектиновыми веществами. Одревесневшую оболочку можно сравнить с железобетоном, в котором мицеллярная сетка целлюлозы выполняет роль железной арматуры, а лигнин — бетонной массы.

Лигнин (лат. *lignum* — древесина) состоит из углерода, водорода и кислорода. По сравнению с клетчаткой он богаче углеродом и беднее кислородом, поэтому при горении дает больше тепла. Не одревесневают только клетки у низших и мохообразных растений. Сильное одревеснение стенок клеток наблюдается у деревьев и кустарников. Древесина хвойных содержит лигнина до 30%, а древесина лиственных — до 27%. Одревеснение понижает пластичность клеточных оболочек, но повышает при этом их прочность и стойкость. Одревесневшая клеточная оболочка окрашивается серноокислым анилином в желтый цвет и флороглюцином с соляной кислотой — в розовый.

Для защиты растений от потери воды живой протопласт клетки вырабатывает особые вещества, при помощи которых происходит опробковение и кутинизация клеточных оболочек. Эти высокомолекулярные вещества, близкие по своему химическому строению к жирам, получили название **суберина** и **кутина**. Они стойки к гниению и не растворяются даже в серной кислоте. Важным свойством этих веществ является их трудная проницаемость для воды и газов. Окрашиваются они теми же красителями, что и жиры. Вытяжка из корней алкама и судан III окрашивают их в красный цвет. Клеточные оболочки, содержащие суберин, называются опробковевшими, а клетки с такими оболочками образуют пробку. Она состоит из мертвых клеток и располагается обычно на периферии органа. Например, у пробкового дуба (*Quercus suber*) на периферии ствола и ветвей развиваются мощные слои пробки, используемые в промышленности.

Кутинизация — процесс выделения кутина на внешнюю стенку клетки; при этом создается тончайшая пленка, получившая название **кутикулы**. Кутикулой покрыты листья и вообще все молодые надземные органы растений. Слой кутикулы не сплошной: он пронизан тончайшими поперечными канальцами — **эктодезмами**, позволяющими клеткам кожицы листьев и стеблей всасывать растворы минеральных солей при подкормках. Кроме пленки кутикулы, у некоторых растений можно наблюдать в наружных стенках клеток кутикулярные слои, в которых суберин отложился в целлюлозной основе.

В оболочках растительных клеток в большем или меньшем количестве могут накапливаться **минеральные вещества**, главным образом кремнезем (SiO_2) и углекислый кальций (CaCO_3). Эти вещества отлагаются в толще оболочки или на ее поверхности, а иногда в выростах

клеточных стенок. Это явление характерно для поверхностных покровных клеток растений. Кремнеземом богата солома злаковых, стебли и листья хвойей, осоковых и т. д.

Ослизнение клеточных оболочек — процесс, связанный с химическими превращениями материалов клеточных оболочек и с образованием ряда высокомолекулярных углеводов. При этом образуются камеди и слизи, сильно набухающие в воде и переходящие в тягуче-жидкое состояние. Вещества, способные ослизниться, отлагаются в оболочках клеток и на поверхности клеточных стенок. Если семена льна положить в воду, то скоро вокруг каждого семени обнаружится сравнительно толстая пленка слизи.

Биологическое значение ослизнения семян заключается в том, что слизи, покрывая семена, приклеивает их к частицам почвы и способствует освобождению из семенных покровов молодого проростка. Слизь хорошо впитывают воду и удерживают ее, что очень важно в период прорастания семян. Ослизненные вещества, отложенные в оболочках, могут также служить в качестве запасных питательных веществ. У некоторых растений ослизнение можно рассматривать как патологический процесс, наступающий при поранениях. Стенки и содержимое клеток при этом превращаются в камедь, вытекающую на поверхность органа. Камедетечение, или гуммоз, наблюдается у вишни, сливы, миндаля (*Amygdalus*), у многих акаций (*Acacia*), астрагала (*Astragalus*) и т. д. Хорошо известен вишневый «клей», вытекающий из пораненных ветвей вишни, застывшие капли камеди на поверхности поврежденных плодов сливы.

Деление клетки. Одной из основных приспособительных особенностей зеленых растений является огромная поверхность соприкосновения поглощающих органов с источником питания. Это ставит живой организм в тесную связь со средой — очень подвижной и изменчивой. При росте клеток их поверхность увеличивается непропорционально объему. Возникают затруднения в обмене веществ. Нарастают противоречия, разрешением которых является резкая перестройка клеткой своих внутренних процессов. Из одного состояния она переходит в другое путем образования из одной клетки двух дочерних. Деление клетки, таким образом, — один из закономерных этапов ее развития.

В растительном мире встречается два типа деления клетки: простое, или прямое, деление, получившее название амитоза, и сложное, или кариокинетическое, деление. В свою очередь, сложное деление бывает также двух видов. Деление клеток точки роста или какой-либо образовательной ткани, приводящее к увеличению числа клеток в организме, называют каркинезом, или митозом. Деление же клеток в органах цветка, ведущее к образованию специальных половых клеток, получило название редукционного деления, или мейоза. Во всех случаях делению клетки предшествует деление ядра. Только после его разделения делится цитоплазма с включенными в ней пластидами и хондриосомами, после чего в клетке появляется перегородка, разделяющая материнскую клетку на две дочерние.

А м и т о з. Во время прямого простого деления при помощи перетяжек происходит последовательное разделение надвое ядрышка, затем ядра и наконец всего клеточного тела. Из одной клетки образуются таким образом две дочерние. Считалось, что амитотическое деление встречается только у низших организмов. Исследования советских ученых показали довольно широкое распространение амитоза и у высших растений.

К а р и о к и н е т и ч е с к о е, или м и т о т и ч е с к о е, деление клеток (митоз) сопровождается сложной перестройкой ядра и клетки в целом. В основе процесса лежит расслоение двух коллоидов в гетерогенной массе ядра, представляющей сложную коллоидную систему. Хроматин с нуклеиновыми кислотами отмежевывается из дисперсной фазы в виде оформленных коагулятов, из которых позднее формируются хромосомы. Кариолимфа, представляющая собой коллоидный раствор бел-

ков ненуклеопротеидной природы, остается в прежнем дисперсном состоянии и сливается с окружающей цитоплазмой, образуя смешанную плазму, называемую миксоплазмой. Процесс митотического деления принято расчленять на фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Одна фаза переходит в другую, и резкой границы между ними нет. Период между делениями ядра называют интеркинетической фазой. Процесс протекает следующим образом. **Профаза** начинается с того, что в однородной массе ядра возникает зернистость. Число зернышек увеличивается, и они становятся крупнее. Затем зернышки, сливаясь между собой, образуют глыбки, которые располагаются четкообразно и позже приобретают ровные контуры. Формируются хромосомы, беспорядочно расположенные в плоскости ядра. К концу профазы ядрышки обычно исчезают, хромосомы

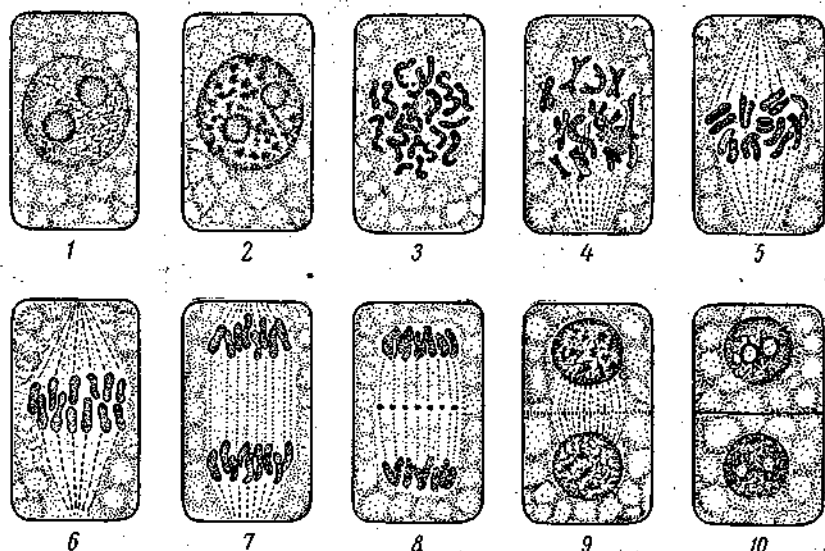


Рис. 13. Схема кариокинетического деления ядра (митоз):
1 — интеркинетическое ядро, 2—3 — профазы, 4—5 — метафаза (продольное расщепление хромосом), 6—7 — анафаза, 8—9 — телофаза, 10 — деление клетки

продольно расщепляются на две половинки и остаются сближенными. В цитоплазме появляются полярные колначки из ахроматиновых нитей, примыкающих к ядру (рис. 13). Сами нити образуют подобие веретена. **Метафаза** характеризуется исчезновением ядерной оболочки и ядра и расположением расщепляющихся вдоль хромосом на экваторе клетки, которые образуют ядерную пластинку. Ахроматиновые нити веретена приходят в соприкосновение с хромосомами. При рассмотрении ядерной пластинки сверху (со стороны полюса веретена) хорошо видны хромосомы, их число, форма и продольное расщепление (см. рис. 13).

Анафаза. Хромосомы после расщепления расходятся к полюсам. От каждой хромосомы одна половина уходит к одному, другая к другому полюсу. Считается, что нити веретена, идущие от полюса к хромосомам и прикрепленные к ним, сокращаясь, оттягивают половинки хромосом к полюсам (см. рис. 13).

Телофаза. В телофазе идет процесс, обратный тому, который наблюдается в профазе. Хромосомы сближаются и распадаются на отдельные зернышки. Наконец, зернистость исчезает, и новые ядра приобретают гомогенную структуру и ядерную оболочку. В них возникает ядрышко. В то же время происходит разделение цитоплазмы и материнской клетки пополам — цитокинез. В экваториальной плоскости, в центре, на ахроматиновых нитях появляются узелки из клетчатки, которые, разрастаясь

в обе стороны, соединяются в поперечную перегородку, разделяющую клетку на две дочерние. Возникает срединная пластинка, состоящая из первичной оболочки каждой дочерней клетки и соединяющего их межклеточного вещества (см. рис. 13).

В результате деления две новые клетки получили столько же хромосом, сколько их было у материнской клетки. Нормальное для данного вида число хромосом называется диплоидным и обозначается значком $2x$.

Мейоз, или редукционное деление. Кроме сложного кариокинетического деления ядра (митоза), существует второй тип сложного деления, получивший название мейоза, или редукционного деления. Такое деление предшествует половому процессу и совершается только в клетках особой ткани, подготавливающей половые элементы. У цветковых растений мейоз происходит в пыльниках и семязачке. Процесс деления сходен с митозом, но отличается от него по существу и в деталях. Сходство заключается в том, что редукционное деление, так же как и митоз, протекает в четыре фазы: профазы, метафазы, анафазы и телофазы. Сохраняется та же картина: распадается коллоидная система, концентрируется хроматин, постепенно образуются хромосомы. Принципиальная же разница заключается в том, что при митозе хромосомы расщепляются пополам и половинками расходятся к полюсам, вследствие чего каждая новая клетка получает то же диплоидное число хромосом, какое было в исходной клетке. При редукционном же делении хромосомы не расщепляются пополам, а после расположения их парами в ядерную пластинку (метафаза) расходятся к полюсам клетки по одной от каждой пары. В результате в новые клетки поступает половинное, или гаплоидное (x), число хромосом по сравнению с исходной клеткой. Весь процесс мейоза складывается из двух делений, быстро следующих одно за другим. Первое называется гетеротипным, второе — гомеотипным. Первое деление заканчивается образованием двух новых ядер и клеток с уменьшенным вдвое числом хромосом. Второе деление происходит как обычный митоз.

Таким образом, весь процесс сводится к формированию из одной диплоидной клетки четырех гаплоидных. Это и есть половые клетки, необходимые для полового процесса (рис. 14). В результате полового процесса при слиянии двух половых клеток образуется новая клетка снова с диплоидным числом хромосом.

Количество хромосом, обнаруживающихся при делении ядер у разных видов растений, может сильно отличаться (от 2 до 144). Но у одного и того же вида при делении клеток в теле растения это число, как правило, является постоянным и, следовательно, для данного вида характерным. Таким образом, каждому ядру свойственна способность образовывать определенное число хромосом. Так, например, у мягкой пшеницы — 42 хромосомы, у твердой — 28, у кукурузы — 20, у человека — 48 и т. д.

В открытии и описании важнейшего процесса в жизни растений — деления ядра — русской науке принадлежит большое место. Митотическое деление ядра открыто в 1874 г. профессором Московского университета И. Д. Чистяковым. Редукционное деление клеток впервые описано в 1892—1894 гг. профессором В. И. Беляевым.

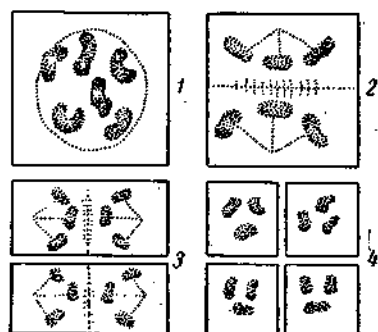


Рис. 14. Схема редукционного деления ядра (мейоз):

1 — материнская клетка с обозначенными шестью хромосомами ($2x$), 2 — первое деление на две гаплоидные клетки (x), 3 — второе деление дочерних клеток без редукции хромосом, 4 — четыре половые клетки (тетрады) с гаплоидным (x) числом хромосом.

ТКАНИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

После одноклеточных растений в процессе исторического развития появились многоклеточные организмы. В них началась дифференциация клеток и частей растения, что привело к образованию тканей и органов.

Ткань — это в первую очередь комплекс схожих и связанных между собой клеток. В основе научной классификации тканей лежат: во-первых, функция, выполняемая тканью, во-вторых, ее структурно-морфологические признаки и, в-третьих, ее происхождение. Тканью называется совокупность клеток, сходных по происхождению, строению и функции.

По форме клеток различают паренхимные и прозенхимные ткани. Паренхимные ткани построены чаще всего из клеток округлой формы. Прозенхимные ткани состоят из вытянутых, часто заостренных на концах клеток. При плотной, сомкнутости клеток между собой ткань называется плотной. При развитии между клетками пространств — межклетников — ее называют рыхлой. В зависимости от наличия или отсутствия живого содержимого в клетках ткани бывают живыми и мертвыми, а в зависимости от степени утолщения оболочек — толстостенными или тонкостенными.

Ткани, не подвергающиеся дальнейшим резким изменениям, называют постоянными в отличие от молодых тканей, называемых эмбриональными, у которых клетки способны к делению и дальнейшим превращениям.

По происхождению ткани принято разделять на первичные и вторичные. Первичные ткани образуются в точках роста органов растений, а вторичные возникают из клеток, закончивших свое формирование. Указанное выше деление имеет значение при описании и характеристике той или иной ткани.

Современная анатомо-физиологическая классификация выделяет следующие типы тканей: образовательная, покровная, механическая, основная, проводящая и выделительная.

Образовательные ткани. Функцией этих тканей является образование путем деления новых клеток. Образовательные ткани дают начало всем остальным тканям растений. Их еще называют *меристемами*. Они состоят из довольно мелких живых клеток с крупными ядрами. По форме ее клетки чаще всего паренхимные, тонкостенные, без заметных вакуолей и межклетников. У некоторых меристем клетки бывают прозенхимной формы. По положению образовательных тканей в органах растения меристемы разделяются на верхушечные (апикальные), вставочные (интеркалярные) и боковые (латеральные).

Верхушечные меристемы расположены на верхушке стеблей и корней в так называемых точках роста. Благодаря им обеспечивается рост органа в длину. Самая верхушечная клетка точки роста называется инициальной (лат. *initio* — начало). Она может быть одна, как, например, у папоротников, мхов, хвощей, или их может быть несколько, как у многих семенных растений. Постоянно делясь, инициальные клетки производят дочерние клетки, в свою очередь, способные к делению. Масса таких клеток на верхушках побегов и кончиках корней и есть точка роста, а ткань, из которой состоят самые молодые кончики стеблей и корней, называют промеристемой. Эта верхушечная ткань представлена самыми молодыми клетками. Чем ниже по стеблю или выше по корню, тем старше возраст клеток. Более старые клетки, удаленные от инициальных клеток, постепенно изменяясь, теряют способность к делению и превращаются в постоянные ткани. Процесс этот совершается не сразу. В промеристеме на небольшом расстоянии от инициальной клетки происходит дифференциация, приводящая к образованию трех верхушечных первичных меристем. Наружный слой клеток образовательной ткани получил название *дерматогена*. Следующий за дерматогеном (в направлении к центру) слой паренхимных клеток называют *перилеммой* и центральную часть, состоящую из вытянутых клеток, — *плеромой*.

Несколько позже дерматоген дифференцируется, теряет способность к делению и превращается в постоянную покровную ткань. То же происходит и с перилеммой, превращающейся в ткани первичной коры. Плерома при дальнейшем развитии дает начало центральному цилиндру осевого органа. Причем часть клеток плеромы превращается в постоянные ткани, а часть, дифференцируясь, сохраняет способность к дальнейшему делению. Это очень важная образовательная ткань, получившая название *прокамбия*. Прокамбий возникает в плероме в виде отдельных пучков клеток или в виде замкнутого сплошного кольца. Клетки его прозенхимной формы с заостренными концами. Большинство этих клеток делится в продольном направлении. Из прокамбиальных клеток в дальнейшем формируется проводящая система растений.

Прокамбиальные пучки дифференцируются, например у однодольных растений, полностью в тяжи постоянных тканей. У двудольных и голосеменных часть прокамбия в виде узкой полоски клеток по середине пучка или по середине толщи кольца (на поперечном срезе) сохраняет меристематический характер и дает начало постоянно действующей меристеме — *камбию*. Все перечисленные меристемы, кроме камбия, относятся к верхушечным образовательным тканям (рис. 15).

В последнее время, особенно для стебля, принимается разделение конуса нарастания не на три меристемы (дерматоген, перилема, плерома), а на две. Периферическая часть, охватывающая плотным слоем срединную часть, получила название *туники*, а срединная — *корпуса*. Туника в дальнейшем формирует первичную кору, корпус — центральный цилиндр осевого органа. Та и другая зоны отличаются способом деления своих клеток. В тунике происходит антиклинальное деление, обеспечивающее поверхностный рост, в корпусе клетки делятся по различным направлениям (периклинально), увеличивая объем.

Вставочные, или интеркалярные, меристемы располагаются между постоянными тканями, находясь у основания междоузлий многих злаковых растений. Деятельность этих меристем обуславливает рост органа в длину. **Боковые, или латеральные, меристемы** располагаются обычно сбоку оформившегося органа. За счет постоянного деления клеток такой меристемы осуществляется рост стебля и корня в толщину. К этим тканям нужно, в первую очередь, отнести камбий.

По своему происхождению меристемы делят на первичные и вторичные. К первичным меристемам относят все меристемы точек роста органов. Вторичные меристемы возникают или из первичной меристемы, или из постоянной ткани, которая в связи с условиями среды и необходимостью усиления каких-либо функций приобретает способность к делению своих кле-

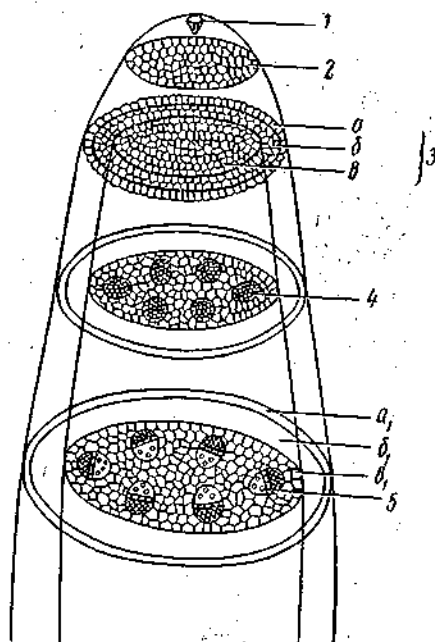


Рис. 15. Образовательная ткань (схема)
1 — инициальная клетка, 2 — промеристема, 3 — меристема, 4 — прокамбий, 5 — камбий:

а — дерматоген, б — перилема, в — плерома, а₁ — эпидермис, б₁ — первичная кора, в — центральный цилиндр

ток. Так возникают вторичные меристемы — пробковый камбий и межпучковый камбий. К вторичным меристемам относят также камбий, получивший свое начало от прокамбия.

Покровные ткани. Как показывает само их название, они покрывают органы растения. Функция покровных тканей различна. Чаще всего эта ткань защищает тело растений от вредных воздействий окружающей среды: резких температурных колебаний, потери воды, от механических повреждений, инфекций и т. п. По своему происхождению покровные ткани могут быть первичными и вторичными. К первичным относится кожа, или эпидермис, ко вторичным — перидерма и корка.

Эпидермис — первичная покровная ткань, образуемая меристемой точки роста — дерматогеном (туникой). Им покрыты обычно все молодые надземные органы растений. У однолетних растений он сохраняется до

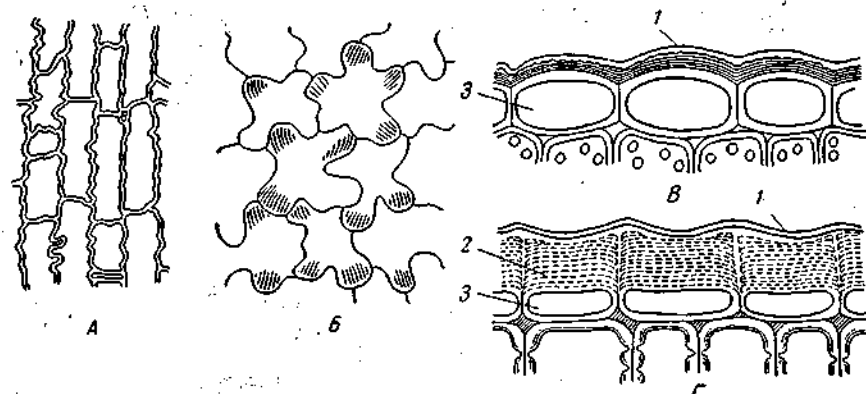


Рис. 16. Эпидермис. А — лист кукурузы — *Zea mays* (вид сверху); Б — лист бука — *Fagus* (вид сверху); В — лист гвоздики — *Dianthus* (поперечный срез); Г — стебель клейины (*Kleinhovia*) (поперечный срез);

1 — кутикула, 2 — опробковевшая наружная стенка клетки, 3 — полость клетки

конца жизни органа, у многолетних эпидермис уже к концу первого года жизни заменяется вторичной покровной тканью.

Эпидермис состоит из живых клеток, имеющих постоянное расположение цитоплазмы, ядро и крупные вакуоли. Из пластид чаще всего встречаются лейкопласты, хотя имеется немало растений, у которых клетки эпидермиса содержат хлорофилловые зерна. Клетки эпидермиса плотно сомкнуты, не образуют межклетников и при взгляде на них сверху имеют более или менее извилистые очертания или даже (у злаков) по краю зубчатые швы, что увеличивает прочность их соединения. На поперечном разрезе органа клетки кожицы обычно четырехугольной формы, причем наружные и внутренние стенки их несколько выпуклы. Стенки клеток эпидермиса неравномерно утолщены. Наиболее толстой у них бывает наружная стенка (рис. 16). Сверху эпидермис покрыт особой сплошной пленкой, получившей название **кутикулы**. Цитоплазма в процессе жизнедеятельности выделяет через оболочку на ее поверхность кутин, затвердевающий в пленку. Кутин обладает свойством пробки и почти не пропускает воду и газы, защищая растение от потери воды. Иногда у растений засушливых областей кутин, пропитывающий наружные стенки эпидермиса, формирует кутикулярные слои. Степень кутинизации и толщина оболочки, а также пленки кутикулы зависят главным образом от тех условий, в которых растет тот или иной вид растения. Нередки случаи, когда у эпидермиса растений сухих пустынных районов наружная стенка клеток толще полости самой клетки (см. рис. 16). Часто кутикула сверху еще покрывается воском в виде мелких зерен или в виде палочек, располагающих-

ся вертикально на листовой пластинке. Восковой налет, как и кутикула, снижает испарение воды органом.

Защита растения от испарения воды еще усиливается образованием волосков — особых выростов клеток эпидермиса. Они, в первую очередь, защищают растения от влияния резких смен температур и перегрева. Волоски различны по своему строению и форме, но типичны для того или иного вида растений. Они бывают простыми и сложными. У простых волосков клетки мертвые, в них нет протопласта, и они заполнены водой или

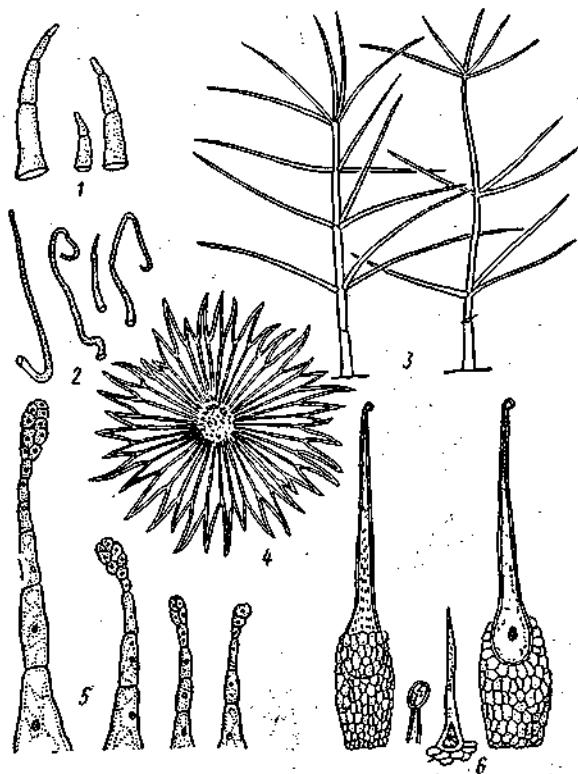


Рис. 17. Типы мертвых и живых волосков кожицы:

1 — картофеля (*Solanum tuberosum*), 2 — яблони (*Malus*),
3 — кувшинка (*Najas*), 4 — лох (*Eleagnus*), 5 —
железистые волоски табака (*Nicotiana glauca*), 6 —
крапивы (*Urtica dioica*)

воздухом. Воздух — хороший изолятор, поэтому орган растения, густо покрытый волосками, как бы изолирован слоем воздуха, предохраняющим растение от губительного действия резких смен температур. Простые волоски могут быть ветвистыми (кувшинка — *Najas*), иметь вид звездчатой чешуйки (лох — *Eleagnus*), щетинки и т. д. Они бывают одноклеточными и многоклеточными (рис. 17).

К сложным волоскам относятся железистые волоски, состоящие из живых клеток, способных выделять эфирные масла, смолистые вещества, слизи. Есть волоски, получившие название жгучих. Они защищают растение от механических повреждений.

Своеобразно построен жгучий волосок крапивы. Это крупная живая клетка, сидящая в чашевидной многоклеточной подставке. Она сильно заострена к концу в виде иглы, на которой косо поставлена головка. Оболочка клетки, богатая известью и кремнеземом, очень ломкая и к тому же в месте перехода иглы к головке очень тонкая. При малейшем прикосно-

вании к головке последняя отламывается и острые иглы легко вонзаются, в то же время клеточный сок, содержащий ядовитые вещества, выливается и попадает в ранку, нанесенную уколом. Получается действие, аналогичное действию докторского шприца.

Вторичная покровная ткань. Первичная покровная ткань — кожа, или эпидермис, — недолговечна. У многолетних растений уже к концу первого года жизни эпидермис заменяется более прочной защитной многослойной тканью — *перидермой*. Эта вторичная покровная ткань более надежно защищает многолетнее растение от неблагоприятных воздействий среды. Образование ее начинается с возникновения вторичной образовательной ткани — *пробкового камбия*, или *феллогена*. Иногда феллоген развивается из клеток эпидермиса, но чаще всего он возникает из живых клеток паренхимы, залегающих под эпидермисом, нередко из довольно глубоких слоев. Эти клетки приобретают способность к делению и образуют новые клетки. Деление обычно совершается параллельно поверхности органа.

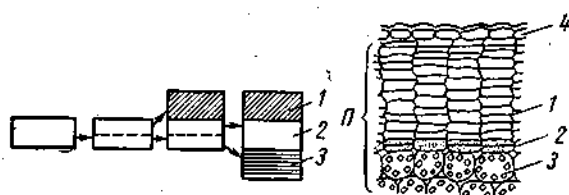


Рис. 18. Перидерма (схема):

1 — пробка, 2 — пробковый камбий (феллоген), 3 — феллодерма, 4 — эпидермис, П — перидерма

Пробковый камбий может откладывать новые ряды клеток как наружу, так и вовнутрь.

Отложенные наружу дочерние клетки постепенно теряют протопласт и становятся мертвыми. Стенки их пропитываются суберином и пробковеют, превращаясь в пробку, клетки которой тесно прижаты друг к другу и расположены правильными радиальными рядами (рис. 18). Клетки же, расположенные вовнутрь от пробкового камбия, остаются живыми, приобретают округлую форму, могут заполняться хлорофилловыми зернами и т. д. Эта живая ткань получила название *феллодермы*. Вся же совокупность тканей, образованная пробковым камбием — пробка, пробковый камбий и живые клетки коры (феллодерма) — составляет *перидерму*, пришедшую на смену первичной покровной ткани — эпидермису.

Пробковый камбий внутри стебля откладывает гораздо меньше клеток по сравнению с числом клеток пробки. Толщина ежегодно развивающейся пробки неодинакова у разных видов растений. Она незначительна, например, у ивы, смородины. Наибольшей величины она достигает у пробкового дуба, со стволов которого ее срезают раз в 10—15 лет и используют как ценное сырье в различных отраслях промышленности.

Корка. Долговечность пробкового камбия неодинакова у разных растений. Только у некоторых, например у пробкового дуба, феллоген, раз образовавшись, выполняет свою функцию в течение всей жизни растения. У большинства же видов феллоген, проработав в качестве образовательной ткани от нескольких месяцев до 5—10 лет, прекращает свою деятельность. В это время в более глубоких слоях коры из живых клеток возникает новый пробковый камбий. Он так же, как и первый, делясь, откладывает клетки наружу пробку, а вовнутрь — феллодерму. В результате деления клеток нового пробкового камбия создается новый слой пробки, который, будучи непроницаемым, изолирует все ткани, расположенные наружу от него. Не получая пищи и воды, все клетки этих тканей отмирают. Позднее деятельность этого второго феллогена также замирает, а глубже из живых клеток снова возникает феллоген, образующий перидерму. Так возникает новый тип покровной ткани, который носит название *корки* (рис.

19). Кору можно представить как наложение отмерших перидерм. Кора, покрывая ствол дерева, у многих растений трескается, что связано с ростом ствола. Снаружи мертвые элементы коры разрушаются и слущиваются, а взамен появляются новые за счет деятельности феллогена. Кора более надежно, чем пробка, защищает многолетнее растение от неблагоприятных факторов среды.

Основные ткани. Основные ткани в органах растений обычно занимают наибольший объем. Эта ткань состоит из живых клеток, образующих большое количество межклетников. По форме ее клетки паренхимные, но бывают и шаровидно-многогранные, изредка удлинённые. Клеточная оболочка целлюлозная, тонкая, иногда может утолщаться и одревесневать.

Основные ткани выполняют различные функции и подразделяются на ассимиляционную паренхиму, запасную паренхиму, поглощающую и т. д. Ассимиляционная паренхима благодаря присутствию в клетках большого количества хлорофилловых зерен выполняет функцию ассимиляции углерода. Она находится в надземных органах растения. Особенно хорошо ассимиляционная ткань выражена в листе, где среди других тканей занимает наибольший объем, образуя мякоть листа. У многих растений ассимиляционная паренхима дифференцируется на столбчатую, или палисадную, и губчатую ткани. Запасная паренхима приспособлена к накоплению запасов питательных веществ — крахмала, сахаров, белков, масла и т. д. Она присутствует во всех органах цветковых растений — в семенах, почках, клубнях, корнеплодах, в стволах деревьев и т. д. Состоит она из живых клеток паренхимной формы с тонкими стенками из клетчатки, способными одревесневать.

По своему происхождению она может быть первичной, если произошла из первичной меристемы точки роста, и вторичной, если получила свое начало от вторичных меристем. Важным свойством запасной паренхимы является ее способность превращаться при соответствующих условиях в образовательную ткань, что имеет огромное значение при вегетативном размножении растений. Запасная ткань имеет также огромное значение как источник пищи и промышленного растительного сырья.

Воздухоносная паренхима (аэренхима) встречается у некоторых растений, части которых погружены в воду. Эта разновидность основной паренхимы способствует снабжению растения кислородом. Характеризуется она большим количеством крупных межклетников, заполненных воздухом. Аэренхима увеличивает также плавучесть водных растений.

Механические ткани. Как показывает само название, механические ткани выполняют механические функции и служат для укрепления растений. Однако нужно иметь в виду, что не только механические, но и все остальные ткани растений играют немаловажную роль в этом процессе. Например, даже тонкостенные живые клетки придают устойчивость растению, если находятся в тургорном состоянии. Специальные прочные клетки механической ткани образуют арматуру наподобие арматуры железобетона.

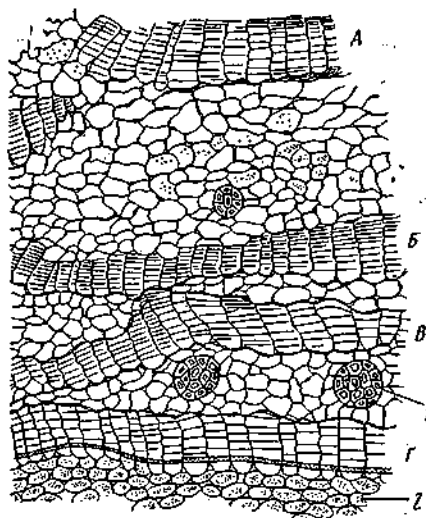


Рис. 19. Поперечный разрез коры бузины (*Sambucus*). А, В, С, D — последовательные перидермы; между ними тонкостенная отмершая паренхима коры с пучками склеренхимы (Е);

2 — лучевая тонкостенная паренхима коры

бетонных конструкций, заполненную другими тканями и скрепляющую все ткани органа в единое монолитное целое. Растение в различных своих частях вынуждено оказывать сопротивление воздействиям извне: перелому, разрыву, сжатию и т. д., поэтому распределение механических тканей в нем имеет большое значение. В стебле, который должен противостоять излому, механические элементы обычно располагаются на периферии органа. В корне, где имеется возможность разрыва, наиболее выгодным оказывается размещение механических тканей в центре.

В органах растений встречаются три типа механических клеток и тканей: колленхима, склеренхима и склереиды. Первая относится к живым тканям, вторая и третья — к мертвым.

Колленхима возникает из первичных образовательных тканей. Чаще всего встречается в периферических частях стеблей, в черешках листьев. Клетки колленхимы — от прозенхимной до паренхимной формы — содержат живой протопласт и нередко хлорофилловые зерна. Оболочки состоят из клетчатки, стенки клеток утолщены часто весьма неравномерно. По характеру утолщения клеточных стенок различают угловую и пластинчатую колленхиму (рис. 20). Наиболее часто встречается утолщения оболочки в углах клеток, в то время как соприкасающиеся друг с другом стенки клеток остаются тонкими. Такое строение клеток обеспечивает, с одной стороны, прочность, с другой — проницаемость, что необходимо для живых клеток. Этот тип механической ткани носит название угловой колленхимы.

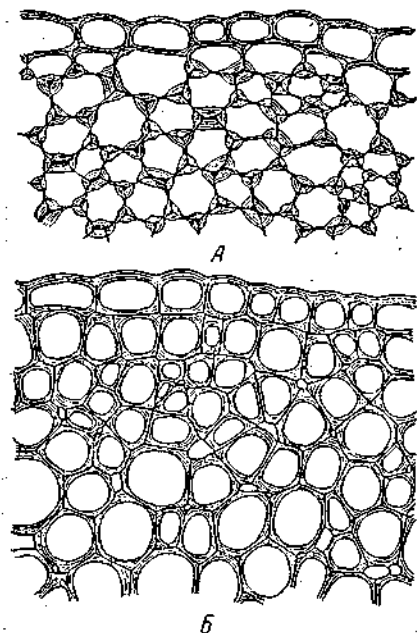


Рис. 20. Колленхима. А — угловая; Б — пластинчатая

Если утолщения осуществляются ровными участками на тангентальных стенках клеток, колленхиму называют пластинчатой. Ценнейшее свойство колленхимы заключается в том, что она, оставаясь живой и имея мощное утолщение стенок, обеспечивает прочность молодых, быстрорастущих органов растений, сохраняя способность к росту. У некоторых растений колленхима сохраняется до конца жизни растений, у многих же при разрастании стебля в толщину она сплющивается и затем сбрасывается вместе с другими элементами коры. Обычно колленхима расположена сплошным слоем в несколько рядов клеток на периферии органа. Такое расположение способствует сопротивлению органов растений изгибу под влиянием ветров, дождей и т. д.

Склереи́ма имеет наибольшее распространение и наибольшее значение среди механических тканей. Это мертвая ткань, состоящая из плотно сомкнутых, заостренных на концах клеток прозенхимной формы. Стенки клеток сильно утолщены и состоят из клетчатки, которая к концу своего формирования может одревесневать (рис. 21).

Материал клеточных стенок склеренхимы по прочности на разрыв и по величине предела упругости близок к строительной стали. Распространена склеренхима во всех органах растений. По своему происхождению она может быть первичной и вторичной. Первичная склеренхима образуется из прокамбия, периклила или из первичной основной ткани. Вторичная склеренхима образуется в результате деления камбия и

располагается в лубе и древесине. Склеренхима, находящаяся в лубе, называется лубяными волокнами, в древесине — древесными волокнами, или либриформом.

Лубяные волокна широко представлены в вегетативных органах растений. Расположены они в тканях коры стеблей или в листьях в виде отдельных тяжей или в виде цилиндра. Каждый тяж состоит из лубяных клеток (техническое название — элементарное волокно). Эти клетки мертвые, узкие, но очень длинные (рами — свыше 400 мм, лен — до 130 мм, конопля — до 50 мм и т. д.), с заостренными концами. Оболочка сильно утолщена. На поперечном срезе в стенках лубяных волокон можно увидеть слоистость от периодического отложения слоев клетчатки, полуклетчатки и пектиновых веществ, причем полость клетки очень маленькая (см. рис. 21).

Лубяные клетки, соединяясь друг с другом по длине, образуют пучок, получивший в практике название технического волокна. Сырьевые качества волокна зависят от длины клеток, составляющих волокно, от степени их сцепления и плотности соединения в пучки. Особенно ценятся волокна из чистой клетчатки. Растения, у которых лубяные волокна используются человеком, называются текстильными, или прядельными. Широкое промышленное значение как текстильное сырье имеет волокно стеблей льна, конопля, джута (*Corchorus*), кенафа (*Hibiscus cannabinus*), рами (*Boehmeria*), а также волокно листьев сизаля и манильской пеньки.

Либриформ — механическая ткань вторичного происхождения. Возникает она в результате деления клеток камбия и находится во вторичной древесине. В отличие от лубяных волокон либриформ не образует длинных тяжей. Клетки его мертвые, толстостенные и всегда одревесневшие. Длина их достигает 1—1,5 мм. У многих деревьев, например у дуба и березы, либриформ составляет главную массу стебля. Прочность древесины зависит от степени одревеснения и толщины стенок клеток либриформа. Растениям либриформ необходим для оказания сопротивления давлению массы кроны сверху вниз.

Склерейды — мертвые каменные клетки, служащие различным специальным механическим целям. Сюда относятся, например, каменные клетки, из которых строятся твердые стенки косточек у плодов многих растений (абрикос, слива, вишня и т. д.).

Твердые комочки в мякоти плодов у груши представляют собой группы сращенных между собой каменных клеток. Они имеют паренхимную форму и очень толстостенные слоистые одревесневшие оболочки, пронизанные цилиндрическими, порой ветвистыми поровыми каналами. Склерейды часто встречаются и в вегетативных органах растений. К склерейдам относятся оригинальные клетки — подпорки, встречающиеся, например, в листьях у падуба (*Ilex*). Здесь эти клетки имеют подобие колонн, пронизывающих всю толщу листа от верхней до нижней кожицы и предохраняющие нежную мякоть листа от деформации при высыхании (рис. 22).

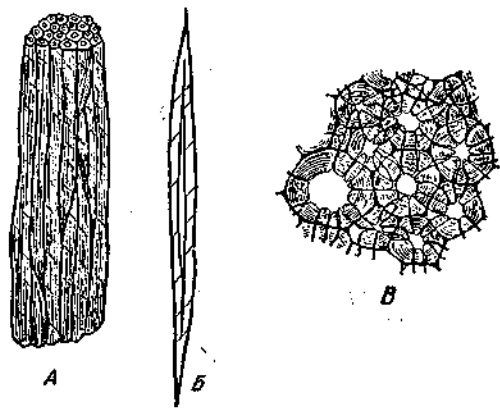


Рис. 21. Склеренхима. А — склеренхимные волокна; Б — отдельная клетка; В — склеренхима стебля льна — *Linum usitatissimum* (поперечный срез).

Проводящие ткани. Проводящие ткани служат для проведения воды с растворенными в ней веществами. Передвижение идет по двум основным направлениям. Из почвы в растение поступает вода с растворенными в ней минеральными солями, которые поглощаются корнями и направляются к листьям. Так как этот ток направлен от основания к верхушке наземных органов, т. е. снизу вверх, его называют восходящим. Другой ток берет свое начало в листьях, где вырабатываются органические вещества, которые направляются главным образом вниз по стеблю, к корням, где эти вещества потребляются для роста и дыхания или откладываются в запас. Этот ток получил название нисходящего, хотя это определение не совсем точно, так как, кроме основного нисходящего тока, в растениях существует передвижение питательных веществ от листьев вверх, к растущим точкам роста, к цветкам и созревающим плодам. Точнее сказать, что это ток пластических веществ, направляющихся к местам

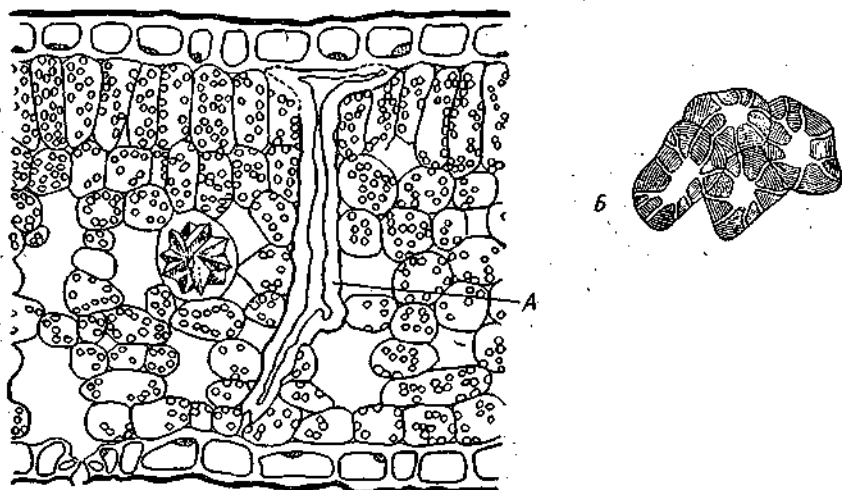


Рис. 22. Склеренды. А — клетка-распорка в листе чая (*Thaëa*); Б — каменные клетки в плодах груши (*Pirus*)

их потребления. Соответственно двум упомянутым токам и группам веществ — органическим и минеральным — имеются и два типа проводящих тканей. Вода и минеральные вещества из корней в стебли и листья (восходящий ток) продвигаются по ксилеме, или древесине. Органические вещества (нисходящий ток) из листьев в стебель, в корни и хранилища запасов питательных веществ направляются по флоэме, или лубу. Главнейшими анатомическими элементами, по которым осуществляется восходящий ток, являются сосуды древесины — трахеи и трахеиды.

Трахеиды — это длинные (до 4 мм) мертвые клетки с утолщенными одревесневшими оболочками. Располагаются они в органах продольными рядами, одна клетка под другой, соединяясь друг с другом скошенными или заостренными концами. В оболочке клеток есть многочисленные поры, в том числе в поперечных перегородках, через которые из клетки в клетку главным образом и передвигается вода с минеральными веществами. Трахеиды встречаются у большинства сосудистых растений. У хвойных проводящие элементы древесины состоят только из трахеид. У многих растений трахеиды выполняют не только функцию проводящей ткани, но и механическую.

Трахеи, или сосуды, — наиболее совершенные элементы для проведения воды и солей на дальние расстояния. Каждый сосуд представляет собой вертикальный ряд клеток, у которых разделяющие их

поперечные перегородки продырявлены или совсем исчезли. Общая длина трахей достигает в среднем 10—15 см, у дуба 2 м, у лиан 5 м. Поперечные размеры сосудов или составляющих их члеников больше, чем у трахеид, и достигают нескольких десятков долей миллиметра. Оболочка сосудов одревесневшая, продольные стенки их так же, как и у трахеид, своеобразно утолщены. В зависимости от вида утолщения оболочек сосуды получили названия кольчатых, спиральных, сетчатых, лестничных и точечных (рис. 23).

В кольчатых сосудах утолщения как бы вставлены в сосуд изнутри в виде валиков — колец на некотором расстоянии друг от друга. У спиральных сосудов эти внутренние утолщения образуют одну или несколько спиралей. У лестничных утолщения носят

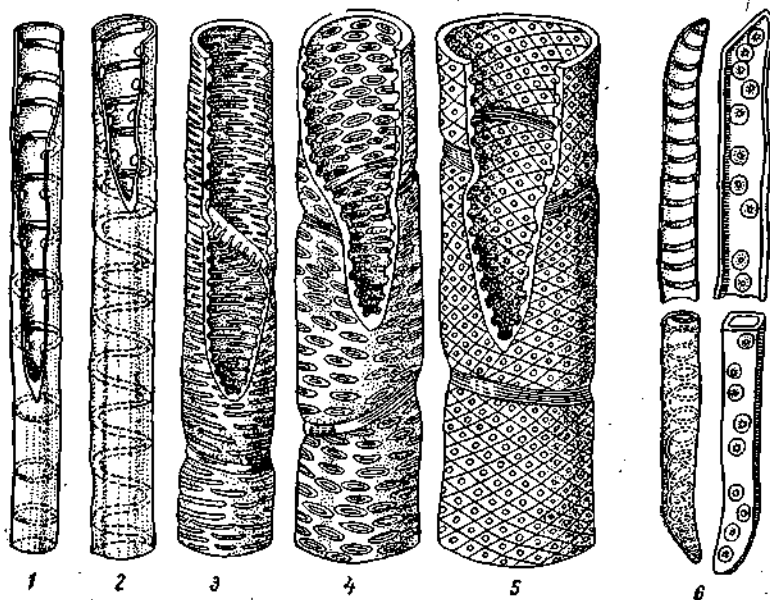


Рис. 23. Типы сосудов и трахеид:

1 — кольчатый сосуд, 2 — спиральный сосуд, 3 — лестничный, 4 — точечный,
5 — сетчатый, 6 — трахеиды

характер поперечных выступов, чередующихся с неутолщенными прослойками первичной оболочки, так что получается форма лестницы. У сетчатых утолщения имеют форму решеток или густых сеток с просветами неутолщенных мест. Наконец, в точечных сосудах сплошь утолщенные стенки, в которые вкраплены многочисленные утолщенные места — поры.

Утолщения в сосудах играют роль внутреннего распирающего аппарата, предохраняющего их от сдавливания со стороны окружающих тканей. Отмеченное разнообразие утолщений имеет и иное значение. В молодых частях, например в молодых стеблях, образуются сначала кольчатые и спиральные сосуды. Они не стесняют роста в длину, так как сильно могут растягиваться, при этом кольца раздвигаются, а спираль становится более крутой.

Позднее, когда стебель достигает взрослого состояния и вместе с этим должна увеличиться его проводимость, в нем возникают сосуды с более крупными просветами, требующие вместе с тем и более массивного утолщения оболочек. Появляются точечные, сетчатые и лестничные сосуды. По мере роста растения и возникновения новых сосудов более старые из них теряют способность проводить воду. Они выключаются из проводящей системы, превращаясь в трубки, заполненные воздухом.

Часто происходит закупорка сосудов вследствие образования в них особых веществ, получивших название тилл. Тиллы возникают за счет вдавливания пластинок пор внутрь сосуда или внутрь стенок паренхимных клеток, окружающих сосуды. Тиллы, появившиеся в результате вставания в сосуд одной или нескольких пор, приводят к его закупорке.

По своему происхождению элементы ксилемы — трахеи и трахеиды — могут быть первичными и вторичными. Первичная ксилема образуется из первичных образовательных тканей точки роста прокамбия, клетки которого удлиняются и теряют протопласт после одревеснения и утолщения своих стенок (рис. 24). Вторичная ксилема образуется в результате деления вторичной образовательной ткани — камбия.

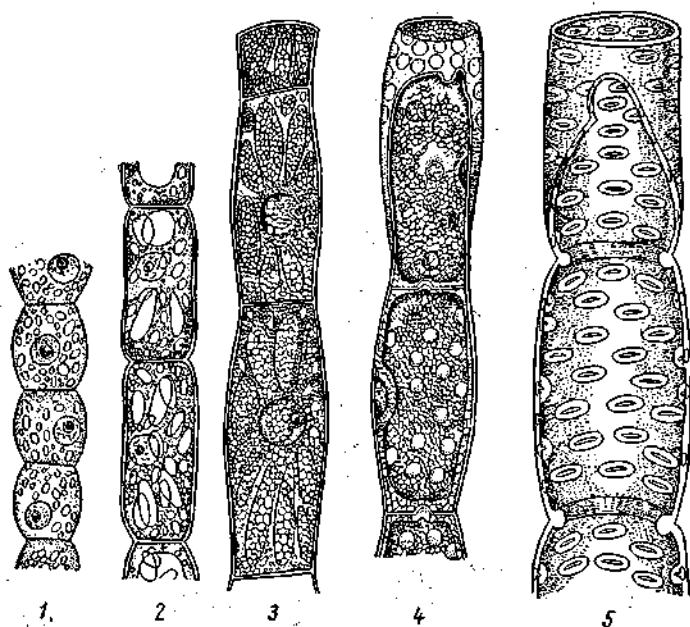


Рис. 24. Последовательное развитие точечного сосуда:

1 — клетки меристемы; 2, 3 — образование прокамбиальных клеток; 4 — превращение их в членики сосуда (стенки утолщаются и одревесневают, обозначаются поры, поперечные перегородки прорываются), 5 — сформировавшийся сосуд с окаймленными порами

Ситовидные трубки. Органические вещества, вырабатываемые в листьях, перемещаясь по флоэме, направляются (нисходящий ток) в стебли, корни и вообще в места потребления. Важнейшими гистологическими элементами флоэмы являются ситовидные трубки. Они составлены из ряда вытянутых в длину трубчатых клеток, у которых поперечные перегородки снабжены многочисленными сквозными отверстиями наподобие сита. Клетки ситовидных трубок не мертвые, как у трахей и трахеид, а живые, в них сохраняется живое вещество, которое претерпевает некоторые изменения. Оболочки клеток тонкие, состоят из клетчатки и не одревесневают. Длина ситовидных клеток небольшая — 0,3—0,5 мм, изредка, как, например, у липы, достигает 2 мм. Перегородки между клетками ситовидной трубки могут быть перпендикулярными к оси трубки (у многих травянистых растений) и наклонными (у большинства древесных). При горизонтальных перегородках в них имеется одно сито, получившее название ситовидной пластинки. Скошенные и наклонные перегородки снабжены обычно несколькими ситечками. Ситовидные клетки могут иметь ситовидные пластинки и в продольных стенках. Там же имеются, кроме того, простые поры. Членики ситовид-

ных труб связаны друг с другом плазмодесмами. Ситовидные трубки, так же как трахеи и трахеиды, могут быть первичными и вторичными. Первичный луб возникает из прокамбия. Прокамбиальная клетка, делясь продольной перегородкой, образует две клетки, из которых одна дифференцируется в клетку ситовидной трубки, а другая в клетку, получившую название клетки-спутника (рис. 25). Изредка при членике ситовидной трубки появляется несколько клеток-спутников, иногда они еще делятся поперечно. У некоторых растений клеток-спутников нет совсем. Диаметр ситовидной трубки в несколько раз больше диаметра клетки-спутника. Концы клетки-спутника заострены, стенки тонкие, целлюлозные, клетки заполнены густозернистой цитоплазмой с крупным ядром.

Клетки ситовидных трубок проходят определенный цикл своего развития. Молодая клетка содержит очень подвижную цитоплазму, ядро, пластиды, вакуоли. Позднее ядро разрушается и цитоплазма с пластидами занимает постенное положение, при этом меняется ее свойство: она становится проницаемой для воды и растворенных в ней минеральных солей и органических веществ. В таком состоянии она выполняет функцию проведения пластических веществ.

Ситовидные трубки функционируют один вегетационный период. (Только у липы ситовидные трубки функционируют 3—4 года). На зиму они закупориваются. Уже к осени ситовидные пластинки утолщаются, и отверстия в ситечках зарастают. Образуется мозолистое тело, состоящее из вещества каллезы. У липы весной мозолистое тело рассасывается, и ситовидные трубки возобновляют свою деятельность. Обычно же они отмирают и затем под давлением рядом расположенной ткани сплющиваются. Отмершие ситовидные трубки заменяются новыми, вторичными, возникающими из клеток, получившихся в результате деления камбия. Ситовидные трубки обычно располагаются пучками параллельно сосудам.

Проводящие пучки. Проводящие ткани в органах растений размещены по типу двухколейной железной дороги. Рядом, параллельно и навстречу друг другу направляются два тока (восходящий и нисходящий) веществ. Собранные в группы проводящие ткани образуют тяжи, пронизывающие в определенном направлении все органы растения. Эти тяжи получили название проводящих пучков. Расположены они обычно среди основной ткани того или иного органа.

В пучке различают две зоны: ксилему, или древесину, служащую для проведения воды и солей из корня, и флоэму, или луб, служащую для проведения органических веществ из листьев. Основной частью ксилемы являются трахеи и трахеиды, окруженные обычно древесинной паренхимой, основной частью флоэмы — ситовидные трубки с клетками-спутниками и лубяная паренхима. Очень часто в пучках, кроме проводящих элементов и паренхимной ткани, имеются механические ткани, в ксилеме — либриформ, а в лубе — лубяные волокна. Пучки, у которых

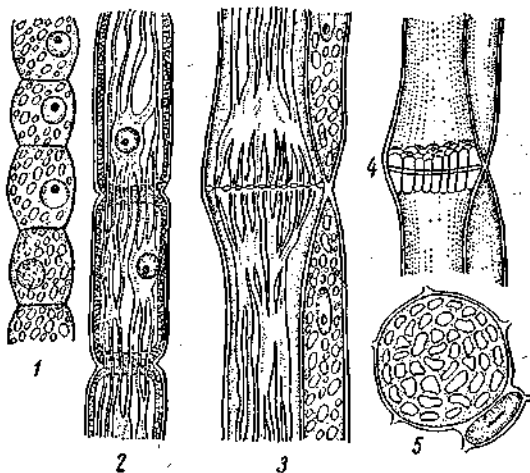


Рис. 25. Возникновение ситовидных трубок из клеток меристемы:

1 — клетки меристемы, 2 — клетки прокамбия, 3 — ситовидные трубки с клетками-спутниками, 4 — мозолистое тело, 5 — ситовидная пластинка и клетка-спутник на поперечном разрезе

проводящие элементы сопровождаются примыкающими к ним тяжами механической ткани, называются сосудисто-волокнистыми пучками. Возникают сосудисто-волокнистые пучки недалеко от точки роста из меристематической ткани прокамбия. Прокамбий возникает в конусе нарастания отдельными участками, расположенными кольцом. Внутренняя часть прокамбиального пучка путем деления клеток и дифференциации их превращается в элементы ксилемы, среди которых главными являются трахеи и трахеиды, а наружная часть прокамбиальных клеток дифференцируется во флоэму — ситовидные трубки с клетками-спутниками и сопутствующие им элементы.

В результате деятельности прокамбиальных пучков могут формироваться проводящие пучки двух типов. Если все клетки прокамбия

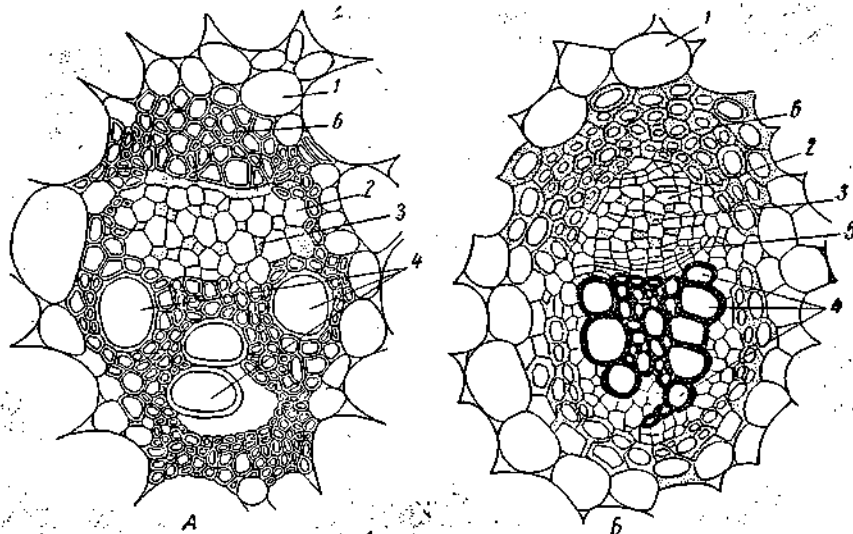


Рис. 26. Коллатеральные проводящие пучки (поперечные срезы). А — закрытый пучок стебля кукурузы; Б — открытый пучок стебля лютика ползучего (*Ranunculus repens*):

1 — основная ткань, 2 — ситовидная трубка, 3 — клетка-спутник, 4 — ксилема, 5 — камбий, 6 — склеренхима пучка

превращены в ткани ксилемы и флоэмы, проводящие пучки называются замкнутыми, или закрытыми, что характерно для однодольных растений. Нередко прокамбиальные пучки, образуя ковшнутри древесину и снаружи луб, сохраняют между ними полосу клеток, не теряющих способности к делению, за счет них и возможно нарастание как элементов флоэмы, так и элементов ксилемы. Эти деятельные делящиеся клетки являются вторичной меристемой и называются камбием (пучковым).

Проводящие пучки, у которых между ксилемой и флоэмой имеется камбий, называются открытыми пучками (рис. 26). Такие открытые пучки характерны для двудольных и хвойных растений.

Все ткани, образованные меристемами конуса нарастания, являются первичными, а возникшие вследствие деления клеток камбия — вторичными.

В зависимости от расположения ксилемы и флоэмы различают следующие пучки: концентрические, коллатеральные, биколлатеральные и радиальные.

В концентрических пучках у одних растений ксилема окружает кольцо флоэмы, как, например, в корневищах ландыша (*Convallaria majalis*), ириса (*Iris*) и др. (рис. 27). У других растений флоэма окружает кольцом ксилему (папоротники).

Для большинства семенных растений обычны коллатеральные пучки. Они характеризуются тем, что ксилема и флоэма в них примыкают друг к другу, создавая бокободное расположение. Редко встречаются биколлатеральные пучки, например, у тыквы (*Cucurbita pepo*), в которых к ксилеме примыкают два тяжа флоэмы — один снаружи и другой с внутренней стороны (см. рис. 27).

Для корней всех растений характерны радиальные пучки. Они состоят из тяжей ксилемы и флоэмы, чередующихся друг с другом. Ксилема расположена по радиусам органа, а флоэма между этими ксилемными элементами.

Сосудисто-волокнистые пучки, пронизывая все органы растений, образуют сложную систему проводящих путей, по которым все живые клетки тела растения снабжаются водой, органическими и минеральными веществами.

Выделительные ткани. Эти ткани служат для выделения из организма неиспользованных, а иногда и вредных для него продуктов обмена веществ. Указанные вещества могут выделяться во внешнюю среду, но чаще они остаются и накапливаются в самом организме. В этом случае они либо откладываются в форме относительно безвредных для организма скоплений, либо служат материалом для новых синтетических превращений. Чаще всего живые клетки органа, освобождаясь от вредного действия веществ, выделяют их в межклеточные пространства или они накапливаются в полости отдельных клеток, которые в этом случае играют ту же роль, что и межклеточные пространства, превращаясь в своеобразныеместилища отбросов.

Выделительные ткани у многоклеточных растений пред-

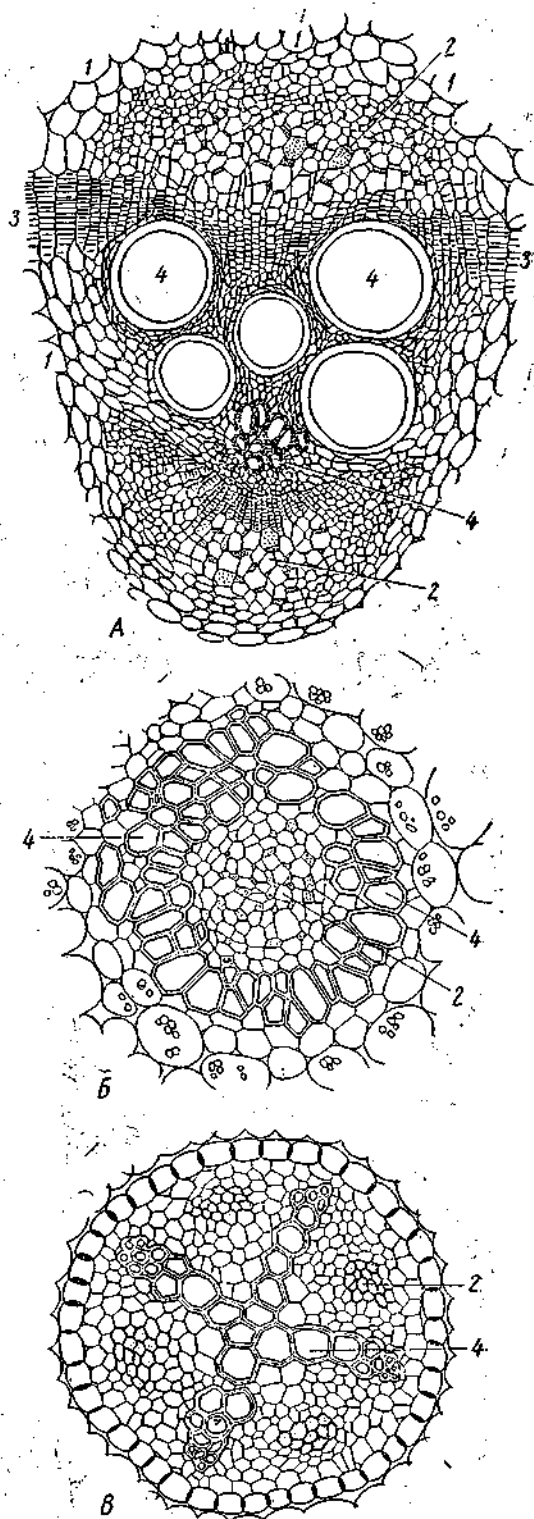


Рис. 27. Типы проводящих пучков (поперечные срезы). А — биколлатеральный пучок тыквы (*Cucurbita pepo*); Б — концентрический пучок в корневище ландыша (*Convallaria majalis*); В — радиальный пучок в корне лютика (*Ranunculus*):

1 — паренхима стебля, 2 — флоэма, 3 — камбий, 4 — ксилема

ставляют собой либо беспорядочно расположенные отдельные клетки, либо скопления клеток, либо многоклеточные образования разной степени сложности. Рассмотрим сначала наружные выделительные ткани, а затем и выделительную ткань внутренней секреции. Наиболее распространенный тип наружной выделительной ткани — различные железистые волоски и железки, служащие для выделений эфирных масел, смолистых веществ, нектара и воды.

Гидатодами называют образования, через которые растения выделяют наружу воду в капельно-жидком состоянии. Например, у фасоли многоцветковой (*Phaseolus multiflorus*) гидатоды представлены в виде многоклеточных волосков. У многих же растений гидатоды представлены специальными образованиями, получившими название водных устьиц. Они располагаются на вершине и краях листовых пластинок,

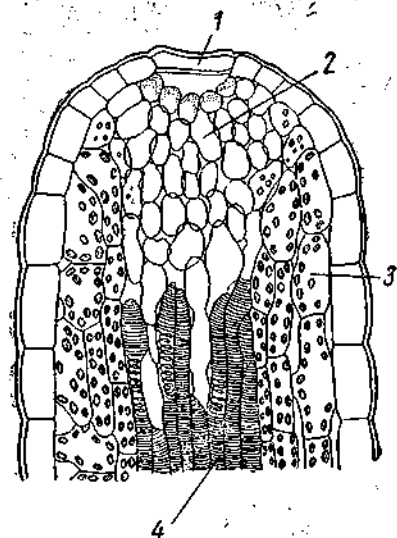


Рис. 28. Гидатоды зубчика листа примулы (*Primula officinalis*):

1 — водное устьице, 2 — клетки эпитемы, 3 — хлоренхима, 4 — трахеиды

по кончикам его зубчиков. Выделение воды, называемое гуттацией, происходит во влажную и теплую погоду. Особенно часто встречаются гидатоды на первых листочках травянистых растений. Водные устьица имеют выходные отверстия для воды в виде щели между двумя замыкающими клетками. Под щелью расположена особая тонкостенная рыхлая паренхимная ткань — эпитема, к которой выделяемая гидатодой вода подается особыми ответвлениями проводящих пучков — трахеид (рис. 28). Иногда, например у наперстянки (*Digitalis*), трахеиды подходят непосредственно к устьицам.

Нектарники — это железки, выделяющие сахаристые жидкости (нектар), привлекающие насекомых. Они образуются в цветках и представляют собой тип волосков или группу клеток, сообщающихся с наружной средой особыми выходами.

Железистые волоски служат для выделения растениями смол, камедей, слизей, эфирных масел и т. д. У многих растений кожица листьев и стеблей покрыта специализированными, различной степени сложности железистыми волосками (см. рис. 29, В). Волоски обычно имеют ножку и головку. Та и другая могут быть одноклеточными или многоклеточными. Клетки их живые, богаты цитоплазмой. Выделения скапливаются обычно под кутикулой над клеткой или группой клеток, составляющих головку волоска. Кутикула, прорываясь, открывает секретам выход наружу. Примером растений с железистыми волосками могут служить первоцвет (*Primula*), яснотка (*Lamium*), кровохлебка (*Sanguisorba*), бегония (*Begonia*) и др.

Внутренние выделительные ткани могут быть представлены железистыми клетками, небольшими шаровидными полостями, особыми специально приспособленными вместилищами и ходами и, наконец, просто межклетниками. Железистые клетки и вместилища выделений широко распространены. Находятся они обычно в основной ткани органов, характеризуясь тем, что в них образуется и хранится секрет. Это крупные мешковидные или шаровидные живые клетки (в листьях лавра — *Laurus nobilis*, камфарного дерева — *Cinnomomum camphora*, ясенца — *Dictamnus*, в корневищах копытня — *Asarum europaeum*) или полости, образованные межклетниками и выстланные мелкими живыми клетками,

продуцирующими и выделяющими в полость секрет (в листьях цитрусовых, зверобоя — *Hypericum* и т. д.).

Выделительные ходы специализированы и могут содержать масло (как, например, у растений семейства зонтичных), смолы (у хвойных деревьев), слизи (у конопли) и др. Они находятся в стеблях и корнях и реже в листьях. Полости выделительных ходов служат межклетниками, которые образуются двумя путями: у некоторых растений они возникают в результате разъединения клеток и в таком случае меж-

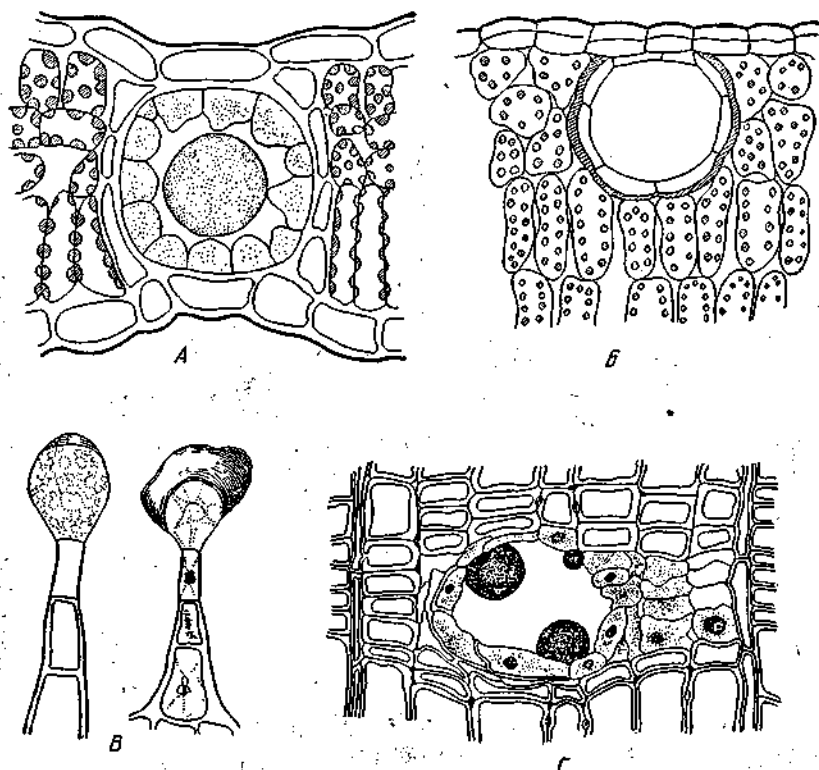


Рис. 29. Выделительная ткань (поперечные срезы). А — лизигенное вместилище в листе зверобоя (*Hypericum perforatum*); Б — схизогенное вместилище в стебле собачьей петрунки (*Aethusa cynapium*); В — выделительные волоски герани (*Pelargonium zonale*); Г — смоляной ход в древесине сосны

клеточные вместилища называют схизогенными, в другом случае выделительные ходы развиваются вследствие растворения оболочек группы клеток и называются лизигенными (рис. 29, А и Б). Чаще полости выделительных ходов образуются схизогенным путем. У сосны в стволе и ветвях имеется сложная система продольных и поперечных смоляных ходов, содержащих живицу — раствор смолы (канифоли) в эфирных маслах (скипидаре). Стенки смоляных ходов покрыты живыми выстилающими клетками (эпителием), за ними следуют толстостенные механические клетки, хорошо видимые на поперечных срезах хвой сосны. Практическое значение имеют выделения (скипидар, канифоль) многих хвойных, добываемые путем насечек на коре деревьев.

Широко применяются в различных отраслях промышленности также растительные выделения, называемые эфирными маслами. Есть немало растений, возделываемых для получения эфирных масел (эфиромаслич-

ные культуры), которые используются в технике, медицине, парфюмерии, кондитерской и других областях промышленности.

Растения, богатые эфирными маслами, широко распространены в природе. Биологическое значение эфирных масел заключается в привлечении насекомых, способствующих перекрестному опылению. Они также предохраняют растения от поедания животными и могут являться антибиотиками.

Эфирные масла — летучие вещества с сильным запахом. Это сложная смесь химических соединений, главная составная часть которых — углеводороды и терпены. Скопляются они во всех органах растений, например, в корнях колюрии (*Coluria*), в корпещиках ириса, в стеблях и листьях мяты (*Mentha*), душицы (*Origanum*), чабреца (*Thymus*), в волосках георгины, в лепестках розы, в зеленых почках тополя, в плодах лимона, апельсина, земляники, в семенах аниса (*Pimpinella anisum*), кориандра (*Coriandrum sativum*), тмина (*Carum carvi*). Количество и качество эфирных масел, вырабатываемых растением, зависит от вида растения и условий обитания. Из эфиромасличных растений в широких масштабах возделываются анис, кориандр, мята, герань (*Geranium*), роза, лаванда (*Lavandula*), мускатный шалфей (*Salvia sclarea*), базилик аптечный (*Ocimum basilicum*) и др.

ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ

Орган — это часть тела сложного растительного организма, выполняющая одну или несколько специфических для него функций, обеспечивающих главнейшие жизненные отправления организма.

Каждый орган состоит из ряда тканей с более узкими функциями. Для органов растений характерна многофункциональность; например лист, кроме фотосинтеза и испарения, обеспечивает постепенный приток воды от корня и т. д.

В процессе приспособления к внешним условиям вегетативные органы растений приобрели способность видоизменяться в отношении своей формы и строения, а также в отношении физиологических функций. Многие изменения закрепляются наследственно. Такого рода изменения получили название метаморфозов (от греч. «метаморфозис» — превращение). При этом сходные по внешности образования могут иметь различное происхождение, и, наоборот, какой-либо орган растения может давать совершенно различные образования.

Органы различного происхождения, но внешне сходные и имеющие одинаковые функции, называются **аналогичными**. Например, колючки барбариса — листового происхождения, а шипы роз — стеблевого происхождения; те и другие выполняют защитные функции.

Органы, имеющие одинаковое происхождение, но морфологически и физиологически различающиеся между собой, называются **гомологичными**. Примером гомологичных органов могут служить метаморфозы корня (корнеплод, корневые клубни).

Органы классифицируются по их основным функциям. Различают органы вегетативные и генеративные. К первым относятся лист, стебель и корень, выполняющие в организме функции, связанные с обменом веществ, ко вторым — цветок, семя, плод, служащие для воспроизведения и размножения растений.

Низшие растения построены просто и органов не имеют. Только в результате приспособления к наземным условиям среды на известных ступенях развития растительного мира появились растения, тело которых дифференцировалось на органы. Высокоорганизованным звеном указанного развития являются цветковые растения.

КОРЕНЬ

Корень — один из основных вегетативных органов высокоорганизованных растений. Он выполняет ряд функций, главными из которых являются прикрепление растений к почве и поглощение из нее воды и питательных веществ. Помимо этого, в корне совершаются первичные превращения ряда поглощенных веществ и синтез органических соединений. У некоторых растений корни являются местом отложения запасных органических веществ (корнеплоды) и, кроме того, служат для вегетативного размножения (корнеотпрысковые растения).

Морфологическая характеристика корня. Являясь, как и стебель, осевым органом, корень обладает типичным верхушечным ростом. Корни не образуют и не несут на себе листьев, но сами могут возникать на всех вегетативных органах растения — на стеблях, корнях и листьях. Каждое

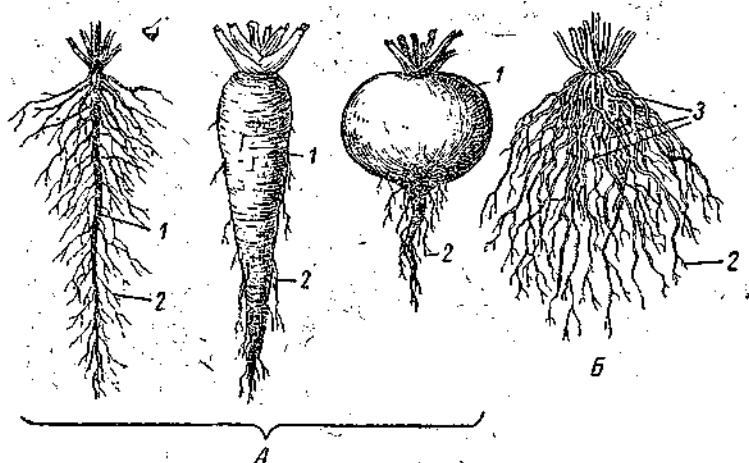


Рис. 30. Типы корней. А — стержневые, Б — мочковатые:
1 — главный корень, 2 — боковые корни, 3 — придаточные корни

семя содержит зародыш, у которого, помимо семядолей, стебелька и почечки, имеется зародышевый корень.

По происхождению корни подразделяются на главные, боковые и придаточные.

Главный корень развивается из зародышевого корня семени. Последний сильно вырастает и принимает характер вертикально идущего вниз стержня. На нем формируются боковые корни первого порядка; на которых, в свою очередь, развиваются боковые корни второго порядка и т. д. Боковые корни образуются на других корнях и становятся их ответвлениями. Кроме главного и боковых корней, у многих растений возникают придаточные корни.

Придаточными корнями называются корни, которые вырастают не из главного или бокового корней, а из стеблей и листьев. У злаков, например, зародышевый корень развивается слабо, а на смену ему из нижней части стебля, из так называемых узлов кущения, появляется множество придаточных корней. Придаточные корни формируются также из корневищ, плетей, усов и т. д. Образование придаточных корней на черенках, отводках, клубнях и луковицах делает возможным вегетативное размножение растений.

Вся совокупность корней одного растения составляет его корневую систему. По форме и характеру различают два вида корней: стержневые и мочковатые (рис. 30).

Когда зародышевый корень достигает мощного развития, становится «главным», резко выделяясь по толщине и длине в массе других корней, возникают стержневые корни, как, например, у люцерны (*Medicago*), люпина (*Lupinus*), хлопчатника, одуванчика, верблюжьей колючки (*Alhagi pseudoalhagi*) и других преимущественно двудольных растений. Разновидностями стержневых корней являются корни моркови, свеклы и т. п. При слабом росте главного корня и преобладающем развитии массы придаточных корней образуются мочковатые корни, свойственные ржи, пшенице и вообще злаковым, луковичным и другим растениям.

Проникновение корней в глубину и ширину почвенного горизонта зависит от вида растения и от условий его обитания. По этому признаку различают корневые системы с поверхностным и с глубинным расположением основной массы корней, а также с равномерным разветвлением их по всей длине корня. Естественно, что растения с последним типом корневой системы более пластичны и легче приспосабливаются к различным почвенным условиям.

К растениям с поверхностным расположением корней относятся виды семейств злаковых, тыквенных, кактусовых и др. У некоторых кустарников песчаных пустынь боковые корни достигают 20 м длины, а в глубину простираются только до 1,5—3 м. Корни верблюжьей колючки достигают глубины 20 м. Дерево саксаул (*Haloxylon*) развивает корни, обильно ветвящиеся в двух зонах: поверхностно и на глубине 4—4,5 м. Верхняя зона его корней может использовать почвенную влагу скудных дождей, а нижняя — влагу грунтовых вод. В сухих степях с малой увлажненностью почвы корневая система отдельных растений охватывает громадную площадь. Корни культурных растений, которым агротехникой создаются определенные условия, менее разнообразны, чем корни дикорастущих. У хлебных злаков (ржи, пшеницы и т. д.) корни проникают на глубину до 150 см, у кукурузы — до 200 см, у люцерны — до 5 и 8 м. Площадь, занятая корневой системой растения, значительно превышает площадь его надземной части. Диаметр площади, занятой корневой системой ржи или пшеницы, достигает 40—60 см, кукурузы — 2—2,5 м, тыквы — 6—8 м. У древесных растений диаметр корневой системы в несколько раз превышает диаметр кроны (у плодовых деревьев в 2—5 раз).

Корневая система, являясь поглощающим органом, так же как и надземная часть растений, образует громадную поверхность соприкосновения с внешней средой при относительно малом своем объеме, что связано с небольшой концентрацией питательных веществ в почве. Вследствие обильного ветвления корневая система растений обычно состоит из очень большого числа корней. Например, у однолетней яблони их насчитывается 38 тыс., у ржи — 750 тыс. Общая (суммарная) длина всех корней достигает десятков и сотен километров. Так, общая длина корней одного растения ржи, взятого с поля, равняется 64 км. Если же учесть и общую длину всех корневых волосков, расположенных на каждом кончике корня, получится длина порядка нескольких тысяч километров. Общая поверхность корневой системы значительно больше поверхности надземной части растения. Так, у ржи она равняется 237 м² и превышает общую поверхность листьев и стеблей в 130 раз.

Строение кончика корня. При прорастании семени первым трогается в рост и углубляется в почву зародышевый корень. В отличие от стебля, который растет вверх, зародышевый корень под действием силы тяжести растет вниз, т. е. обладает положительным геотропизмом. Растет корень, так же как и стебель, своей верхушкой. Кончик корня покрыт корневым чехликом, защищающим нежное окончание корня от повреждений при углублении его в почву. Благодаря ослизнению своих наружных клеток чехлик облегчает движение растущего кончика корня в почве. У большинства растений корневой чехлик очень мал и не виден невоору-

женным глазом. Состоит он из живых тонкостенных клеток, содержащих, кроме цитоплазмы и ядра, многочисленные крахмальные зерна. По мере старения и отмирания наружных клеток чехлика взамен их за счет деления клеток точки роста, которую прикрывает чехлик, изнутри появляются новые клетки (рис. 31). Точка роста состоит из меристематических клеток, способных к постоянному делению. На самом конце точки роста имеется одна или несколько инициальных клеток. За точкой роста следует зона роста, которая отличается от точки роста тем, что клетки в ней вытягиваются в длину. Благодаря росту клеток указанной зоны корень углубляется в почву. Наряду с растяжением клеток происходит их дифференциация. Специализируясь, они постепенно превращаются в ткани, выполняющие определенные функции.

За зоной растяжения клеток кончик корня покрыт многочисленными корневыми волосками. Участок корня, покрытый корневыми волосками, является зоной всасывания.

Корневые волоски представляют собой выросты поверхностных клеток корня. Каждая клетка кожицы в зоне всасывания формирует их в виде замкнутой трубочки длиной от 0,15 до 1 см и шириной в несколько сотых долей миллиметра (см. рис. 31). Корневые волоски служат для извлечения из почвы воды с минеральными солями и поэтому представляют очень важную часть корня. В связи с функцией кожицы корня отличается от кожицы листа и стебля тонкостью и нежностью своих клеточных оболочек. Эпидермис листа покрыт кутикулой и непроницаем для воды, а кожица корня, наоборот, отличается проницаемостью и называется э п и л е м о й.

Зона корневых волосков имеет длину от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. В зависимости от вида растений и условий среды волоски развиваются в большем или меньшем количестве. На 1 мм² их приходится по нескольку сотен, нередко число их доходит до двух тысяч. Суммарное количество и длина корневых волосков достигают огромных величин. У водных растений они могут совсем не развиваться. Корневые волоски недолговечны. В зависимости от вида растений функционирование и длительность жизни их колеблется в широких пределах. Чаще всего спустя 10—20 дней (а иногда и через 5—7) после своего образования они отмирают, а на смену им ближе к точке роста возникают новые. С продви-

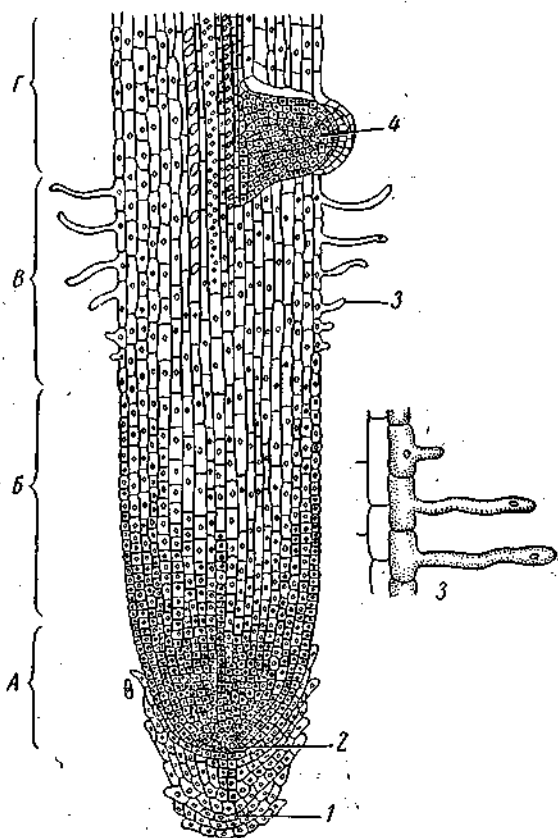


Рис. 31. Продольный разрез корня ячменя — *Hordeum* (схематизировано). А — зона делящихся клеток; Б — зона растяжения; В — зона корневых волосков; Г — зона ветвления корня:

1 — корневой чехлик, 2 — инициальная клетка, 3 — корневые волоски, 4 — начало роста бокового корня

жением корня в почве всасывающая зона как бы следует за точкой роста сверху вниз, извлекая из каждого слоя почвы воду и растворенные соли.

Первичное строение корня. При микроскопическом исследовании корня на поперечном разрезе, сделанном в зоне всасывания, ясно различимы две части: наружная — первичная кора и внутренняя — центральный, или осевой цилиндр (рис. 32).

Сверху корень покрыт кожей — эпиблемой с корневыми волосками. Эпиблема образовалась из клеток однослойного дерматогена. Из периллемы возникла первичная кора корня, а из клеток плеромы сформировались ткани центрального цилиндра.

Главную массу корня составляет первичная кора. Она представляет собой рыхлую паренхимную ткань из живых тонкостенных клеток. Слой клеток первичной коры, расположенный под эпиблемой, называется *экзодермой*. Она становится наружным защитным слоем корня после того, как корневые волоски, существующие недолго, отмирают и разрушаются вместе с несущими их клетками эпиллемы. Клетки экзодермы отличаются от глубже расположенных клеток первичной коры более крупными размерами, многогранностью и плотным смыканием стенок (без промежутков). Стенки клеток экзодермы ко времени отмирания корневых волосков опробковывают и становятся наружным покровным защитным слоем корня.

Самый внутренний слой первичной коры, окружающий центральный цилиндр, называется *эндодермой*. У большинства растений она состоит из одного ряда плотно сомкнутых паренхимных клеток, опоясывающих центральный цилиндр. На поперечном разрезе клетки эндодермы имеют прямоугольное очертание. В процессе дифференциации вначале утолщаются их радиальные стенки (пятна Каспари), а затем у многих растений внутренне тангентальные стенки. Только стенки, обра-

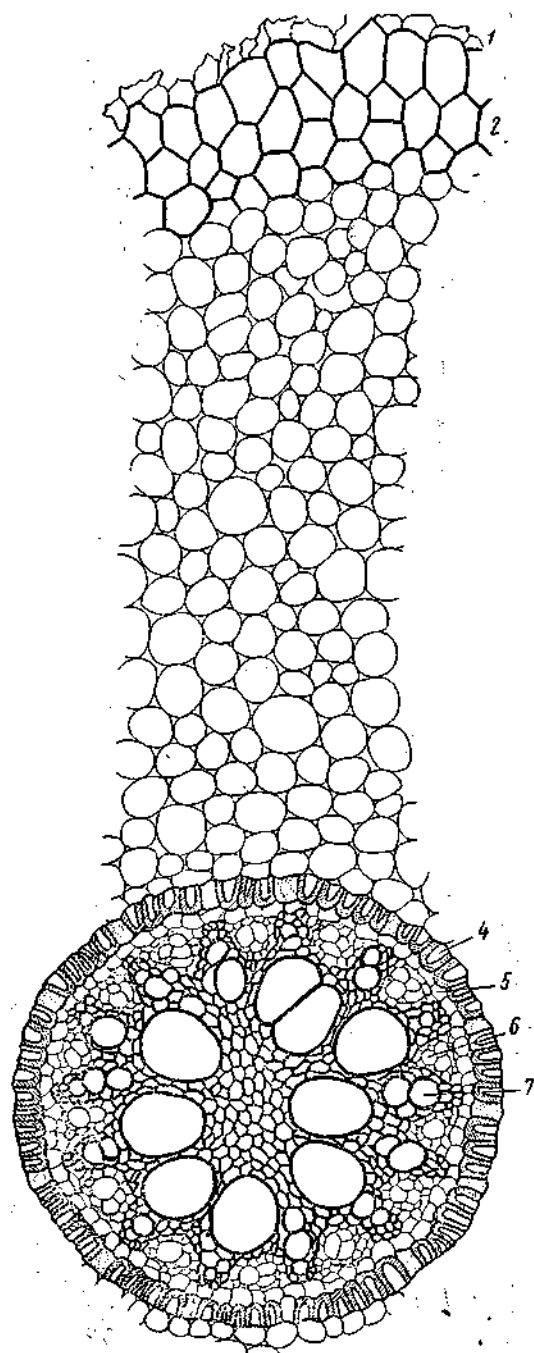


Рис. 32. Поперечный разрез корня ириса (*Iris*):

1 — остатки эпиллемы, 2 — экзодерма, 3 — основная паренхима, 4 — эндодерма, 5 — перицикл, 6 — флоэма, 7 — ксилема

ценные в сторону коры, остаются неутолщенными. К концу дифференциации живое содержимое клеток эндодермы отмирает, и стенки их пропитываются суберином. Эндодерма становится мертвым покровом центрального цилиндра, как бы изолируя его от первичной коры. В действительности это не совсем так. Некоторые клетки эндодермы остаются тонкостенными и не подвергаются суберинизации. Их называют пропускными. Дело в том, что первичная кора корня служит главным образом для накопления почвенных растворов, насыщаемых корневыми волосками. Естественно, что вода с растворенными веществами должна дальше поступать в центральный цилиндр корня для последующей транспортировки. Пропускные клетки, расположенные чаще всего против элементов ксилемы, как раз и направляют ток воды из первичной коры в сосуды и трахеиды центрального цилиндра. Только через пропускные клетки эндодермы совершается обмен веществ между первичной корой и центральным цилиндром корня.

Центральный цилиндр корня снаружи покрыт **перициклом**, состоящим из одного ряда живых паренхимных клеток. У некоторых растений, например у грецкого ореха (*Juglans regia*), он многослойный, у представителей семейства бобовых он местами однослойный, а в других местах — многослойный. Наибольшее распространение среди растений имеет однослойный перицикл. Клетки перицикла мелкие, с целлюлозной оболочкой и активным живым протопластом. Радиальные стенки перицикла не совпадают с радиальными стенками эндодермы, с которой он граничит. Перицикл является образовательной тканью с клетками, способными к делению, которое совершается не постоянно, а периодически.

Он имеет важное значение как **корнеродная ткань**. В перицикле, обычно против радиальных лучей ксилемы, из нескольких его клеток зарождаются боковые корни. Молодой боковой корешок в процессе роста пробивается через первичную кору наружу. Боковой корень по своему строению и функциям не отличается от корня, производящего его (см. рис. 31, 4). Перицикл способен также образовывать другие ткани, о чем будет сказано ниже.

Наибольший объем в центральном цилиндре корня занят проводящей тканью, представленной сложным радиальным пучком. В пучке ксилемные группы расположены радиально, напоминая на поперечном срезе своим расположением лучи звезды. Между лучами ксилемы расположены группы флоэмы. Число лучей ксилемы может быть различным. Например, у свеклы два луча, у злаковых обычно больше семи, у пальм число лучей достигает нескольких сотен.

Трахеи и трахеиды, как и вообще все элементы проводящей системы, дифференцируются из прокамбиальных тяжей, образующихся в плероме. Первыми рядом с перициклом возникают концы лучей, состоящих из кольчатых и спиральных трахеид, затем следующие располагаются ближе к центру. Развитие проводящих элементов от периферии к центру называется **экзархным** типом развития ксилемы, что свойственно корню. Элементы ксилемы, возникающие первыми, носят название **протоксилем**ы. Позднее вслед за ними, ближе к центру, появляется **метаксилема**, состоящая из трахей и трахеид (точечных, лестничных и сетчатых с большим диаметром по сравнению с элементами протоксилемы. В такой же очередности возникают в промежутках между лучами ксилемы ситовидные трубки, вначале **протофлоэма**, затем **метафлоэма**. Кроме указанных тканей, в центральном цилиндре корня имеется паренхимная ткань, окружающая проводящие элементы. Нередко ксилемные группы смыкаются в центре корня, и тогда центральная часть корня запята одним или несколькими крупными сосудами. Иногда центральная часть корня занята тонкостенной паренхимой или тяжом мертвой механической ткани. Все ткани корня, описанные выше, первичные.

Вторичные изменения корня. Первичное анатомическое строение корня у однодольных растений сохраняется на всю жизнь. Исключением являются, например, некоторые виды драцены (*Dracaena*). У голосеменных и двудольных закладывается вторичная образовательная ткань — камбий,

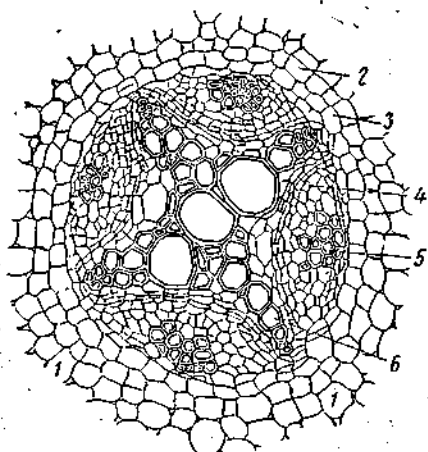


Рис. 33. Поперечный разрез корня боба (*Vicia faba*):

1 — первичная кора, 2 — энтодерма, 3 — перикамбий, 4 — камбий, 5 — флоэма, 6 — ксилема

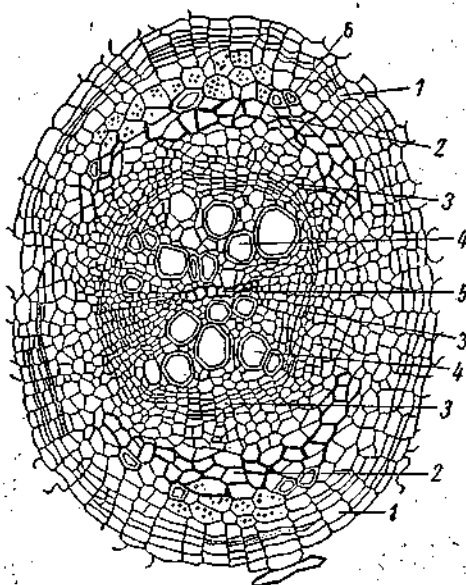


Рис. 34. Поперечный разрез корня капусты (*Brassica oleracea*):

1 — перидерма, 2 — первичная флоэма, 3 — камбий, 4 — вторичная ксилема, 5 — первичная ксилема, 6 — склеренхимные волокна

который, делясь, приводит ко вторичным изменениям корня. Камбий возникает в паренхимной ткани центрального цилиндра молодого корня. Вначале он имеет форму дуг, упирающихся концами в перикамбий и отделяющих ксилему от участков флоэмы (рис. 33). Дуги камбия разобщены в местах, где лучи ксилемы подходят к перикамбию. В это время участки клеток перикамбия над ксилемными лучами начинают делиться в тангентальном направлении, образуя новые клетки камбия, которыми замыкаются дуги. В результате возникает замкнутое извилистое кольцо камбия, отделяющее флоэму от ксилемы. Деятельность камбиального кольца заключается в делении клеток камбия тангентальными перегородками и в образовании новых элементов ксилемы и флоэмы, которые будут уже вторичными. Элементов ксилемы откладывается больше, чем элементов флоэмы. В межлучевых пространствах против флоэмы появляются сосуды вторичной древесины, вогнутые участки дуг камбия выпрямляются, и камбий принимает вид более или менее правильной окружности. Участки флоэмы отодвигаются и прижимаются нарастающими вторичными элементами к перикамбию. Камбий, кроме трахей и трахеид, внутрь от себя образует и паренхимные клетки, которые откладываются в виде радиально расположенных прослоек, образуя сердцевинные лучи.

После того как камбий принял вид правильной окружности, дальнейшее деление всех его клеток приводит к равномерному утолщению корня. Прежней анатомической картины с радиальным расположением лучей ксилемы и флоэмы уже нет. Теперь все пространство внутри

от замкнутого кольца камбия занято первичной и вторичной древесиной, а снаружи от этого кольца расположены элементы флоэмы (рис. 34).

Вслед за изменениями в центральном цилиндре корня происходят изменения в коровой части. Однослойные клетки перикамбия начинают делиться обычно по всей окружности, в результате чего возникает слой клеток вторичной образовательной ткани — пробкового камбия. Пробковый камбий, в свою очередь, делясь тангентальными перегородками,

откладывает слой пробковых клеток, а вовнутрь — один-два слоя живых клеток коры (феллодермы). Образуется вторичный покров — п е р и д е р м а. После появления слоя пробки, которая, будучи непроницаемой, как бы отрезает все живые элементы снаружки от себя, вся первичная кора корня вместе с эндодермой сбрасывается. Происходит «линька» корня.

С этого момента корень анатомически мало чем отличается от стебля. Отличительным признаком может служить звездочка первичной древесины в центре корня, в лучи которой упираются сердцевинные лучи. В дальнейшем вторичный рост корня совершается так же, как и вторичный рост стебля. Ксилема и флоэма корней и стеблей состоят из одних и тех же типов элементов, но корень имеет некоторое своеобразие.

Строение корнеплодов. Корнеплод — это сильно разросшийся мясистый главный корень, служащий растению для запаса питательных веществ. В строении корнеплода различают головку, шейку и корневое тело.

Головкой называется верхняя часть корнеплода стеблевого происхождения, несущая листья. Ниже головки находится **шейка** без листьев и боковых корешков, представляющая собой разросшееся подсемядольное колено — **гипокотиль**. Нижняя и основная часть корнеплода является собственно корнем (корневое тело), несущим боковые корешки и переходящим после утоньшения в «хвостик» (рис. 35).

Важнейшие корнеплоды — свекла, морковь, брюква, репа и др.

Строение корнеплода свеклы. Всходы с семядолями имеют корень первичного строения. С появлением первой пары настоящих листьев в корне начинаются процессы вторичного роста. Первичное строение корня свеклы

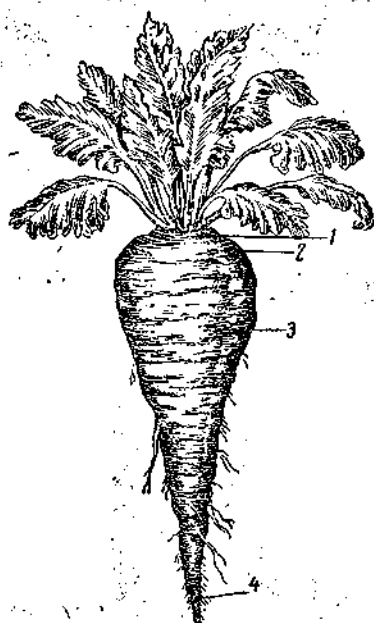


Рис. 35. Корень сахарной свеклы (*Beta vulgaris*):

1 — головка, 2 — шейка, 3 — корневое тело, 4 — хвостик корня

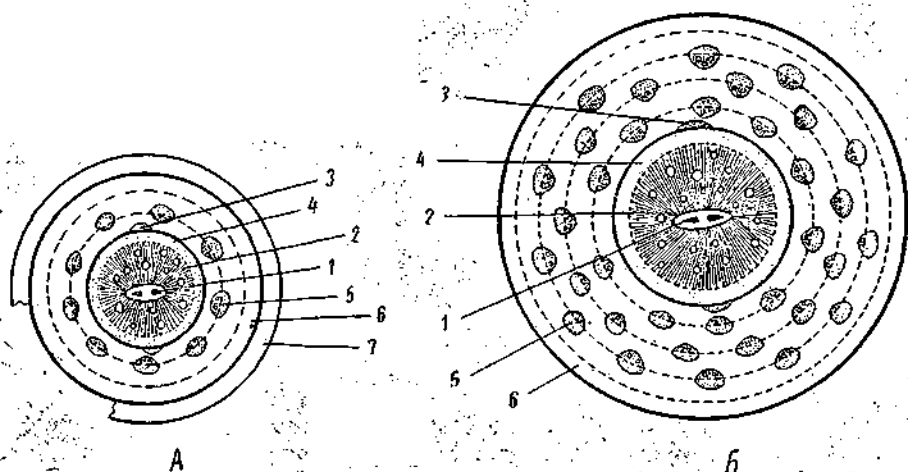


Рис. 36. Схема строения корня сахарной свеклы. А — при линьке (сбрасывание первичной коры); Б — после линьки:

1 — первичная ксилема, 2 — вторичная ксилема, 3 — первичная флоэма, 4 — вторичная флоэма, 5 — сосудисто-волокнистый пучок, 6 — перидерма, 7 — первичная кора корня

не отличается от такового других растений. На поперечном срезе видны широкий пояс первичной коры, состоящий из округлых клеток, размеры которых увеличиваются по мере приближения к центральному цилиндру, и эндодерма с утолщениями на радиальных стенках (пятна Каспари). Перикликл однослойный. Из него развиваются боковые корешки, которые располагаются по обе стороны главного корня, преимущественно в плоскости семядолей, по которым можно определить направление развития первых боковых корней у проростков свеклы (рис. 36).

В центральном цилиндре ксилема двулучевая, расположена по диаметру пучка. Первичная флоэма размещена двумя группами с двух сторон межлучевого пространства и отделена от ксилемы паренхимной тканью. Вторичные изменения начинаются с того, что в паренхимной ткани, расположенной под первичной флоэмой, возникают две камбиальные дуги,

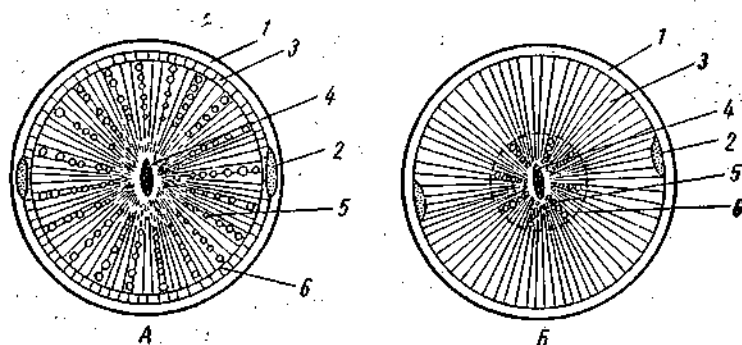


Рис. 37. Схема поперечных срезов корней. А — редька;
Б — морковь:

1 — пробка, 2 — первичная флоэма, 3 — вторичная кора, 4 — первичная ксилема, 5 — вторичная ксилема, 6 — камбий

отделяющие флоэму от ксилемы. Камбиальные дуги смыкаются за счет деятельности перикликла в участках против лучей ксилемы. Образуется сплошное овальной формы кольцо из клеток камбия, которые путем деления формируют элементы вторичной ксилемы внутрь и элементы вторичной флоэмы наружу. Между радиально расположенными сосудами образуется также большое количество древесинной паренхимы. Камбий, возникший из участков перикликла против ксилемных лучей, в процессе деления дает только паренхимные клетки, вследствие чего появляются два широких сердцевинных луча.

В процессе дальнейших изменений корнеплода перикликлу принадлежит огромная роль. Его клетки начинают интенсивно делиться в тангентальном и радиальном направлениях, образуя новые слои паренхимной ткани. В этой периклической паренхиме появляется пробковый камбий, приводящий к возникновению вторичной покровной ткани — перидермы. Первичная кора, отрезанная пробкой, под напором нарастающей периклической паренхимы разрывается, отмирает и сбрасывается. «Линька» корня у сахарной свеклы происходит в фазе от одной до пяти пар листьев. В дальнейшем наряду с увеличением числа листьев происходит утолщение и развитие главного корня, т. е. корнеплода — процесс третичных изменений. В паренхиме, образованной деятельностью перикликла, названной кольцевой паренхимой, развивается в виде довольно правильного кольца новый, второй камбий. Путем деления клеток камбия по кольцу появляются коллатеральные пучки, а между ними межпучковая паренхима. В конечном счете вырастает новый мощный слой кольцевой паренхимы, в которой закладывается третье кольцо камбиальных клеток, и так процесс повторяется до 8—12 раз. Все кольца камбия, функционируя (молодые интенсивнее старых), формируют корнеплод, богатый паренхим

ной тканью, служащей местом отложения питательных веществ, и, в первую очередь, тростникового сахара.

Строение корня моркови и редьки. Для первичного строения корня моркови (*Daucus carota*) и редьки (*Raphanus sativus*), так же как и свеклы, характерна двулучевая ксилема. Процессы вторичных изменений проходят в той же последовательности, как и у других растений. Отличительная особенность вторичного роста корня моркови заключается в том, что он приводит к формированию очень мощной вторичной коры, богатой крупноклеточной паренхимой, в массе которой в радиальном направлении разбросаны участки флоэмы. Ксилема развита слабо и представлена несколькими радиальными рядами трахей и трахеид, между которыми много паренхимной ткани. Механические ткани отсутствуют, вторичный покров представлен перидермой. Запасные вещества моркови находятся главным образом в коровой части (рис. 37, В).

Корень редьки, наоборот, отличается слаборазвитой вторичной корой и мощно развитой вторичной ксилемой, заполняющей почти весь корнеплод. Основной тканью в ней служит неодревесневшая паренхима ксилемы и радиальных лучей. Трахеи и трахеиды расположены по радиусам среди сочной запасующей ткани. Снаружи корнеплод покрыт перидермой (рис. 37, А).

Корни с особыми функциями (метаморфоз). Основной функцией корня является поглощение из почвы воды и растворов питательных веществ. Однако он выполняет и ряд других функций, что приводит к изменению формы и строения корня.

Особую группу составляют корнеплоды, рассмотренные нами выше, у которых видоизменяется зародышевый корень. У некоторых растений изменениям подвергаются боковые и придаточные корни: образуются особые округлой или продолговатой формы утолщения — **к о р н е в ы е к л у б н ы** (рис. 38). Клубневидные корни богаты паренхимой с запасными веществами, кроме того, на них возникают придаточные почки, которые служат для размножения.

Корневые клубни образуются у георгин, батата (*Ipomea batatas*), чистяка (*Ficaria*), орхидей (*Orchis*) и др.

Интересным типом являются корни, получившие название втягивающих. Эти корни могут сокращаться и втягивать под землю луковицы и корневища. Такой способностью обладают корни многих луковичных растений, водосборов (*Aquilegia*), касатиков, орхидей и т. д.

О п о р н ы е к о р н и, распространенные у некоторых растений, выполняют несколько функций. Наряду с всасыванием растворов солей и воды они служат дополнительной опорой для растения. Обычно это придаточные корни, образующиеся или из нижних узлов стебля, как, например, у кукурузы, или на боковых ветвях, как, например, у индийской смоковницы (*Ficus carica*). Спускаясь вниз, корни врастают в землю. Некоторые тропические деревья развивают огромное количество опорных корней, достигающих толщины телеграфного столба и больше. Одно растение, у которого оригинальная колоннада корней поддерживает крону, занимает иногда площадь более полугектара.

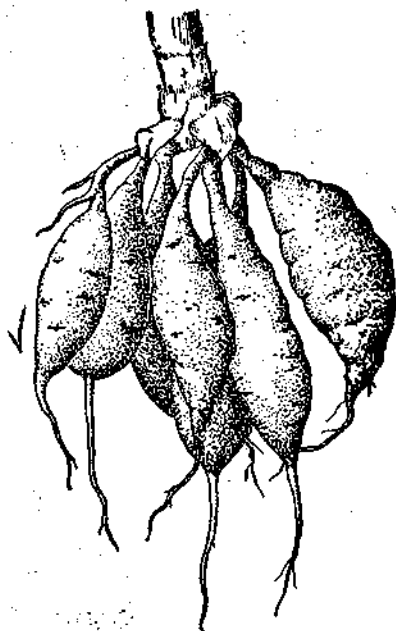


Рис. 38. Корневые клубни георгин (*Dahlia variabilis*)

Воздушные корни образуются у некоторых растений тропических лесов. У эпифитных орхидей, у бромелиевых и ароидных растений они свешиваются вниз и служат для поглощения атмосферной влаги. С поверхности воздушные корни покрыты несколькими слоями мертвых клеток, способных легко поглощать воду из атмосферы. У некоторых растений воздушные корни содержат хлорофилл и могут синтезировать органические вещества. К таким растениям относятся водяной орех (*Trapa natans*), многие тропические орхидеи, имеющие часто плоские листовидные корни, заменяющие иногда настоящие листья.

Дыхательные корни образуются у видов, произрастающих в илистой, болотной почве. Они характерны для многих растений

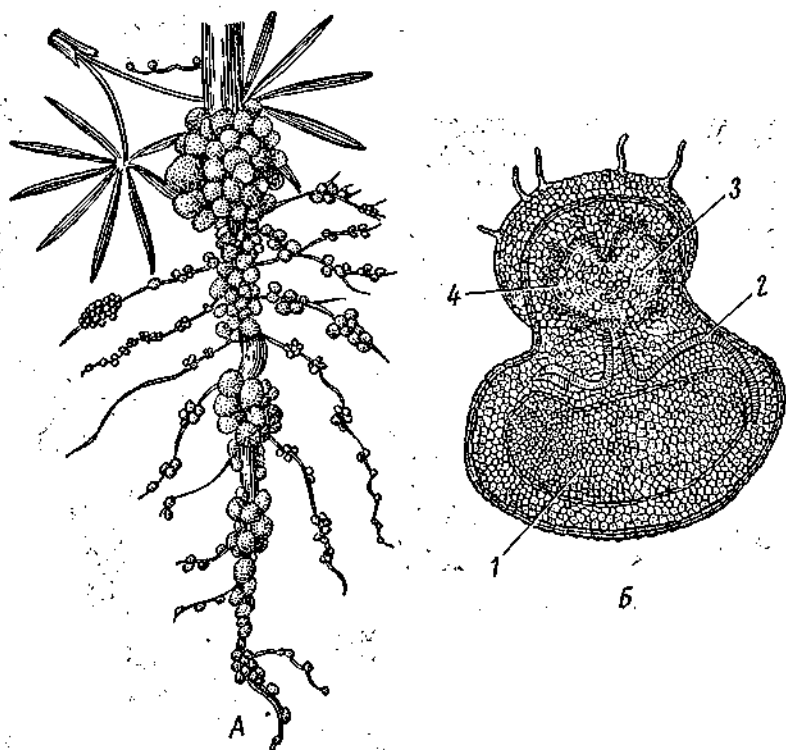


Рис. 39. Клубеньки на корнях люпина (*Lupinus*). А — общий вид корня с клубеньками; Б — разрез через клубенок;

1 — бактериоидная ткань, 2 — трахеиды, 3 — ксилема корня, 4 — камбий

мангровых лесов, расположенных на низменных берегах тропических морей. Эти корни растут из подземных корней или корневищ прямо вверх и выступают над поверхностью почвы. Имея на концах рыхлые ткани, они снабжают воздухом корни для дыхания и способствуют аэрации почвы.

Корни-прицепки развиваются у многих тропических лиан, у плюща (*Hedera helix*) и др. С их помощью растения прикрепляются к другим деревьям или скалам. Это придаточные корни, которые при соответствующих условиях могут выполнять и роль обычного корня.

Клубеньки на корнях бобовых растений. Важнейшим элементом, необходимым для построения тела и жизненных функций, является азот. Растения всегда окружены воздухом, в составе которого 78,03% (по объему) азота. Однако азот в газообразном состоянии непосредственно из воздуха высшими растениями восприниматься не может. Только немногие бактерии, грибы и синезеленые водоросли способны превращать атмосфер-

ный азот в неорганические соединения азота, в частности клубеньковые бактерии, живущие и размножающиеся в тканях растений. Сожительство эти бактерии только с растениями, принадлежащими к семейству бобовых. Между указанными организмами установился взаимно полезный симбиоз, в результате которого бобовые растения получают минеральные соединения азота, усваиваемого бактериями, а бактерии питаются углеводами, синтезированными растениями. Азотусваивающие бактерии из почвы проникают в молодые корни бобового растения. Корень реагирует на проникновение бактерий разрастанием тканей первичной коры. Начинается этот процесс делением клеток перидикла и образованием паренхимы, которая, выпячиваясь, образует на корне наросты, называемые клубеньками (рис. 39). В паренхимной ткани клубенька живут и размножаются клубеньковые бактерии. От центрального цилиндра корня в клубенек идет боковая ветвь проводящего пучка, которая, разветвляясь, с двух сторон охватывает ткань с бактериями. Таким образом, растение получает возможность транспортировать продукты жизнедеятельности бактерий (азотистые соединения) и использовать их. Кроме того, растение при помо-

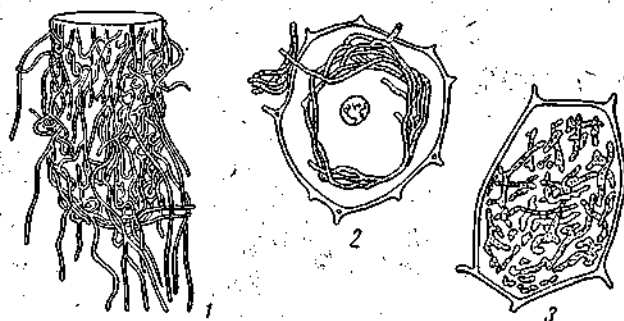


Рис. 40. Микорриза:

1 — наружная, 2, 3 — внутренняя

щи ферментов способно растворять бактерии, которые сами могут служить источником азота.

Следовательно, при помощи клубеньковых бактерий бобовые растения используют свободный азот атмосферы. Все ткани бобовых растений в связи с этим особенно богаты белком, что объясняет высокую питательность зерен гороха, фасоли, сои, а также сена клевера, люцерны, вики (*Vicia*), эспарцета (*Onobrychis*) и др. Бобовые растения не только сами обогащаются азотом, но и увеличивают содержание связанного азота в почве, который появляется в результате перегнивания опадающих листьев и остающихся в почве корней и клубеньков. Эта способность бобовых растений обогащать почву связанным азотом делает их хорошими предшественниками других культур в севообороте и обуславливает широкое применение их в сельском хозяйстве. Нередко бобовые растения (чаще всего люпин) используются в качестве сидератов (зеленого удобрения).

В последнее время широко распространилось применение бактериальных удобрений, представляющих собой концентрацию живых азотфиксирующих бактерий. При отмирании растений клубеньковые бактерии снова попадают в почву, где сохраняют способность размножаться и при контакте с корнями бобовых вновь заражают их. Впервые на существование азотфиксирующих бактерий в клубеньках бобовых растений указал акад. М. С. Воронин.

Микорриза — сожительство растений с грибами — широко распространена в растительном мире и имеет большое практическое значение. Симбиоз корней высших растений с многочисленными видами почвенных грибов связан с образованием грибокорня, получившего название мико-

ризы (от греч. «микос» — гриб и «риза» — корень). В указанном симбиозе гриб получает от растения углеводы, а сам снабжает растение водой и минеральными веществами. Кроме того, с помощью грибов недоступные растениям органические вещества почвы подвергаются разложению и содержащийся в них азот переводится в доступные растениям формы. Существуют следующие типы микориз: наружная, или эктотрофная, внутренняя, или эндотрофная, и наружно-внутренняя — экто-эндотрофная (рис. 40).

Эктотрофная микориза характеризуется тем, что гифы гриба образуют плотный чехол на поверхности корня и лишь отдельные гифы проникают на небольшую глубину по межклетникам внутрь корня. В этом случае корневые волоски отмирают или не образуются, а их функции выполняют гифы гриба. Эктотрофная микориза свойственна большинству наших древесных пород (видам клена — *Acer*, дуба, тополя, орешника — *Corylus*, липы — *Tilia*, сливы, груши, березы — *Betula* и др.).

Эндотрофная микориза характеризуется проникновением и размещением грибных гиф внутри клеток коры корня. Лишь отдельные гифы эндотрофной микоризы находятся снаружи. При эндотрофной микоризе корневые волоски на корне сохраняются. Внутренняя микориза образуется у очень большого числа видов травянистых и древесных растений. Внутреннюю микоризу имеют злаки (лисохвост — *Alopecurus*, коостер — *Bromus*, овсяница — *Festuca*, плевел — *Lolium*) и другие однодольные растения (орхидеи, лук, ирис), многие двудольные (герань, колокольчик — *Campanula*, земляника, клевер, донник и др.), некоторые деревья и кустарники (грецкий орех, домашняя слива, виноград и др.). Есть семейства, как, например, вересковые (*Ericaceae*), грушанковые (*Rubiacaceae*), орхидные (*Orchidaceae*), не способные существовать без микоризы. У некоторых растений (вереск — *Calluna*, брусника — *Vaccinium vitis idaea*, черника — *Vaccinium myrtillus* и др.) зачатки микоризы находятся даже в зародыше семени.

При экто-эндотрофной микоризе грибные гифы наряду с образованием наружного чехла проникают не только в межклетники, но и в клетки корня. Этот тип микоризы весьма распространен в природе и встречается у многих видов деревьев и кустарников.

Некоторые грибы микоризообразователи приспособлены к одному какому-либо виду, другие не обладают столь узкой специализацией и образуются на нескольких видах. В наших лесах обычными микоризообразователями являются разные виды грибов: масленик, мухомор, рыжик, моховик, подосиновик, подберезовик, белый гриб. Такие грибы обычно встречаются под пологом соответствующих деревьев.

Благодаря микоризе растения развиваются значительно лучше. Положительное влияние микоризы объясняется следующим: во-первых, гифы гриба своими ферментами и кислотами способствуют растворению труднорастворимых соединений и тем улучшают зольное питание растений; во-вторых, при эктотрофных и экто-эндотрофных микоризах увеличивается всасывающая поверхность корня, что имеет большое значение. Наконец, в эндотрофных микоризах наблюдается растворение при помощи ферментов гиф гриба, живущего в клетках корня, что также улучшает питание корня.

Сожительство корней с грибами впервые отмечено в 1881 г. русским ученым Ф. М. Каменским.

СТЕБЕЛЬ

Стебель — один из основных вегетативных органов высокоорганизованных растений. Он, как и другие органы, возник в процессе исторического развития растений в связи с переходом их к наземному существованию. Благодаря листьям, которые несет на себе стебель, сильно возрастает поверхность растений, граничащая со средой. Стебель поддерживает от-

ветвления с листьями и является посредником в продвижении веществ между важными органами растения — корнями и листьями. На стебле образуются цветки — органы полового размножения растений. Кроме указанных основных функций, стебель, видоизменяясь, может служить хранилищем запасных веществ и воды, органом защиты или прикрепления, а также органом вегетативного размножения.

Стебель растет и формируется в тесной связи с листьями и представляет собой осевую часть побега. Побегом называется стебель вместе с расположенными на нем листьями. Ниже будет дана характеристика стебля как главной осевой части побега и характеристика побега как части тела растения, в которой листья и стебель взаимосвязаны и взаимообуславливают друг друга.

В зачаточном состоянии стебель находится уже в семени. При прорастании семян вначале появляется зародышевый корень, а затем зародышевый побег, т. е. стебель, несущий листья. Направление роста стебля противоположно направлению роста главного корня. Стебель обыкновенно растет верхушкой вверх, что обусловлено явлением отрицательного геотропизма.

Почки. Стебель обладает верхушечным ростом. Главный и боковые стебли растут каждый своей верхушкой, которая представляет собой верхушечную почку. Зачатком любого побега является почка — верхушка стебля, прикрытая молодыми зачаточными листьями. Вершина стебелька, находящаяся в почке, называется конусом нарастания. Состоит она из меристематической ткани, клетки которой, делясь, образуют ряд слоев однородных клеток. Из них в дальнейшем формируются листья и ткани стебля.

В основании конуса нарастания, в наружном слое меристемы, образуются маленькие первичные бугорки — зачатки листьев, получившие название **п р и м о р д и а л ь н ы х**. Эти листья, налагаясь друг на друга, складываются в почку, которая является надежной защитой для нежной точки роста стебля (рис. 41). Самые наружные, наиболее крупные листья почки черепитчато налегают друг на друга. Они бурого цвета и выделяют обычно клейкие смоляные вещества. Их называют почечными чешуйками. Плотно смыкаясь, они надежно защищают внутренние части почки от промерзания и от испарения воды. В пазухах первичных бугорков закладываются вторичные бугорки, которые превращаются в боковые, или пазушные, почки. Из пазушных почек развиваются боковые ветки. Почки, которыми заканчиваются верхушки растущего стебля и его разветвлений, называют **в е р х у ш е ч н ы м и**. Те же почки, которые расположены в пазухах листа, называют **п а з у ш н ы м и**, или **б о к о в ы м и**. По своему строению верхушечные почки не отличаются от пазушных.

Из почки вырастает побег. Участки стебля, несущие листья, называются **у з л а м и**, а участки стебля между узлами — **м е ж д о у з**

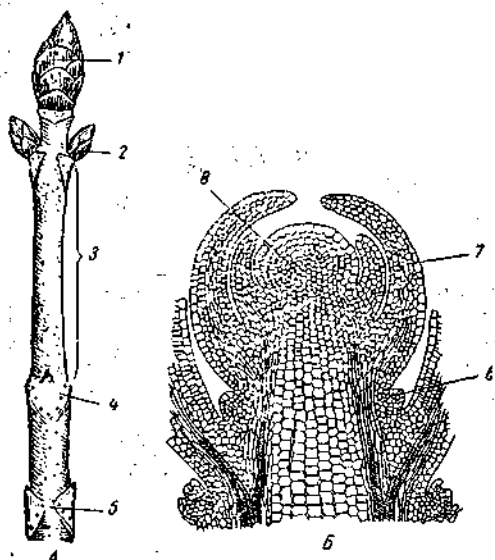


Рис. 41. Почки. А — побег каштана конского (*Aesculus hippocastanum*); Б — вертикальный разрез верхушки стебля вероники (*Veronica*):

1 — верхушечная почка, 2 — пазушные почки, 3 — междоузлие, 4 — листовый след, 5 — узел, 6 — зачатки пазушных почек, 7 — зачатки листьев, 8 — конус нарастания

л и я м и. Если междоузлия длинные, побеги называют удлинёнными, если они короткие — укороченными.

Почку можно рассматривать как зачаток укороченного листостебельного побега. По мере роста стебля в длину нижние листья почки увеличиваются и отгибаются вниз, междоузлия удлиняются, а из конуса нарастания образуются все новые зачаточные листья. Таким образом на вершине стебля происходит верхушечный рост.

Кроме верхушечного роста, стебли некоторых растений обладают еще вставочным, или интеркалярным, ростом. Он происходит благодаря сохранению участков меристемы над стеблевыми узлами. Интеркалярный рост стебля в основаниях междоузлий характерен для злаков. Полеглие злаковые растения способны снова принять вертикальное положение в результате усиленного роста вставочной меристемы по одной стороне узла. У деревьев и кустарников умеренных широт к концу лета (а в тропиках с наступлением засушливого периода) рост побегов прекращается, все почки — верхушечные и боковые — вступают в сезонный покой. Такие почки называют *покоящимися* или *зимующими*.

Весной при распускании почек наружные почечные чешуйки опадают, оставляя у основания вытягивающегося побега долго сохраняющиеся рубчики, так называемые почечные кольца.

Кроме вегетативных почек, из которых образуется побег, в пазухах листьев развиваются также цветочные почки, из которых образуются цветки или соцветия. Имеются и смешанные почки — из них развиваются побеги с листьями и цветки. Пазушные почки могут быть одиночными или групповыми. В последнем случае, расположенные по длине побега, они называются сериальными (жимолость татарская — *Lonicera tatarica*), поперек побега — коллатеральными (слива), а расположенные мутовками, называются мутовчатыми (облепиха — *Hippophaë*).

Не все почки на растениях вырастают в побеги или цветки, многие из них остаются на долгое время в покоящемся состоянии, превращаясь в спящие почки (глазки). Они все время нарастают стеблевой частью внутри ствола вслед за ежегодным приростом древесины. Спящие почки трогаются в рост после удаления верхушечной почки или после удаления стебля над почкой. Такие нарушения, как поранения, срубание ствола, обмерзание, приводят к пробуждению спящих почек. Если побеги появляются на старых стволах или ветвях, их называют водяными побегами, или волчками. Побеги-волчки имеют крупные листья и развиваются быстрее обычных побегов. Волчки можно видеть на дубе, вязе, клене, рябине, тополе. На плодовых деревьях их уничтожают. Стрижкой и обрезкой ветвей пробуждают к деятельности спящие почки, вследствие чего получают густую крону, вызывают образование плодовых ветвей и т.д.

Различают еще придаточные, или адвентивные, почки, имеющие большое значение в жизни растения и в практическом растениеводстве. В отличие от пазушных они образуются не из наружных тканей (экзогенно), а из внутренних (эндогенно). В стеблях и корнях они начинают развиваться большей частью из камбия или из перидикла. После срубания многих древесных пород на пнях из придаточных почек развиваются побеги, называемые пневой порослью. Листья ее бывают крупными и рост побегов более быстрый, чем на обычных ветвях. У многих растений придаточные почки могут образоваться на корнях и давать подземные придаточные побеги — корневую поросль, или корневые побеги. Придаточные почки у некоторых растений возникают и на листьях.

Ветвление стебля. Только изредка встречаются растения с неветвистым стеблем, как, например, подсолнечник, кукуруза, пальма и др. Рост стебля, как правило, влечет за собой ветвление его. Ветви развиваются из па-

зущих почек. Главный стебель называется осью первого порядка; ветви, развивающиеся из его пазушных почек, называются осями второго порядка; ветви, развивающиеся на этих последних, — осями третьего порядка и т. д.

Процесс ветвления появился в процессе исторического развития у многоклеточных организмов как способ расчленения тела на стебель, лист, корень.

Существуют четыре типа ветвления: дихотомическое, моноподиальное, ложнодихотомическое и симподиальное (рис. 42).

Дихотомическое ветвление является основной первичной формой ветвления растений, от которой возникли все остальные. Оно свойственно низкоорганизованным растениям: водорослям, грибам, лишайникам, мохообразным и плаунам. При переходе к наземному образу жизни дихотомия стала сменяться более совершенными в морфологическом и фи-

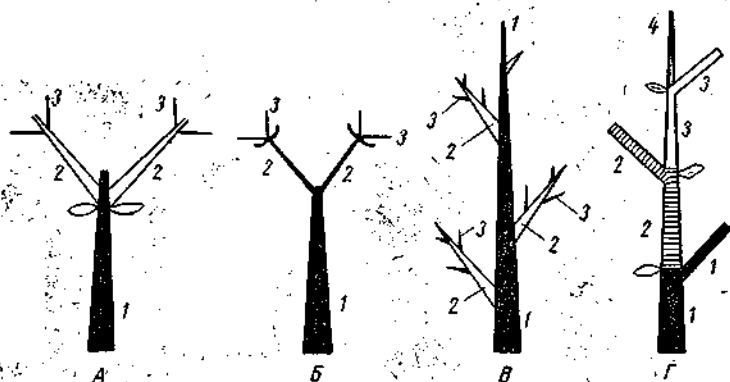


Рис. 42. Типы ветвления стеблей (схема). А — ложнодихотомическое; Б — дихотомическое; В — моноподиальное; Г — симподиальное.

1, 2, 3, 4, — оси 1-го и последующих порядков

зиологическом отношении способами ветвления — симподиальным и моноподиальным. При дихотомическом ветвлении точка роста вильчато разделяется на две новые равнозначные ветви, которые, в свою очередь, также раздваиваются.

Ложнодихотомическое ветвление отличается от дихотомического тем, что точка роста не раздваивается, а прекращает свой рост. Под верхушечной почкой закладываются супротивно две боковые почки, которые, одновременно трогаясь в рост, образуют развилок. Таким образом, ось первого порядка прекращает рост, заменяясь супротивно расположенными осями второго порядка и т. д. Указанный способ ветвления наблюдается у омелы (*Viscum*), гвоздики (*Dianthus*), сирени (*Syringa*), конского каштана (*Aesculus hippocastanum*) и др.

Основными формами ветвления современных растений являются моноподиальное и симподиальное.

При моноподиальном ветвлении главный стебель, развивающийся из семени, растет своей верхушкой до конца жизни растения, обладая как бы неограниченным верхушечным ростом. Боковые ветви (оси второго, третьего и т. д. порядков), развивающиеся из боковых почек, растут, как и главный стебель, обнаруживая моноподиальное ветвление. Размеры ветвей уменьшаются от основания ствола к верхушке. При моноподиальном ветвлении у деревьев образуется высокий прямой ствол, ценящийся в кораблестроении и вообще в строительстве. Такое ветвление широко распространено как у низших, так и у высших растений, нередко встречаясь среди покрытосеменных, особенно травянистых растений; оно

является господствующей формой ветвления для хвойных. Подобным ветвлением отличаются ель, пихта (*Abies*), лиственница, сосна (*Pinus*), кедр (*Cedrus*) и др.

Симподиальное ветвление — наиболее совершенный тип ветвления, господствующий у покрытосеменных. Как и при моноподиальном ветвлении, боковые ветви здесь возникают ниже верхушечной точки роста. Отличительным свойством симподиального ветвления является последующее прекращение роста и опадение верхней части материнского побега и замена ее одной из боковых ветвей, которая растет в вертикальном направлении, как бы продолжая рост главного стебля. Эта боковая ветвь, в свою очередь, вскоре прекращает рост, ее верхушка отмирает,

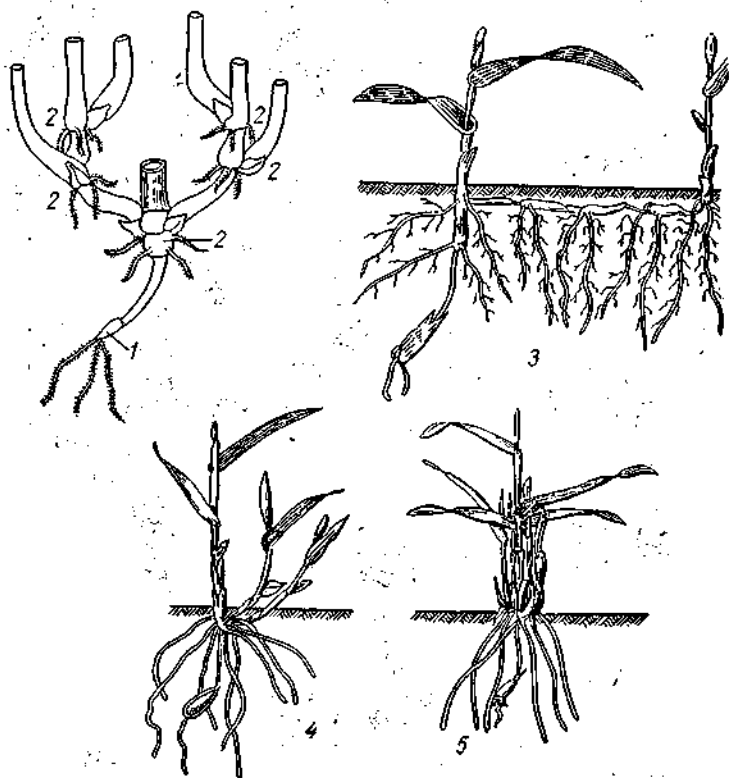


Рис. 43. Схема и типы кущения злаков:

1 — зерновка с зародышевыми корнями, 2 — узлы кущения с придаточными корнями, 3 — корневищный, 4 — рыхлокустовой, 5 — плотнокустовой

заменившись осью третьего порядка и т. д. Создается «главная ось», состоящая из отдельных участков — системы последовательно заменяющих друг друга боковых побегов возрастающих порядков.

Боковые ветви развиваются также по типу симподиев. Крона дерева при этом имеет раскидистый характер, как, например, у березы, ивы, яблони, груши, сливы и вообще у большинства лиственных древесных и кустарниковых растений. Симподиальное ветвление свойственно также большинству травянистых растений (томат, картофель, хлопчатник и т. д.).

Последовательное отмирание верхушечных почек явилось одним из полезных признаков в процессе приспособления растений. Полезность указанного процесса подтверждается такими приемами, как «обрезка», «чеканка», которыми часто пользуются при выращивании культурных растений. Дело в том, что всякая верхушечная почка тормозит распускание пазушных почек. Отмирание или удаление верхушечных почек на осях растения улучшает для других пазушных почек приток ростовых веществ,

что способствует заложению новых почек в массовом количестве. Распускание большого количества почек делает побеги укороченными. На таких побегах закладываются цветочные почки — носители урожая. Кроме того, обилие веточек обеспечивает развитие огромного количества листьев (фотосинтезирующей поверхности). Отсюда становится понятным, почему «обрезка», «чеканка» приводят к лучшей урожайности и скороспелости. Изучение закономерностей ветвления имеет огромное практическое значение, позволяющее регулировать урожайность.

Кущение злаков заслуживает особого внимания как способ ветвления стеблей злаковых растений. Ветвление у злаков происходит только в одной зоне — у поверхности почвы. На подземной части зародышевого побега появляется утолщение, представляющее собой несколько очень сближенных узлов с очень короткими междоузлиями — так называемый **узел кущения**. Из него появляются придаточные корни (узловые корни), образующие впоследствии главную массу корневой системы. Вслед за узловыми корнями возникают боковые стеблевые побеги из почек, заложив-

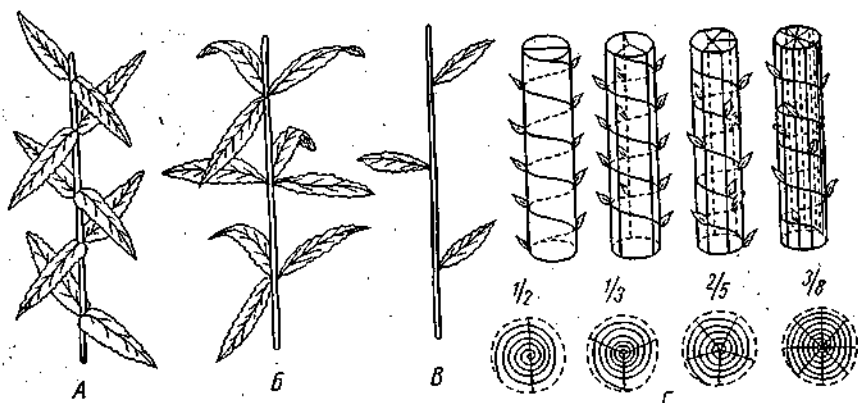


Рис. 44. Листорасположение. А — супротивное; Б — мутовчатое, В — спиральное, Г — спиральное в $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$

шихся в узле кущения. В пазухах первых листьев каждый новый побег (ось второго порядка) в подземной части также образует свой узел кущения с новыми корнями и побегами, которые, в свою очередь, тоже могут куститься. Степень и характер кущения зависят от условий среды и вида растения (рис. 43).

По характеру кущения различают растения **рыхлокустовые** и **плотнокустовые**. У первых побеги отходят под углом от узла кущения, находящегося в земле, или растения образуют корневища и побеги, которые располагаются на концах этих корневищ, — так возникают рыхлые кусты.

У вторых образуется плотный куст из многих тесно прилегающих друг к другу побегов, иногда направленных от узла кущения вертикально вверх. Узел кущения при этом находится на поверхности почвы. С глубиной залегания узлов связана зимостойкость растений.

Листорасположение. Закономерности листорасположения связаны с приспособлением растений к условиям освещения. У семенных растений различают три основных типа листорасположения: очередное, или спиральное, супротивное и мутовчатое (рис. 44).

Очередное листорасположение наиболее распространено. Оно характеризуется спиральным расположением листьев по одному на каждом узле побега. Спираль получится, если места прикрепления листьев соединить последовательно один за другим линиями. Существуют различные варианты очередного листорасположения, свойственные опре-

деленным видам растений, каждый вариант изображается формулой листорасположения. Для написания формулы нужно подсчитать число листьев по спирали, начиная с какого-либо листа, до листа, расположенного по вертикали над ним, а также число оборотов спирали, сделанных при таком подсчете. Линия соединения вертикально расположенных листьев на побеге называется ортостихой, а число оборотов от листа до листа, расположенного на ортостихе, — листовым циклом.

Очередное листорасположение обозначают в виде дроби, у которой числителем является число оборотов спирали в листовом цикле, а знаменателем — число листьев в этом цикле. Листорасположение у злаков, березы, винограда — $\frac{1}{2}$, ольхи — $\frac{1}{3}$, груши, смородины, сливы — $\frac{2}{5}$, редьки, льна — $\frac{3}{8}$, жасмина — $\frac{5}{13}$ и т. д.

Супротивным называют такое листорасположение, когда один узел на стебле несет два листа, расположенных друг против друга. Для меньшего затенения каждая следующая пара супротивных листьев всегда имеет перпендикулярное направление по отношению к предыдущей. Супротивное расположение листьев наблюдается у многих растений, например у представителей семейства губоцветных (Labiatae).

Мугловчатое расположение листьев встречается сравнительно редко. Оно характеризуется тем, что на стеблевом узле имеются три и более листьев, расположенных кольцеобразно (олеандр — *Nerium oleander*, вороний глаз — *Paris quadrifolia* и т. д.).

Укороченные и удлиненные побеги. Побеги с длинными междоузлиями, а следовательно, со сравнительно редким расположением листьев, называют удлиненными. Наоборот, побеги с короткими междоузлиями, часто настолько сближенными, что трудно увидеть само междоузлие, называют укороченными. На укороченных побегах из-за скученности узлов, несущих листья, трудно рассмотреть порядок расположения листьев. Примером укороченных побегов могут служить, во-первых, почка, у которой на зачаточном стебле имеется масса узлов с листьями, во-вторых, сахарная свекла, морковь, одуванчик, у которых листья в виде розетки спирально расположены на головке и отходят от укороченного стебля с сильно сближенными узлами. Укороченные побеги имеют большое значение в плодородстве. Плодовые деревья и ягодные кустарники (яблоня, груша, смородина, крыжовник и др.)

Рис. 45. Удлиненный и укороченный однолетние побеги яблони

образуют как удлиненные, так и укороченные побеги (рис. 45). Укороченные побеги, называемые плодущими, в изобилии образуют цветки, а позже плоды. Удлиненные побеги обычно бесплодны или малоплодны. Ежегодный прирост укороченных побегов незначителен; листовые узлы на них настолько сближены, что веточка кажется состоящей из одних узлов без междоузлий. Обрезкой удлиненных побегов на практике регулируется плодоношение растения.

Иногда стебель имеет зеленую окраску и лишен листьев. Безлистные зеленые ассимилирующие стебли, несущие в верхней части соцветие или цветок (подорожник — *Plantago*, лук, примула, одуванчик), называют стрелками.

Видоизменения побега (метаморфозы). Видоизменения побега связаны с выполнением стеблем дополнительных функций, например защитных,

хранилища запасных веществ, вегетативного размножения и др. К распространенным метаморфозам побега относятся клубни, луковицы, корневища, колючки и усики.

Стеблевыми клубнями называют утолщенные мясистые части стебля. Образуются они у одних растений над землей как мясистое утолщение главного стебля (у кольраби), у других утолщены боковые побеги, как, например, у некоторых эпифитных тропических орхидей, у третьих, например, у картофеля и земляной груши, клубни образуются под землей. Эти утолщенные окончания подземных побегов развиваются в

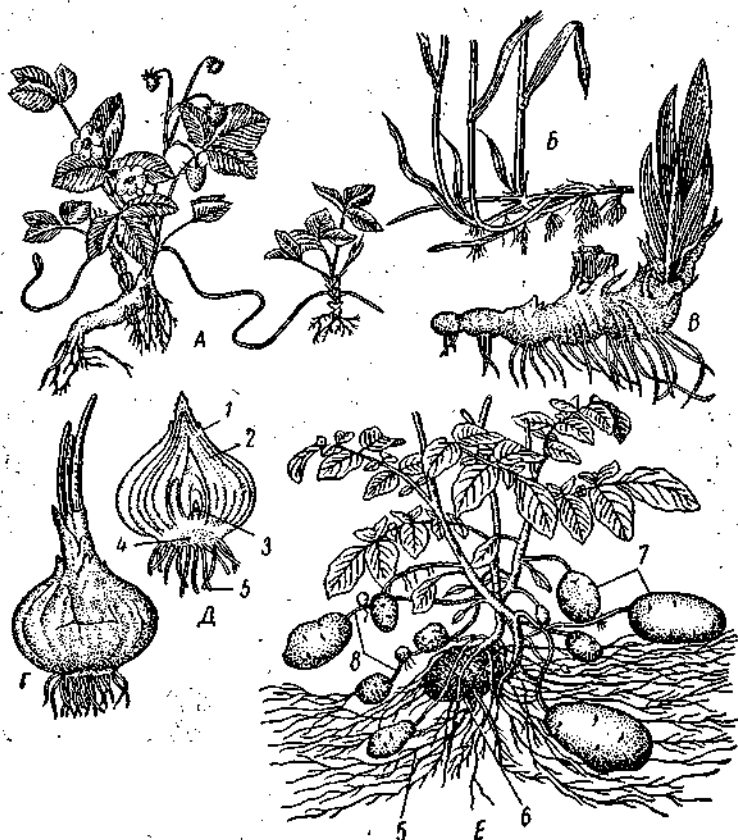


Рис. 46. Видоизменения (метаморфозы) побега. А — укороченное корневище земляники (*Fragaria*) и ее укореняющиеся побеги (усы); Б — корневище пырея (*Agropyron repens*); В — корневище касатика (*Iris*); Г — плечатая луковица лука (*Allium*); Д — луковица в разрезе; Е — клубни картофеля, развившиеся на подземных стеблях (столонах):

1 — сухие чешуи, 2 — сочные чешуи, 3 — почка, 4 — донце, 5 — придаточные корни, 6 — материнский клубень, 7 — молодые клубни, 8 — столоны

пазухах подземных бесцветных листьев. Удлиненные подземные побеги у картофеля получили название столонов. Клубень можно считать укороченным стеблевым побегом со сближенными междоузлиями. Листья на клубнях редуцируются до малозаметных и рано опадающих чешуек, оставляющих листовые рубцы в виде глазков, расположенных по всему клубню по спирали. В каждом глазке, имеющем вид углубления, находится 3—5 пазушных почек, из которых прорастает обычно одна наиболее жизнеспособная. На клубне различается верхний конец с верхушечной почкой и пуповинный конец — место прикрепления клубня к столону. Клубень картофеля образуется в процессе вторичного роста. Эпидермис рано сме-

няется перидермой, и взрослый клубень покрыт пробкой. Главная масса клубня картофеля состоит из крахмалоносной паренхимной ткани вторичной коры, более узкой зоны паренхимы первичной коры и сердцевинки. Пучки биколлатерального типа, у которых луб после возникновения сильно разрастается. Камбий вместе с межпучковым камбием образует кольцо. В пучке он производит очень незначительное количество древесины, состоящей из мелких сосудов и трахейд. Основная масса паренхимы образуется камбием вне пучков.

Клубень служит местом отложения запасных питательных веществ, большей частью крахмала. Подземные клубни являются также органами вегетативного размножения растений (рис. 46).

Луковица тоже представляет собой видоизменение побега. Она состоит из укороченного плоского или выпуклого стебля, называемого донцем, на котором сидят видоизмененные белые мясистые листья, богатые питательными веществами, особенно сахаром. Снаружи луковица покрыта сухими листьями, которые предохраняют внутренние, сочные, от высыхания и загнивания. Происхождение укороченных листьев называемых луковичными чешуями, различно. У лилии луковичные чешуи — это видоизмененные листья. У многих растений, как, например, у луков, все чешуи являются только расширенными основаниями листьев, которые после вегетации к осени отмирают и опадают. Из нижней части донца развиваются придаточные корни, а на вершине донца — почка. Из почки у большинства луковичных растений вырастает верхушечный побег, а из боковой пазушной почки формируется новая луковица. У других растений (белый подснежник — *Galanthus nivalis*, нарцисс — *Narcissus odoratus*) надземные стебли развиваются из пазушной почки, а верхушечная почка луковицы превращается в новую луковицу. У чеснока, сорного полевого лука (*Allium rotundum*) в пазухах луковичных чешуй из пазушных почек развиваются луковицы, называемые детками, или зубками, в результате чего образуется сложная луковица.

Существуют надземные луковицы и так называемые клубнелуковицы. У чеснока, у многих диких луков листовые или цветочные почки видоизменяются, превращаясь в мелкие луковички, служащие для вегетативного размножения.

Примером растений с клубнелуковицами могут служить шафран (*Crocus*), гладиолусы (*Gladiolus*) и др. Внешне клубнелуковицы похожи на луковицы; на самом же деле они представляют собой разросшийся стебель, богатый питательными веществами; прикрытый сверху сухими пленчатыми листьями-чешуями. По форме луковицы бывают шаровидными, яйцевидными, продолговатыми, сплюснутыми и т. д. Служат они для перенесения неблагоприятного времени года, а также для вегетативного размножения. Луковичные растения — обитатели главным образом степей и полупустынь (см. рис. 46).

Корневище называется подземный стебель, внешне похожий на корень. Оно отличается от корня наличием мелких чешуйчатых или пленчатых листьев, оставляющих рубцы после опадения, а также отсутствием чехлика на точке роста (см. рис. 46). Корневища встречаются у многолетних травянистых растений и служат им для вегетативного размножения. Они бывают длинными и тонкими, как у осоки (*Carex*) и пырея (*Agropyron repens*), или короткими и толстыми, как у щавеля, весеннего первоцвета, касатика. В почве корневища располагаются горизонтально или косо сверху вниз. Растут верхушкой, где имеется точка роста. Из узлов корневища развиваются придаточные корни. Злейшие сорные растения, например, пырей, свинорой (*Cynodon dactylon*), имея горизонтально ветвящиеся корневища, образуют много надземных побегов и быстро размножаются вегетативно. Ползучими корневищами обладают многие луговые злаки: мятлик сплюснутый (*Poa compressa*), костер безостый (*Bromus inermis*), бекмания (*Beckmannia eruciformis*), называемые корневищными. Дру-

гие злаки имеют корневища с короткими трудноразличимыми междоузлиями — их называют кустовыми. У них побеги, всегда выходящие из узлов, образуют плотный (типчак — *Festuca sulcata*, пучка дернистая — *Deschampsia caespitosa*) или рыхлый куст (райграс английский — *Lolium perenne*, ежа сборная — *Dactylis glomerata*, тимфеевка — *Phleum pratense*). Ветвятся корневища, как и надземные стебли, моноподиально и симподиально.

Суккулентами называют толстые сочные растения, стебли или листья которых содержат водоносную паренхиму с большим запасом воды. У различных видов кактусов сочные стебли безлистные, их листья превратились в колючки, защищающие растения от поедания животными. Стебель в этом случае выполняет роль листьев (ассимиляция углерода) и является в то же время хранилищем запасов воды (рис. 47). У ряда рас-



Рис. 47. Видоизменения надземных побегов. А — колючки боярышника (*Crataegus*); Б — филлокладий рускуса (*Ruscus*); В — плоские стебли кактуса (*Cactus*):

1 — филлокладий, 2 — цветок, 3 — лист

тений стебли зеленые и выполняют функции листьев, которые рано опадают (испанский дрок — *Spartium junceum*, верблюжья трава), или же листья редуцированы до небольших чешуй, хвощи — *Equisetum*, эфедра — *Ephedra*, спаржа — *Asparagus*).

Филлокладиями называют видоизмененные стебли, получившие плоскую листовидную форму. Они всегда находятся в пазухах мелких, часто незаметных настоящих листьев. На таком листоподобном побеге образуются листья в виде мелких чешуй, в пазухах которых развиваются цветки (иглица — *Ruscus*). Филлокладии встречаются у представителей многих семейств, обитающих преимущественно в засушливых районах (см. рис. 47).

Колючки появляются на растениях как образования, служащие для защиты от поедания животными. У многих древесных и травянистых растений укороченные побеги превращаются в колючки. Стеблевые колючки находятся в пазухах листьев, от которых после опадания сохраняются рубцы. Иногда колючки разветвлены (гледичия, цитрусовые), чаще же они простые, как у дикой груши (*Pyrus comitinis*), терновника (*Prunus spinosa*) и т. д.

Уски — очень распространенное видоизменение побега. Происхождение их из побегов можно определить тем, что они как стеблевые

образования выходят из пазух редуцированных листьев. Усики чувствительны к прикосновению и служат для прикрепления к другим предметам и растениям (виноград, дыня — *Cucumis Melo*, огурец — *Cucumis sativus*, тыква и др.).

Форма, размеры и типы стебля. Стебли очень разнообразны по форме роста, по очертанию в поперечном разрезе, величине и продолжительности жизни.

Длина стебля растений, образующих розетку листьев, не превышает обычно нескольких миллиметров, с другой стороны, известны лианы (индийские ротанги) с длиной стебля до 300 м. Поражают огромной величиной деревья, растущие в Австралии и горах Калифорнии. Зарегистрированы деревья эвкалипты высотой 155 м с длиной окружности основания 30 м. В Калифорнии мамонтово дерево (*Sequoia gigantea*) имеет высоту 142 м и длину окружности основания 36 м. В более северных районах деревья достигают высоты: пихта (*Abies sibirica*) — 75 м, ель (*Picea excelsa*) — 60 м, тополь (*Populus alba*) — 40 м и т. д.

Долговечность растений определяется в пределах от нескольких недель до нескольких тысячелетий. Мамонтово дерево живет 5000 лет, кипарис (*Cupressus sempervirens*) — 3000 лет, дуб — 1200 лет, липа — 1000 лет, сосна — 500 лет, яблоня — 200 лет, виноград — 80 лет. В Грузии до сих пор сохранились тысячелетние тиссовые рощи, а в Воронежской области — дубы, посаженные Петром Великим.

По форме роста стебли бывают прямостоячие, восходящие, стелющиеся, цепляющиеся, вьющиеся и др. Большинство высших растений имеют прямостоячие стебли, растущие вертикально вверх с тем или другим наклоном. У некоторых травянистых растений стебель приподнимающийся, т. е. у основания направлен параллельно почве, а затем идет вверх, как, например, у куриного проса (*Panicum crus galli*). Многие растения обладают длинным и очень тонким стеблем, не обеспечивающим вертикальное расположение растений. Для поддержки стебля у таких растений выработались особые приспособления, позволяющие им использовать в качестве опоры другие растения. Такие стебли получили название лазающих, или вьющихся, а растения, имеющие такие стебли, называются лианами. Лианы могут быть деревянистыми и травянистыми. Стебли их обвиваются вокруг растений, являющихся для них опорой. У одних растений спирали направлены по часовой стрелке (хмель — *Humulus lupulus*, полевая гречишка — *Polygonum convolvulus*), у других — против часовой стрелки (вьюнок — *Convolvulus arvensis*).

Большое распространение имеют многолетние деревянистые лианы, как, например, виноград (*Vitis silvestris*), лимонник (*Schizandra chinensis*), глициния (*Wistaria chinensis*) и др.

Распространены также лазающие лианы, которые используют опору, прикрепляясь к ней при помощи усиков или придаточных корешков или вставая в нее, как, например, плющ и хмель. Хмель, кроме того, и обвивает опору. Богаты лианами тропические леса и леса влажных субтропиков. Лианы — светолюбивые растения, развивающие массу листьев, как только выберутся при помощи опор на освещенные места.

Стебли, стелющиеся по земле, называют плетями или усами. Плетни отличаются от усов тем, что они облиственны, имеют обычно короткие междоузлия и могут укореняться в узлах. Усы же снабжены длинными междоузлиями и способны укореняться конечной почкой. Плетни есть у всех известных бахчевых культур: арбуза (*Citrullus edulis*), дыни, тыквы, а также у огурца и т. д. Не менее известны усы земляники, при помощи которых она вегетативно размножается.

В поперечном разрезе стебли имеют различные очертания. У большинства растений они округлые. Нередко встречаются четырехгранные стебли, свойственные, например, растениям семейства губоцветных. Бывают стебли многогранные и ребристые. У злаков надземный стебель в междо-

узлиях полый и называется соломиной. Полый стебель распространен у многих растений семейств зонтичных (Umbelliferae), тыквенных и др.

В зависимости от типа стебля, его ветвления и продолжительности жизни растения делятся на деревья, кустарники, полукустарники и травянистые.

Деревья имеют деревянистый многолетний стебель с главным стволом и развитой кроной. Кустарники также имеют многолетний деревянистый стебель, который начинает ветвиться близко от поверхности почвы. Главный ствол обычно отсутствует. Высота кустарников не превышает 4—6 м (шиповник, малина, смородина, сирень). Полукустарниками называют растения, у которых побеги в нижней части одревесневшие, а в верхней — травянистые. Травянистые побеги ежегодно отмирают и возобновляются каждую весну (полынь — *Artemisia*, астрагал, зверобой — *Hypericum* и др.).

Травянистые растения бывают однолетними, двулетними и многолетними. Они отличаются травянистым стеблем, надземные побеги ежегодно отмирают. Однолетние травянистые растения свой жизненный цикл от семени до семени завершают в течение одного вегетационного периода. К ним относится большинство культивируемых растений. Двулетние растения проходят жизненный цикл в течение двух лет, после чего погибают. Например, сахарная свекла на первый год жизни образует корнеплод и розетку прикорневых листьев, на втором году на корнеплоде развиваются стебли с цветками и плодами.

Многолетние травянистые растения ряд лет сохраняют подземные части (корневища, корни) и ежегодно сбрасывают и возобновляют надземные части (люцерна, одуванчик и т. д.). Перечисленные типы растений изображаются следующими знаками: деревья и кустарники — $\frac{1}{2}$, многолетние травы — $\frac{1}{4}$, двулетние — $\odot$, однолетние — $\odot$.

Анатомическое строение стебля. Стебли растений чрезвычайно разнообразны не только по форме и выполняемым функциям, но и по внутреннему строению.

Они обладают длительным ростом в длину за счет верхушечной меристемы, находящейся в конусе нарастания. Из поверхностных тканей конуса нарастания образуются листья, а в их пазухах из пазушных почек — ветви. Проводящая система стебля формируется и функционирует в тесной связи с проводящей системой листьев, число которых на стебле из года в год увеличивается, что влечет за собой развитие проводящей системы и разрастание стебля в толщину. Различают первичное и вторичное строение стебля. Первичное строение стебля получается в результате дифференцирования меристемы конуса нарастания, вторичное строение — после вторичного прироста за счет деятельности камбия.

Первичное строение стебля. Несмотря на большое разнообразие в деталях строения стеблей различных растений, характер возникновения и дифференциация первичных тканей его у высших растений — процесс вполне закономерный. В конусе нарастания стебля из инициальных клеток образуются меристематические ткани. Из этих тканей после деления и дифференциации клеток возникают первичные ткани покрова, первичной коры и центрального цилиндра. В центральном цилиндре среди основной ткани дифференцируется прокамбий, дающий начало проводящей системе. Согласно теории туники и корпуса, у растений, образующих однослойную тунику, она дифференцируется в эпидермис, а корпус в этом случае образует первичную кору и центральный цилиндр. При наличии многослойной туники самый наружный слой дает эпидермис, а внутренний слой участвует в образовании первичной коры или ее наружной части. Типичным для однодольных растений принято считать отсутствие в стебле дифференциации на кожицу, кору и осевой цилиндр. Следует отметить, что кожа и центральный цилиндр имеются у всех растений, но кора или пограничные слои коры и центрального цилиндра — эндодерма и перицикл — у

многих однодольных выражены слабо или не дифференцированы. При первичном строении стебель покрыт эпидермисом. Он отличается вытянутыми вдоль стебля клетками с малоизвилистыми стенками и редким расположением устьиц. Строение эпидермиса нами было рассмотрено выше (см. стр. 46).

Первичная кора, расположенная под эпидермисом, состоит из нескольких, иногда многих рядов паренхимных клеток, значительная часть которых содержит хлорофилловые зерна и служит ассимилирующей тканью. Механические ткани в первичной коре могут быть в виде склеренхимы или колленхимы, у некоторых растений присутствует та и другая механическая ткань. У большинства двудольных наружный слой первичной коры превращается в колленхиму, которая расположена

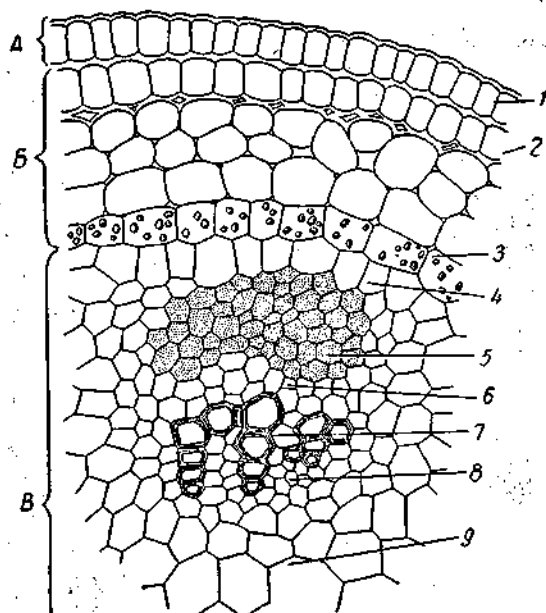


Рис. 48. Первичное строение стебля. А — эпидермис; В — первичная кора; В — центральный цилиндр:

1 — эпидермис, 2 — колленхима, 3 — крахмалосное влагалище (эндодерма), 4 — перикл, 5 — флоэма, 6 — камбий, 7 — ксилема, 8 — ксилемная паренхима, 9 — сердцевина

в виде тяжей (губоцветные, зонтичные) или в виде кольца (тыквенные, пасленовые). В первичной коре колленхима и склеренхима могут располагаться не только близко от эпидермиса, но и во внутренних слоях паренхимы. Самый внутренний слой первичной коры стебля дифференцируется в эндодерму, называемую в стебле крахмалосным влагалищем. Клетки эндодермы, у которой радиальные стенки иногда утолщены (пятна Каспари), содержат мелкие крахмальные зерна (рис. 48).

Осевой, или центральный цилиндр (стель), занимает центральную часть стебля внутри от эндодермы, с которой граничит самый наружный слой центрального цилиндра — перикл. Под ним располагаются проводящие ткани, которые, в свою очередь, охватывают сердцевину.

Вся система проводящих тканей в осевых органах, рассматриваемая как единое целое, является стелой. В состав стелы входят, кроме ксилемы и флоэмы, перикл, сердцевинные лучи и сердцевина.

В процессе исторического развития наземных растений происходило усложнение и увеличение размеров стелы, причем увеличилась общая поверхность контакта между мертвыми элементами ксилемы и живыми клетками. У растений палеозойского времени тип стелы был наиболее примитивным и представлял собой ксилему в виде сплошной центральной колонны, окруженной флоэмой, без сердцевины. Наиболее примитивный тип стелы получил название протостелы. Из протостелы произошла сифоностела, которая отличается тем, что центральная часть ксилемы превратилась в сердцевину стебля. У современных растений более совершенный тип стелы, которая является, по существу, рассеченной в радиальном направлении сифоностелой. Через прорывы в массе сифоностелы сердцевина соединяется с внешней частью стебля и создает более тесный и обширный контакт с паренхимой. Такая стела относится к

типу диктиостелы. Разобщенные прорывами участки ее в дальнейшем превратились в проводящие пучки (рис. 49).

Первый слой стелы осевых органов — перикцикл. Он состоит из одного или нескольких рядов клеток паренхимной или прозенхимной формы. Перикцикл с клетками паренхимной формы при их делении дает начало лучевой паренхиме. В нем могут возникнуть придаточные корни, почки и вторичные меристемы. Многослойный перикцикл из прозенхимных клеток превращается в склеренхимные тяжи (мотыльковые, крапивные, конопля) или в сплошное кольцо склеренхимы (у многих тыквенных, гераниевых и др.).

Центральная часть цилиндра занята живой паренхимной тканью, получившей название сердцевинной. В стебле сердцевина сообщается с первичной корой при помощи паренхимной ткани, расположенной радиальными рядами и получившей название

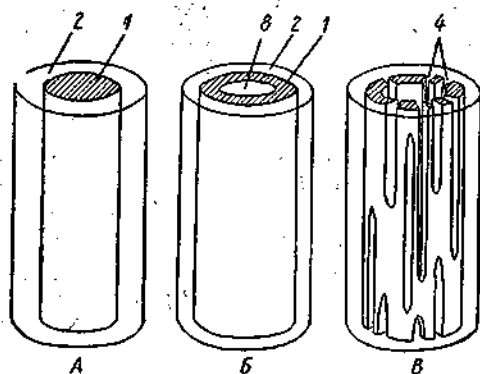


Рис. 49. Основные типы стелы. А — протостела; Б — сифоностела; В — диктиостела: 1 — ксилема, 2 — флоэма, 3 — сердцевина, 4 — прорывы в стеле в месте вхождения листа

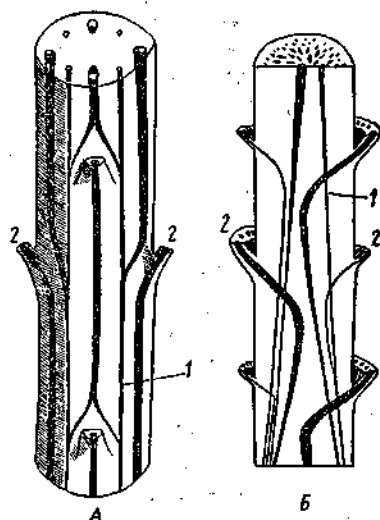


Рис. 50. Схема прохождения сосудистых пучков. А — сосудистые пучки у двудольных растений; Б — сосудистые пучки у однодольных растений (пальмовый тип):

1 — листовые следы (проводящие пучки), 2 — основание листа

сердцевинных лучей. Нередко в центральной части сердцевинной клетки отмирают и заполняются воздухом, или в ней образуется полость. Полые стебли известны у тыквенных, зонтичных, злаковых и др. В узлах ткань сердцевинной обычно сохраняется до конца жизни стебля.

Проводящая система расположена в центральном цилиндре среди основной ткани. По характеру проводящей системы различают стебли пучкового и непучкового строения.

Развивается проводящая ткань из прокамбия, который возникает в области плеромы (туники) непосредственно под конусом нарастания. Из прокамбиальных тяжей дифференцируются коллатеральные сосудисто-волокнистые пучки закрытого или открытого типа. У некоторых травянистых растений и у большинства древесных пород возникает сплошное прокамбиальное кольцо, клетки которого дифференцируются непосредственно в первичную флоэму, замкнутое кольцо камбия и в первичную ксилему. При образовании из прокамбия элементов проводящей ткани первые сосуды — трахеиды и ситовидные трубки — состоят из протоксилемы и протопфлоэмы, затем появляется метаксилема и метафлоэма. Ксилема обращена к внутренней части стебля, а флоэма — кнаружи. Проводящие пучки обычно сопровождаются механической тканью. Склеренхимная ткань (на поперечном срезе) иногда окружает проводящие пучки или расположена над участком флоэмы и под ксилемой.

Проводящая система стебля тесно связана с проводящей системой листьев. Из каждого листа проводящие пучки входят в стебель и продолжают в нем, образуя так называемые листовые следы. Проводящая система стебля состоит в основном из листовых следов. Специальные стеблевые пучки чаще всего представлены в узлах стебля, где они сплетаются, формируя анастомозы (перемычки) между листовыми следами.

Каждый листовой след (проводящий пучок) начинает дифференцироваться в конусе нарастания стебля у основания листового зачатка (первичные бугорки), откуда он вместе с ростом листа нарастает в лист и с другой стороны распространяется в стебель. Листовые следы, проходя вниз по стеблю, соединяются с другими пучками, идущими из нижерасположенных листьев. Существуют два основных типа смыкания листовых следов между собой. При первом листовой след, пройдя вдоль одного или нескольких междоузлий, раздваивается, а разветвления его сливаются с листовыми следами других листьев. При втором способе листовой след, не раздваиваясь, нижним концом присоединяется к следу другого листа или же, не достигая следа нижерасположенного листа, изгибается, и связь с ним происходит при помощи анастомозов в узле стебля.

У голосеменных и двудольных листовые следы проходят вдоль междоузлий отвесно, на одинаковых расстояниях от оси стебля, и поэтому на поперечных срезах через междоузлия располагаются в один круг. У однодольных из основания листа в стебель входит группа листовых следов, которая проникает внутрь на различную глубину, после чего, изгибаясь, проходит вниз не отвесно, как у двудольных, а постепенно, приближаясь к периферии стебля. Пройдя таким образом несколько междоузлий, листовой след соединяется у периферии стебля с листовыми следами нижерасположенных листьев. Таким прохождением пучков объясняется разбросанность их на поперечном срезе (рис. 50).

Строение стебля однодольных. Анатомическое строение стебля однодольных в основном характеризуется отсутствием длительно функционирующей меристемы камбия, а следовательно, закрытыми проводящими пучками и так называемым пальмовым типом прохождения листовых следов, отражающимся на картинах поперечных разрезов стеблей своеобразной разбросанностью проводящих пучков (рис. 51).

В стеблях однодольных прокамбиальные пучки все свои клетки дифференцируют в элементы ксилемы и флоэмы. Пучки получаются закрытыми, т. е. без пучкового камбия, и стебли однодольных за редким исключением (драцена, юкка — *Jussia*, алоэ — *Aloë*) не обладают вторичным ростом. После окончательного формирования проводящих пучков утолщение стебля возможно только за счет разрастания живых клеток.

Замкнутые пучки на поперечном срезе беспорядочно разбросаны в массе основной ткани. По направлению от периферии к центру размеры пучков увеличиваются. У многих злаков сердцевина разрыхляется, клетки ее отмирают, заполняются воздухом, после чего сердцевина становится белой, как, например, у кукурузы. Если сердцевина отмирает еще в раннем возрасте, то с ростом органа она разрывается, и стебель становится полым, превращаясь в соломинку. У злаков с полым соломинкой пучки расположены почти по окружности, ближе к краю стебля (рожь, пшеница). Механическая ткань в стеблях однодольных представлена в виде склеренхимного кольца под эпидермисом на периферии органа и тяжелой склеренхимы в виде обложек при пучках. У многих однодольных механическая прочность стебля обеспечивается склеренхимными обкладками при многочисленных проводящих пучках. Механическая ткань укрепляет пучки либо с наружной стороны, полукругом охватывая их (рис. 52), либо окружает пучок со всех сторон. У некоторых растений склеренхимное кольцо под эпидермисом представляет собой как бы результат слияния механических обкладок при пучках. В дальнейшем параллельно с увеличением механической нагрузки стебля при росте его в длину и при образовании новых ответвле-

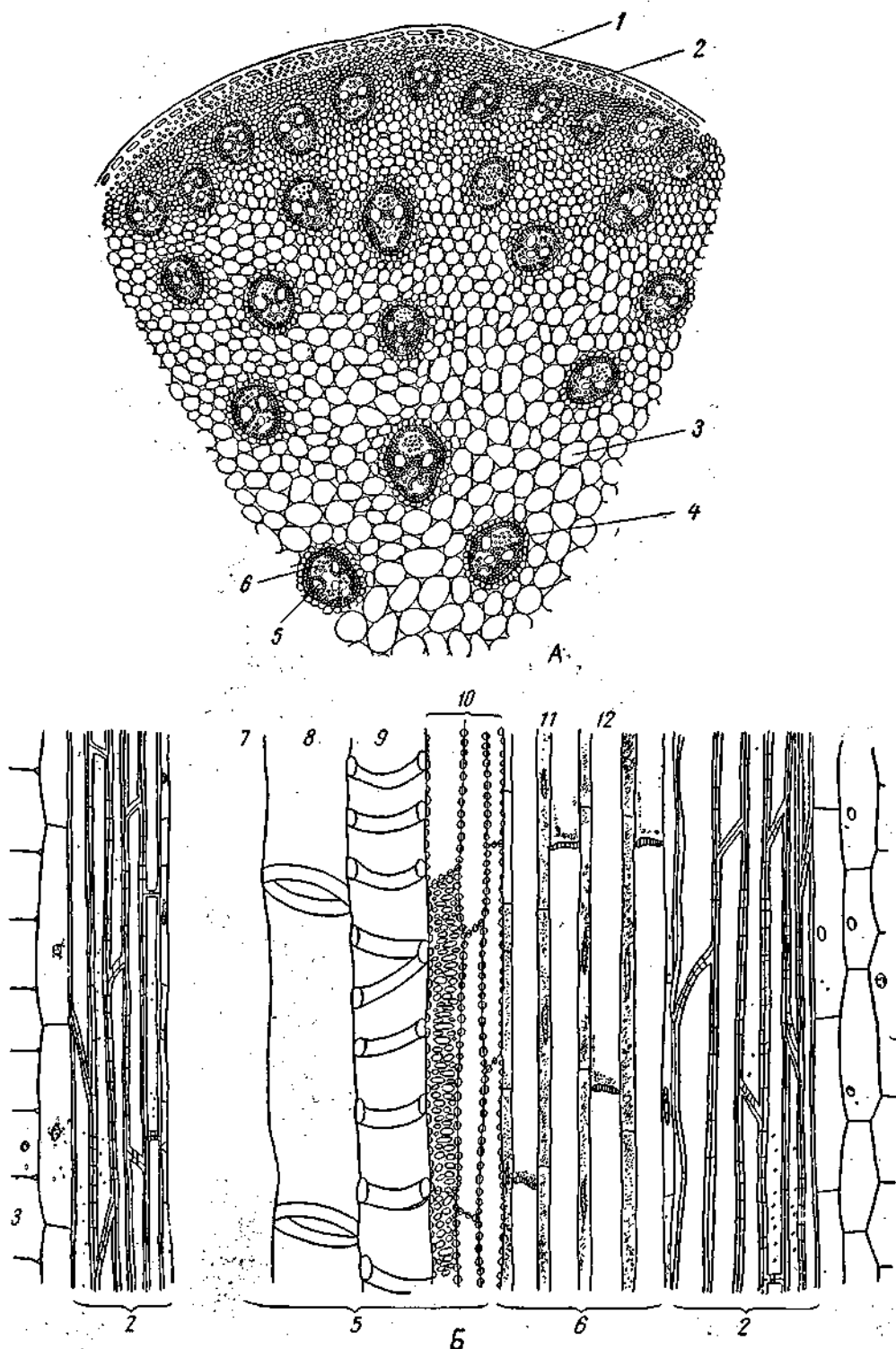


Рис. 51. Строение стебля кукурузы. А — поперечный разрез стебля; Б — продольный разрез проводящего пучка.

1 — эпидермис, 2 — механическая ткань (склеренхима), 3 — основная паренхима, 4 — проводящий пучок на поперечном разрезе, 5 — ксилема, 6 — флоэма, 7 — воздушная полость, 8 — кольчатый сосуд, 9 — кольчато-спиральный сосуд, 10 — ксилемная паренхима, 11 — клетки-спутники, 12 — ситовидные трубки.

ний и листьев стенки клеток кожицы и основной паренхимы дополнительно утолщаются, одревесневают, и стебель склерифицируется. В стеблевых узлах злаков происходит слияние пучков, идущих из листьев по междоузлиям и из пазушных спящих почек. Образуются перегородки в узлах стебля, хорошо заметные в полых соломинах.

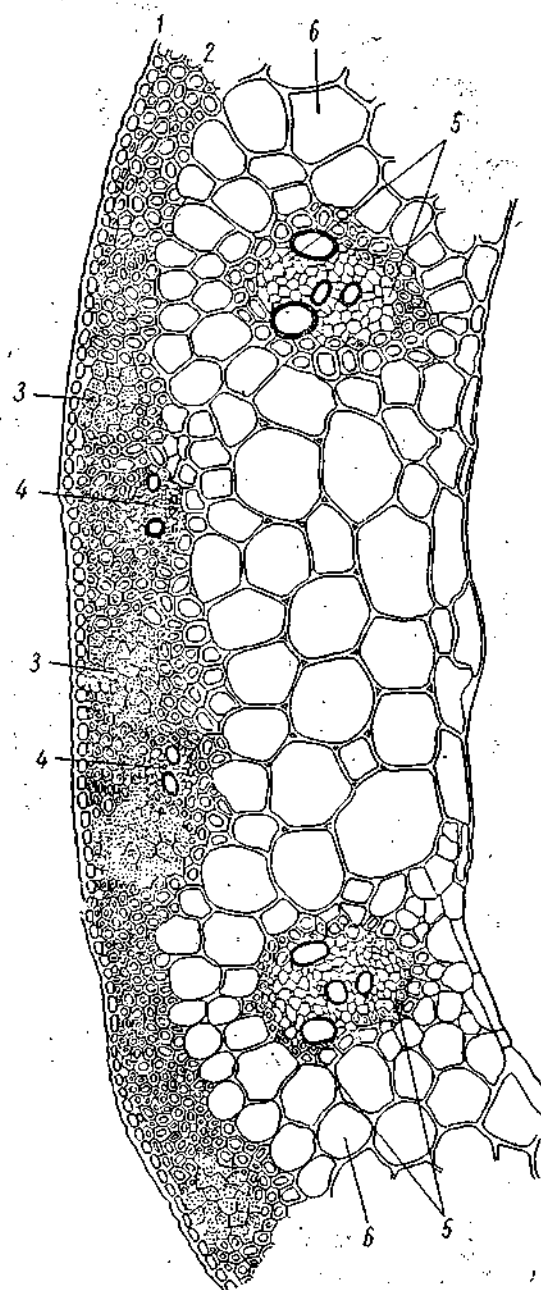


Рис. 52. Поперечный разрез стебля ржи (*Secale cereale*):

1 — эпидермис, 2 — склеренхима, 3 — хлорофиллозная паренхима, 4 и 5 — проводящие пучки, 6 — основная паренхима

торыми размещена паренхима сердцевинных лучей. Первичные ткани дают типичную картину первичного строения стебля, описанную выше. Сосудисто-волокнистые пучки в отличие от однодольных растений открытые (имеют камбий) и расположены правильным кругом. Вторичные изменения в данном случае происходят за счет деятельности пуч-

Вторичное строение стебля. Вторичное строение стебля возникает вследствие утолщения органа за счет деятельности вторичных меристем. Главная роль в этом процессе принадлежит камбию. Все ткани, образованные в результате деления клеток камбия, являются вторичными в отличие от первичных, получивших свое начало от первичных меристем конуса нарастания.

У голосеменных и двудольных происходит вторичный прирост, который, начавшись, может продолжаться до конца жизни растений, т. е. десятки и сотни лет. По характеру проводящей системы различают два основных типа стебля: стебли пучкового строения и стебли непучкового строения. Различие указанных типов заложено уже в конусе нарастания стебля. Однако нужно отметить, что у многих двудольных пучковое строение бывает временным и в процессе вторичного роста может давать картину беспучкового строения.

В стеблях пучкового строения прокамбий под конусом нарастания закладывается в форме отдельных тяжей, резко отграниченных от окружающей основной паренхимы. Прокамбиальные тяжи дифференцируются в коллатеральные проводящие пучки, между ко-

кового камбия, как правило, функционирующего недолго и не изменяющего в значительной степени картину первичного строения (лютик — *Ranunculus*). Если же пучковый камбий функционирует длительное время, то это приводит к накоплению элементов вторичной ксилемы и флоэмы, пучки становятся больше, стебель значительно утолщается (кирказон — *Aristolochia*).

Растений с пучковым типом строения стебля среди двудольных немного. Гораздо больше растений, у которых пучковое строение стебля временное и в процессе вторичного роста переходит в беспучковое.

Рассмотрим эти процессы на примере подсолнечника (рис. 53). На поперечном срезе стебля, сделанного недалеко от конуса нарастания, можно рассмотреть его пучковое строение в начале вторичного утолщения. Снаружи стебель одет эпидермисом с крупными волосками. За эпидермисом следует зона первичной коры, состоящая из колленхимы, основной паренхимы и заканчивающаяся слоем клеток, заполненных крахмальными зёрнами, — крахмалоносным влагаллием (эндодермой). В центральном цилиндре один круг сосудисто-волокнистых пучков открытого типа. Над каждым пучком тяж склеренхимных волокон, образованный перичиклом, укрепляющий флоэму снаружи. Флоэма состоит из ситовидных трубок с клетками-спутниками и из лубяной паренхимы. Между флоэмой и ксилемой слой мелких клеток образовательной ткани — камбия. Клетки камбия расположены радиальными рядами друг над другом. По существу, камбием является один слой клеток, остальные — отложенные камбием молодые клетки, не успевшие еще дифференцироваться в элементы луба или древесины. За камбием, ближе к центру, расположена ксилема. Среди крупных сосудов ксилемы живые клетки древесинной паренхимы.

Благодаря делению клеток камбия кнаружи образуются новые элементы флоэмы, а конутри новые элементы древесины. По своему происхождению это вторичные ткани. Луб и древесина, возникшие из прокамбия, т. е. первичные, находятся дальше от камбия, за сформированными им вторичными тканями. На этом процессы вторичного роста не заканчиваются. После начала деятельности пучкового камбия слой живых паренхимных клеток, расположенных между пучками, приобретает способность к делению и становится вторичной меристемой, получившей название межпучкового камбия. Отрезки межпучкового камбия соединяются с отрезками пучкового камбия, и в стебле подсолнечника возникает камбиальное кольцо, благодаря которому в дальнейшем вторично происходит нарастание в толщину. Межпучковый камбий, так же как и пучковый, делением своих клеток дает начало тканям флоэмы и ксилемы. Межпучковые пространства заполняются новыми элементами, сами пучки разрастаются и сливаются, образуя сплошной слой вторичной древесины. (Ближе к центру сохраняется первичная древесина.) Снаружи к древесине примыкает сплошным кольцом камбий, а за ним идет сначала вторичная, а затем первичная флоэма. Центральная часть стебля внутри от пучков занята сердцевинной, состоящей из крупных паренхимных клеток. Таким образом, стебель, имевший в начале своего развития пучковое строение, благодаря деятельности вторичных меристем — камбия и межпучкового камбия — превратился в стебель с непучковым строением.

Многие двудольные приобретают непучковое строение стебля с самого начала формирования тканей. У таких растений еще в конусе нарастания прокамбий закладывается не в виде отдельных тяжей, а сплошным замкнутым кольцом. Затем прокамбий дифференцируется в первичную флоэму, замкнутое кольцо камбия и в первичную ксилему. В дальнейшем вторичный рост осуществляется путем деления клеток камбиального кольца. Клетки камбия, делясь тангентально, образуют конутри от

себя радиальные ряды элементов вторичной ксилемы, а снаружки от себя — небольшое количество вторичного луба. Процессы нарастания могут продолжаться из года в год. Описанный тип строения стебля свойствен многим травянистым растениям, кустарникам и деревьям.

Для характеристики травянистого стебля с непучковым строением рассмотрим стебель (поперечный срез) льна (рис. 54). Под эпидермисом, покрытым кутикулой, располагается хлорофиллоносная паренхима первичной коры, заканчивающаяся не всегда хорошо заметным крахмалоносным влагалищем (эндодермой). За эндодермой по кругу тяжами расположены лубяные волокна, клетки которых на поперечном срезе округлые или многогранные. Это толстостенные клетки с оболочками из клетчатки, ради которых в основном возделывается лен. За группами лубяных волокон расположена узкая полоска клеток луба, затем кольцо камбия, а за ним радиальные ряды вторич-

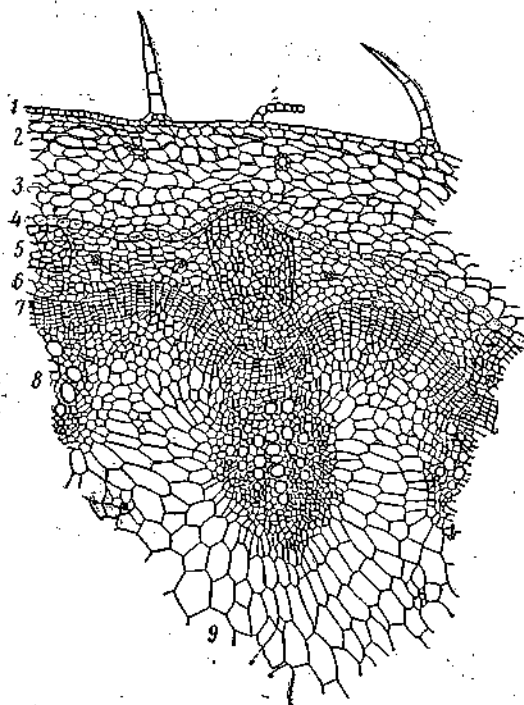


Рис. 53. Часть поперечного разреза стебля подсолнечника (*Helianthus annuus*):

1 — эпидермис с волосками, 2 — пластинчатая колленхима, 3 — первичная кора, 4 — крахмалоносное влагалище (эндодерма), 5 — склеренхима, 6 — флоэма, 7 — камбий, 8 — ксилема, 9 — сердцевина

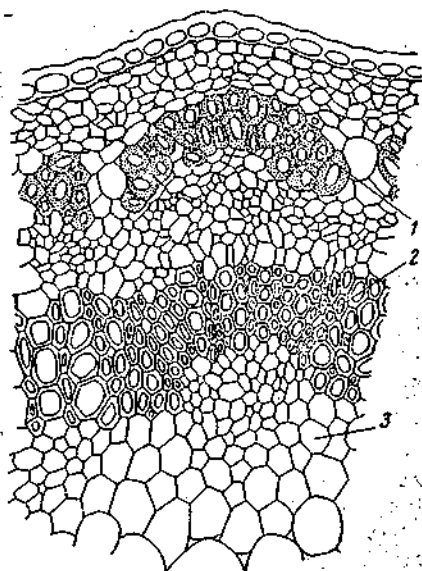


Рис. 54. Поперечный разрез стебля льна-долгунца:

1 — лубяные волокна, 2 — ксилема, 3 — сердцевина

ной древесины, сменяющиеся ближе к сердцевине первичной древесиной. В самом центре стебля в результате разрыва и разрушения паренхимных клеток сердцевины образовалась полость.

Основное отличие в строении древесного стебля от травянистого заключается в том, что процесс утолщения древесного стебля длится неопределенно долго, в то время как утолщение стебля травянистого растения ограничено. Различие структур указанных стеблей больше количественного, чем качественного характера.

Вторичное строение стебля древесного растения. В стволе дерева различают кору и древесину. Между ними лежит слой образовательной ткани — камбия, за счет деятельности которого происходит ежегодное нарастание и древесины, и коры. Все, что откладывается камбием внутри ствола, составляет вторичную древесину (ксилему). Слой, выделенные камбием снаружки от себя, образуют вторичную кору.

К а м б и й — меристематическая ткань, имеющая характерное строе-

ние. Клетки камбия прозенхимной формы. Длина их во много раз превышает ширину. Это узкие четырехгранные призматические клетки с двускатными или односкатными поперечными стенками. На поперечном разрезе они имеют вид прямоугольников, расположенных друг над другом радиальными рядами (рис. 55). Стенки клеток состоят из клетчатки, тонкие. Радиальные стенки толще тангентальных, с простыми порами. Клетки содержат мелкозернистую цитоплазму с удлинненным ядром. Деление клеток камбия совершается главным образом в тангентальном направлении, при этом последовательно отлагаются клетки, из которых дифференцируются внутрь от камбия ксилема и наружу флоэма. Камбий активно делится весной, становясь как бы многослойным, благодаря чему кора весной легко снимается с дерева, так как тонкие стенки камбия легко разрываются. В процессе деления камбий откладывает элементов ксилемы больше, чем элементов флоэмы, поэтому масса стебля состоит преимущественно из древесины, покрытой сравнительно узким поясом коры.

В процессе нарастания древесины кольцо камбия увеличивается за счет увеличения размеров камбиальных клеток в тангентальном направлении и главным образом за счет увеличения числа клеток камбия. Наряду с тангентальным делением клеток, приводящим к образованию новых элементов древесины и луба, происходит радиальное деление. Время от времени в клетках камбия появляются радиальные перегородки, увеличивающие число клеток в камбиальном кольце, без чего немислимо значительное разрастание стебля в толщину.

Вторичная древесина состоит из живых и мертвых клеток. К живым тканям относятся древесинная паренхима и сердцевинные лучи, к мертвым — проводящая (трахеи и трахеиды) и механическая (либриформ). Общим для всех тканей является одревеснение клеточных стенок. Древесинная паренхима образуется из клеток, произведенных камбием, которые поперечными перегородками делятся на ряд клеток. Если поперечного деления не происходит и клетка сохраняет форму камбиальной, то ее называют заменяющим волокном. Функция тех и других одна и та же — служить хранилищем запасных питательных веществ. Клетки остаются живыми, хотя их стенки и одревесневают. Клетки древесинной паренхимы расположены более или менее равномерно среди других тканей или создают паренхимные обкладки вокруг трахей и трахенд.

Сердцевинные лучи состоят из живых крупных паренхимных клеток, расположенных по радиусам стебля. Благодаря им обеспечивается передвижение воды и органических веществ из коры через луб и древесину к сердцевине и обратно. Кроме того, сердцевинные лучи имеют межклетники, через которые устанавливается газообмен между наружной атмосферой и тканями стебля. Число сердцевинных лучей бывает значительным. Они различны по своей длине, ширине и высоте. Первичные сердцевинные лучи, возникающие еще при первичном строении органа и продолженные деятельностью камбия, значительно больше по высоте и длиннее вторичных. Они тянутся от первичной коры до сердцевины стебля. Вторичные сердцевинные лучи, образованные камбием, заканчиваются на различном расстоянии от сердцевины. Ширина сердцевинного луча — от одного ряда клеток до нескольких.

Вдоль стебля сердцевинные лучи имеют обычно высоту, не превышающую 30 рядов клеток. Стебли на различных высотах пропизаны

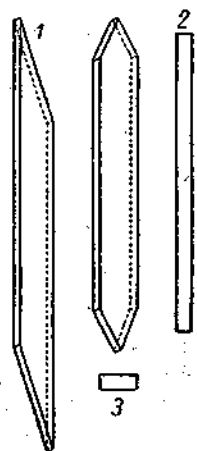


Рис. 55. Схема строения камбия: 1 — вид клетки камбия на тангентальном разрезе, 2 — вид клетки на радиальном разрезе, 3 — вид клетки на поперечном разрезе

сердцевидными лучами, идущими в радиальных направлениях. Последовательности или какого-либо порядка в расположении сердцевидных лучей нет (рис. 56).

Механическая ткань во вторичной древесине представлена склеренхимой, называемой либриформом, или древесинными волокнами. Клетки прозенхимной формы, толстостенные, с одревесневшими оболочками. Они плотно прилегают друг к другу, концы их заострены. Длина древесинных волокон в несколько раз превышает длину клеток камбия, от которых они произошли. У многих древесных пород главная масса дерева состоит из либриформа. У так называемых твердых пород (у дубов, ясеней — *Fraxinus*, каштанов — *Castanea* и др.) стенки

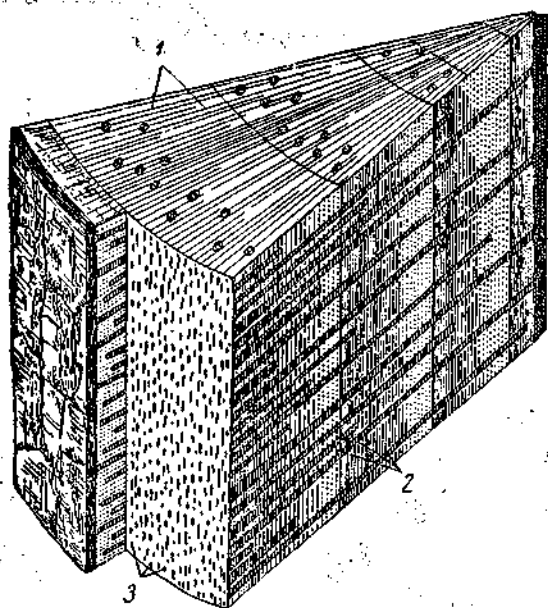


Рис. 56. Сердцевидные лучи четырехлетней ветки сосны (*Pinus silvestris*):

1 — луч на поперечном разрезе ветки, 2 — луч на радиальном разрезе, 3 — луч на тангентальном разрезе

древесинных волокон сильно утолщены, более слабо они утолщены у мягких пород (липа, тополь, ива). У хвойных либриформ отсутствуют.

Проводящая система в древесине хвойных представлена только трахеидами, у двудольных — трахеями и трахеидами. У тех и других в центральной части стебля на границе с сердцевинной без определенного порядка расположены элементы первичной ксилемы. За первичной ксилемой следуют правильные радиальные ряды вторичной ксилемы. Расположение их показывает, что они отложены камбием и, следовательно, являются вторичными. Древесина, порождаемая камбием, отличается размерами и разнообразием своих элементов. Например, на поперечном срезе ветки липы

видно (рис. 57), что в радиальном направлении широкопросветные сосуды сменяются мелкопросветными трахеидами, либриформом и запасной паренхимой. Указанное явление закономерно и связано с периодичностью деятельности камбия, зависящей, в свою очередь, от изменяющихся условий жизни. Весной с началом сокодвижения камбий становится активным и, делясь, откладывает крупные тонкостенные клетки, из которых возникают широкопросветные сосуды. В середине лета деятельность камбия замедляется, а клетки, образуемые камбием, становятся мельче и более толстостенными. Из них развиваются более мелкие и толстостенные элементы древесины. К осени деятельность камбия приостанавливается, а весной следующего года снова возобновляется и начинается с отложения крупнопросветных трахейд.

Резкий переход от мелкоклеточной осенней древесины к крупноклеточной весенней создает видимые невооруженным глазом границы слоев годичного прироста древесины, называемые годичными кольцами. Различия настолько резки, что по годичным кольцам может быть определен возраст дерева. Но нет правила без исключения. У некоторых растений в течение года наблюдается чередование усиленного и замедленного прироста. Такие растения (цитрусовые) за вегетационную формируют 2—3 ложных годичных кольца. У тропических растений,

произрастающих в условиях, где нет резкой смены времен года, камбий откладывает только однородные элементы, и годичные кольца почти не обнаруживаются. Вообще нужно отметить, что тип и строение древесины характерны для систематических групп растений, ширина же колец и характер образующихся тканей в значительной степени зависят от условий вегетационного периода.

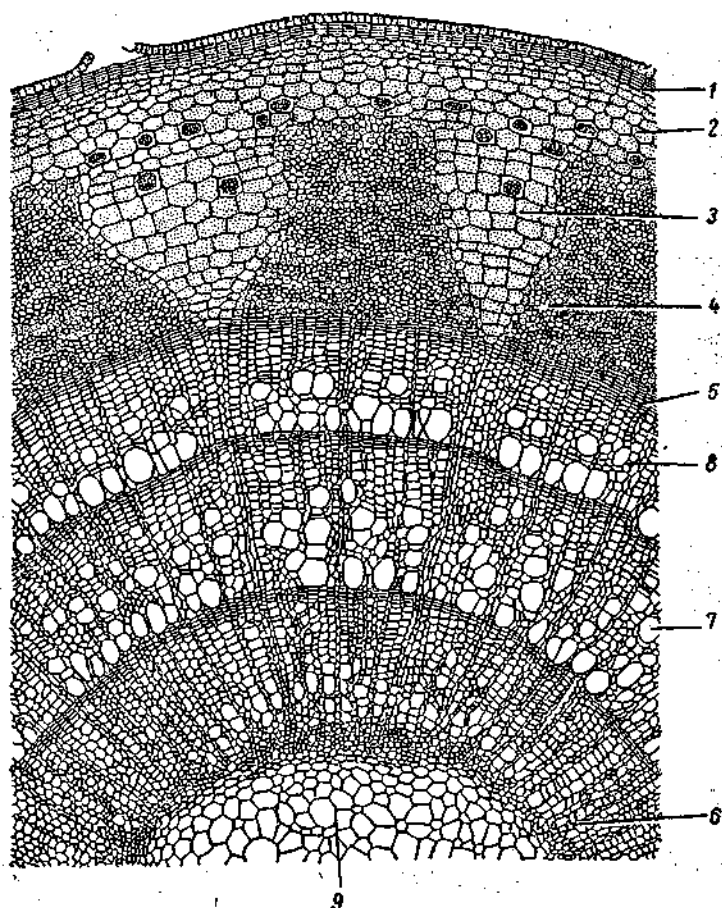


Рис. 57. Поперечное строение трехлетней ветки липы (*Tilia cordata*):

1 — пробковая ткань с остатками кожицы, 2 — клетки коры с друзами, 3 — сердцевинный луч, 4 — лубяные волокна, среди них ситовидные трубки изображены более темными, 5 — камбий, 6 — первый годичный слой, 7 — второй годичный слой, 8 — третий годичный слой, 9 — сердцевина

С возрастом древесина претерпевает значительные изменения. Трахеи и трахеиды перестают проводить воду, а живые клетки в древесине отмирают и перестают служить хранилищами запасов. Наиболее успешно транспортирует воду древесина, образованная в текущем году. Чем старше древесина, тем меньше способна проводить воду. Трахеи и трахеиды закупориваются тиллами. Через поры, имеющиеся в стенках сосудов, паренхимные клетки, окружающие их, внедряются в полость сосудов и заполняют их. Иногда, внедрившись, тилла обособляется и, делясь, образует ряд тилл, у которых оболочка сильно одревесневает, а клетки отмирают. Тиллы у некоторых растений возникают уже на первом или втором году существования сосуда, у других — позже. У некоторых двудольных (вишен, берез, кленов) тиллы не развиваются, сосуды прекращают функционировать вследствие заполнения их минеральными

и органическими веществами. Все живые клетки внутренних слоев древесины отмирают. Перед отмиранием усиливается одревеснение их оболочек. Они, как и полости клеток, пропитываются дубильными веществами, смолами, эфирными маслами, камедями и др. Указанные консервирующие вещества нередко интенсивно окрашивают древесину. Центральная, более старая, мертвая и окрашенная часть получила название **ядровой древесины**. Живая часть древесины, имеющая более светлую окраску, получила название **заболони**. У некоторых растений окраска ядровой древесины очень красива: у ольхи — оранжевая, у мажоры (*Maclura*) — желтая, у красного дерева (*Caesalpinia braziliensis*) — красная, у тисса (*Taxus*) — темно-красная, у кампешового дерева (*Haematoxylon campeschianum*) — кроваво-красная, у эбеновых (Ebenaceae) — черная и т. п. Черное и красное деревья высоко расцениваются как поделочный материал. Ядровая древесина создает опору дереву для его все увеличивающейся кроны.

Элементы вторичной коры. Все ткани, расположенные снаружки от камбия, образуют кору. В состав коры входят покровные ткани (эпидермис, перидерма, корка), ткани первичной коры, образованные меристемой конуса нарастания, и ткани вторичной коры, образованные из клеток, полученных в процессе деления камбия.

Клетки, отложенные камбием снаружки от себя, дифференцируются в три типа тканей: основную, механическую и проводящую. В отличие от древесины ткани вторичной коры, кроме механической, обычно не одревесневают.

Основная ткань во вторичной коре представлена паренхимой, которая, смотря по расположению, называется лубяной (флоэмной) или сердцевинными лучами. Паренхима, так же как и древесина, образуется из дочерних клеток камбия путем деления их поперечными перегородками. Редкие клетки, возникшие из камбия, не подвергаются поперечному делению и сохраняют форму камбиальных клеток. Их называют **камбиформом**.

Вторичная паренхима — рыхлая ткань с большим количеством межклетников. Клетки тонкостенные, не одревесневают и обычно содержат запасные вещества: крахмал, масло, легкорастворимые сахара, органические кислоты и др. У многих растений в лубяной паренхиме содержатся дубильные вещества: каучук, алкалоиды, глюкозиды и т. п.

Сердцевинные лучи коры являются продолжением сердцевинных лучей древесины. Они образованы из клеток, отложенных камбием снаружки. Первичные сердцевинные лучи продолжаются и в зоне первичной коры. У некоторых растений, например у липы, сердцевинные лучи в зоне коры расширяются и имеют вид треугольников. Эти лучи состоят из крупных паренхимных клеток с тонкими неодревесневшими стенками. В клетках откладываются запасные вещества и, в частности, крахмал.

Механическая ткань вторичной коры состоит из склеренхимных клеток, расположенных группами, называемых лубяными волокнами, и из каменных клеток, расположенных в одиночку или группами. Располагаются лубяные волокна между проводящими элементами слоями, без особой правильности чередования тех и других. Склеренхиму вторичной коры называют также твердым лубом. У липы он расположен тангентальными рядами, поэтому кору липы легко разрывать на тонкие ленты (лыко). Лубяные волокна имеют одревесневшие и утолщенные оболочки клеток. Служат они опорой, предохраняющей нежные элементы ситовидной ткани от сплющивания и повреждения.

Проводящая ткань вторичной флоэмы состоит из ситовидных трубок с клетками-спутниками. Ситовидные трубки находятся между лубяной паренхимой и рядами лубяных волокон. Расположение их весьма разнообразно. Ситовидные трубки недолговечны и функционируют недолго, всего один — три года, после чего отмирают и теряют

способность проводить питательные вещества. На зиму ситовидная пластинка этих трубок закрывается мозолистым телом (каллозой), которое только у некоторых растений к весне растворяется. Нарастающие за счет камбия новые ткани сжимают и сплющивают старые ситовидные клетки.

Покровные ткани. Стебель при первичном строении покрыт первичной покровной тканью — эпидермисом (кожицей). При вторичном утолщении эпидермис заменяется более сложной вторичной тканью — перидермой.

Начало образования перидермы связано с формированием вторичной меристемы — пробкового камбия, или феллогена. Постоянная ткань на периферии органа, приобретающая способность к делению, формирует из своих клеток феллоген.

В стебле феллоген возникает или из кожицы (ива, клен, груша, рябина и др.), или в слое клеток, примыкающих к кожице (черемуха, вишня и др.), или в слое, расположенном еще глубже (смородина, малина и др.). Феллоген закладывается в виде сплошного кольца, состоящего из слоя плотно сомкнутых паренхимных тонкостенных клеток, богатых цитоплазмой. Клетки эти на поперечных срезах имеют форму прямоугольников. Они делятся тангентальными перегородками. Из двух дочерних клеток внутренняя остается пробковым камбием, а наружная отмирает и превращается в пробковую клетку. В результате многократного деления клеток пробкового камбия снаружки от него образуется многослойная вторичная покровная ткань — пробка (феллема). Изредка при образовании пробковым камбием двух дочерних клеток наружная остается меристемой, а внутренняя дифференцируется в клетки феллодермы. Последние сходны с паренхимой первичной коры и часто хлорофиллоносны. Клеток феллодермы образуется один-два слоя. Совокупность пробки, пробкового камбия и феллодермы называется перидермой. Собственно покровной тканью является пробка. Слои пробковых клеток располагаются правильными радиальными рядами. Стенки мертвых пробковых клеток значительно утолщены и пропитаны суберином. Мощность феллогена неодинакова у различных растений. Особенно мощную пробку образует пробковый дуб. В большинстве случаев уже на первом году жизни побегов возникает феллоген, а затем перидерма.

Только у немногих растений (бук, осина, лещина) феллоген, раз образовавшись, работает до конца жизни органа. В этом случае пробка остается из года в год относительно тонкой, а поверхность ствола — гладкой. Защитная роль пробки обуславливается плотным смыканием клеток, присутствием в оболочках клеток суберина, слабопроницаемого для воды и газов, и тем, что клетки пробки заполнены воздухом, обладающим очень малой теплопроводностью. Пробка предохраняет стволы и ветви от излишнего испарения, воды, вредных температурных воздействий, от перегрева, от замерзания и от резких колебаний температуры. Она защищает также от проникновения бактерий и грибов, от объедания коры животными.

У большинства древесных пород возникает еще более сложный комплекс покровных тканей, получивший название корки. Кorkа состоит из ряда перидерм и включенных между ними отмерших участков других тканей. С известного возраста органа ежегодно образуются глубже залегающие перидермы. Новые слои феллогена появляются в области первичной коры, затем в первичной флоэме и позже во всех более глубоких слоях вторичной коры. Характер работы и развивающиеся ткани первого, второго и последующих феллогенов в основных чертах сходны. Новые перидермы формируются в виде концентрических колец (виноград, лозина — *Clematis*) или в виде выпуклых к центру пластинок, примыкающих к соседним перидермам. Все наружные ткани до последних пробковых отложений феллогена постепенно отмирают. Все живые ткани, расположенные между пробкой первой и пробкой последующих перидерм, оказыва-

ются изолированными и не могут снабжаться необходимыми для жизни воздухом, водой, пищей. На поверхности стебля, таким образом, образуется комплекс мертвых тканей — корка, которая из года в год изнутри на-

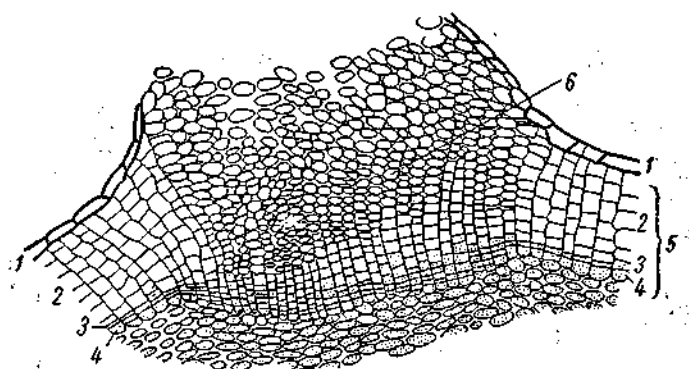


Рис. 58. Поперечный разрез чечевички бузины:
1 — эпидермис, 2 — пробка, 3 — феллоген, 4 — феллодерма, 5 — перидерма,
6 — выполняющие клетки чечевички

рачивается все новыми перидермами, а с поверхности разрушается и сваливается. Корка играет ту же роль, что и перидерма.

Чечевички. При первичном строении сообщение внутренних слоев стебля с наружной средой осуществляется благодаря устьицам, расположенным в эпидермисе. При отмирании кожицы и замене ее перидермой газо-

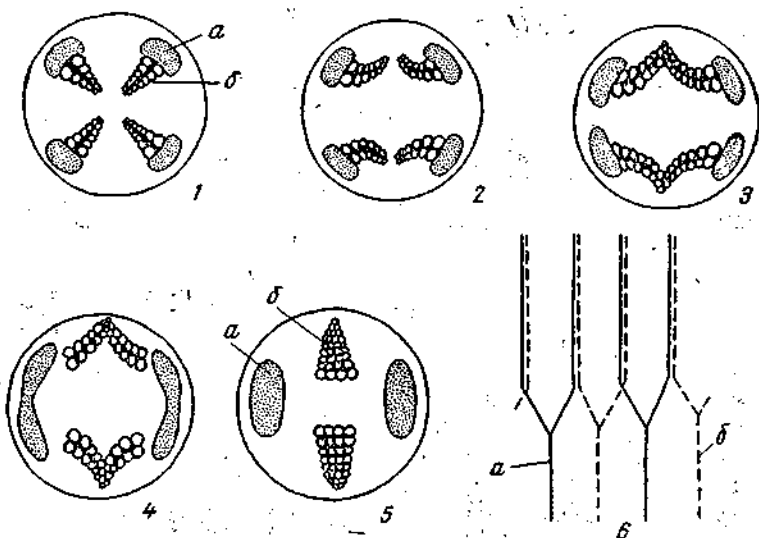


Рис. 59. Схема перехода строения стебля в строение корня:
1 — типичное строение стебля, 2, 3, 4 — постепенный переход от стебля к корню, 5 — типичное строение корня, 6 — схема прохождения проводящих пучков (продольный разрез), а — флоэма, б — ксилема

обмен происходит через чечевички (рис. 58). На стволах и побегах они имеют форму продолговатых бугорков или выпуклых полосок. Образуются чечевички на поверхности побега под некоторыми устьицами. Здесь начинается деление паренхимных клеток, в результате чего появляются округлые тонкостенные бесхлорофилльные клетки с крупными межклетниками, так называемые выполняющие клетки. Их появляется много и они приподнимают эпидермис, который постепенно

разрушается. Затем несколько глубже возникает полоска феллогена, которая концами соединяется с феллогеном перидермы. Феллоген чечевички, делясь тангентально, снаружы отделяет рыхлую массу клеток с тонкими стенками, а внутрь от себя откладывает феллодерму. К концу вегетационного периода в чечевичке формируется замыкающий слой — один или несколько рядов клеток, у которых стенки опробковываются. С весны изнутри замыкающий слой разрывается новой массой заполняющих клеток и чечевички восстанавливают свою функцию.

После сбрасывания чечевичек при образовании корки возникают скважистые ткани, снабженные межклетниками, примыкающие с одной стороны к межклетникам сердцевинных лучей, а с другой — к трещинам корки.

Переход от строения стебля к строению корня. Картина внутреннего строения стебля и корня различна. Как мы знаем, в стебле первичная проводящая система состоит из коллатеральных пучков, расположенных по кругу или разбросанных по сечению, а в корне она представлена сложным радиальным пучком. Переход от строения корня к строению стебля совершается в участке стебля от корневой шейки до места прикрепления к стеблю семядолей, в так называемом гипокотиле, или подсемядольном колене. У некоторых растений такой переход совершается постепенно на всем протяжении гипокотыля, у других (сравнительно редко) — на коротком протяжении органа.

Сосудисто-волокнистые пучки стебля в гипокотиле искривляются и попарно соединяются внутренними частями ксилемных тяжей, которые в корне после их полного слияния становятся наружными. Флоэмные тяжи вытягиваются навстречу друг другу и попарно сливаются, оказываясь в промежутках между радиально расположенными участками ксилемы (рис. 59).

ЛИСТ

Лист — важнейший вегетативный орган растения. Это своеобразная зеленая лаборатория, в которой совершается синтез сложных органических веществ, необходимых для построения тела растения и для всех жизненных процессов организма. Основные функции листа — фотосинтез, газообмен и транспирация. Видоизмененный лист может служить хранилищем запасных питательных веществ, органом защиты, размножения и т. д.

Морфология листа. Листья всегда появляются как экзогенные выросты конуса нарастания побега и никогда не возникают на более старых участках стебля. На конусе нарастания побега зачаток листа появляется несколько ниже верхушечной точки роста как боковой первичный бугорок (рис. 60). Закладывается он у семенных растений за счет периферийных слоев клеток стебля. Вначале листовая бугорок весь состоит из меристемы, затем он расчленяется на две части: нижнюю — базальную и верхнюю — апикальную.

Из базальной части развиваются прилистники и основание л и с т а, а из апикальной — листовая пластинка и черешок. Прилистники появляются как краевые выросты базальной части зачатка. Они растут быстро, закрывают развивающуюся пластинку листа и служат ему защитой. В почке уже сформированы листочки и при выходе их оттуда происходит разрастание заложенных частей и дифференциация их анатомической структуры. Процесс начинается интенсивным вставочным ростом черешка у основания листа. Вообще вначале лист обладает верхушечным ростом, затем растет основанием (см. рис. 60).

П л а с т и н к а — главная часть листа, в ней совершается процесс фотосинтеза. **Ч е р е ш о к** служит для проведения воды и растворов солей в пластинку и отвода продуктов фотосинтеза из листа в осевые

органы. Кроме того, при помощи черешка лист получает нужную ориентировку по отношению к солнцу, ослабляет удары дождя, града, ветра по листовой пластинке. Лист может не иметь черешка и в таком случае называется сидячим.

Основанием листа считается нижняя расширенная часть черешка, при помощи которой лист прикрепляется к стеблю. Угол между листом и стеблем, образованный в месте прикрепления листа к стеблю, называется *листовой пазухой*. У многих растений лист охватывает междоузлие выше места прикрепления, разворачиваясь в пластинку и отклоняясь от стебля под углом недалеко от следующего

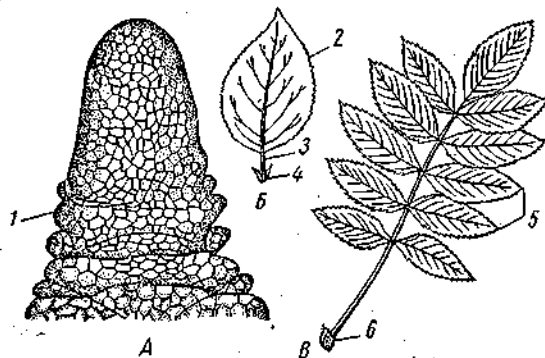


Рис. 60. Листья. А — конус нарастания стебля Б — простой лист; В — сложный лист:

1 — зачаток листа, 2 — листовая пластинка, 3 — черешок, 4 — прилистники, 5 — листочки сложного листа, 6 — основание листа



Рис. 61. Влагалища листьев:

1 — открытое, расщепленное у бекмании обыкновенной (*Beckmannia eruciformis*), 2 — открытое, завернутое у щетинника зеленого (*Setaria viridis*), 3 — ушки у пырея ползучего (*Agropyron repens*), 4 — язычок у мятлики болотного (*Poa palustris*), 5 — воздушное у дягиля лекарственного (*Archangelica officinalis*)

пластинку (рис. 62). Сложный лист на общем черешке несет несколько листочков, каждый из которых прикрепляется к главному черешку при помощи своих черешков. При отмирании сложного листа сначала опадают листочки, а затем уже главный черешок.

Пластинки листьев чрезвычайно разнообразны по форме, величине, жилкованию и другим признакам. Знание важнейших признаков листа имеет большое значение для правильного описания и определения растений. При характеристике листа необходимо учитывать целый ряд признаков, которые, вместе взятые, дают правильное представление о его форме.

Общая форма листовой пластинки определяется соотношением ее длины и ширины. Учитывая длину и ширину листовой пластинки, все разнообразие листьев можно представить следующими типами: округ-

узла. Часть листа, охватывающая стебель, называется *листовым влагалищем*. Листья с влагалищами имеются у злаков (рис. 61). На месте перехода влагалища в пластинку у некоторых растений образуется пленчатый вырост, называемый *язычком* (*ligula*), кроме того, по краям пластинки нередко возникают выросты, называемые *ушками* (*auriculae*). Язычок регулирует отгиб листа, что очень важно для ассимиляции. При помощи язычка устраняется также проникновение воды и вредителей в трубку влагалища. Наличие и форма язычка и ушек часто являются сортовыми признаками.

Прилистники — это придатки основания листа. Они могут принимать форму зеленых листочков, иногда опадают, иногда срастаются в виде полой трубочки вокруг основания междоузлия над листом (гречишные — *Polygonaceae*).

Листья бывают простые и сложные.

Простой лист имеет одну

лые, овальные, продолговатые, линейные (см. рис. 62). По форме основания листовой пластинки листья бывают округлыми, клиновидными, сердцевидными, стреловидными, копьевидными. По форме верхушки листа различают листья тупые и острые, заостренные, остроколючные.

По степени расчлененности листовой пластинки различают листья цельные, лопастные, раздельные и рассеченные. Если

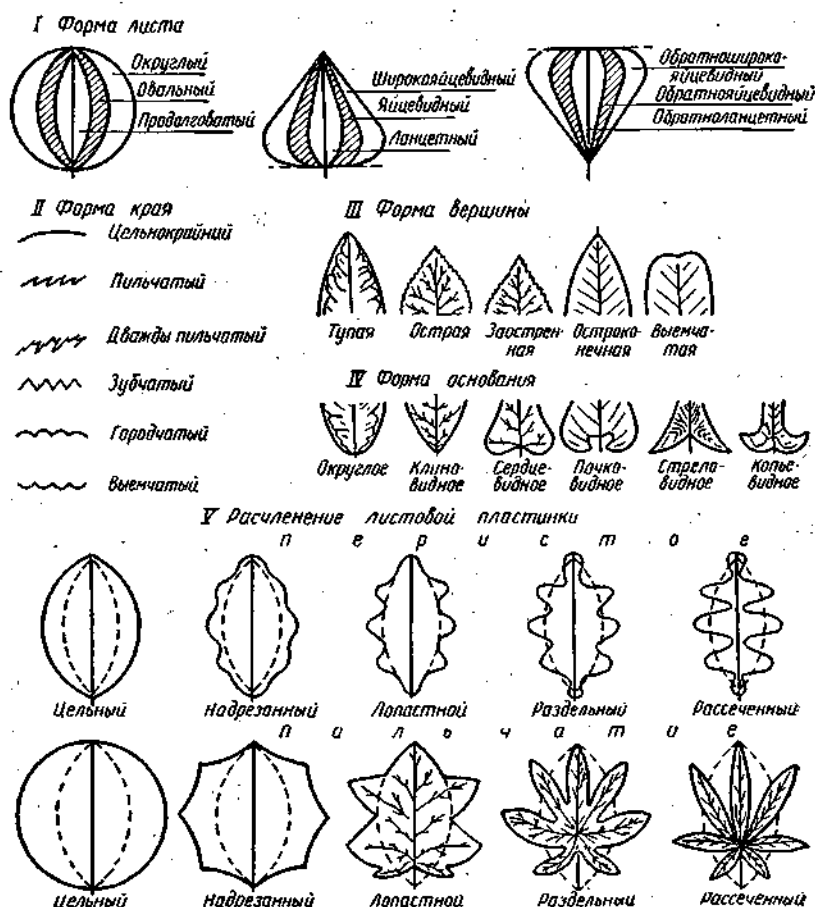


Рис. 62. Морфология листа

вырезы по краям листа достигают четверти ширины листовой пластинки, его называют лопастным, если надрезы заходят глубже четверти пластинки — раздельным, а если лист рассечен до средней жилки или до основания пластинки — рассеченным. Расположение надрезов (лопастей) листа бывает перистым, тройчатым и пальчатым, поэтому при описании листа указывается не только степень расчленения пластинки, но и расположение надрезов. Например, перистолопастной или пальчатолопастной лист. Если у перисторассеченного листа верхушечная доля крупнее боковых, его называют лировидным (сурепка — *Brassica vulgaris*, репа — *B. rapa*, брюква — *B. napus*), если доли треугольные — лист стреловидный. Если в перисторассеченном листе крупные доли чередуются с мелкими, его называют прерывчатоперисторассеченным (картофель). По характеру края листовой пластинки листья бывают цельнокрайные, зубчатые, пильчатые, горбчатые, выемчатые.

Органические вещества отводятся из листа по проводящим пучкам, называемым жилками. Их хорошо видно на нижней стороне листа, где они обычно отчетливо выделяются. Жилкование бывает дугонервным, параллельнонервным, сетчатонервным. Дугонервное и параллельнонервное жилкование свойственны однодольным растениям, а сетчатонервное — двудольным. При дугонервном типе жилки дугообразно тянутся вдоль пластинки листа, сходясь у ее основания и верхушки (ландыш, тюльпан — *Tulipa*). У злаковых жилки обычно следуют параллельно друг другу. При сетчатонервном жилковании лист имеет главную жилку, образующую густоразветвленную сеть, которая по характеру расположения жилок подразделяется на

дланевиднонервное (клен, хлопчатник, виноград) и перисто-нервное (большинство двудольных) жилкование.

Сложные листья несут на общем черешке несколько листочков. По характеру их расположения различают пальчато-сложные и перисто-сложные листья. У пальчато-сложных листочки прикреплены к главному черешку в одном месте и расходятся радиально (люпин, конопля, конский каштан). Если листочки расположены на черешке с противоположных сторон и верхушка заканчивается парой листочков, листья называют парноперистыми. Если верхушка заканчивается одним листочком

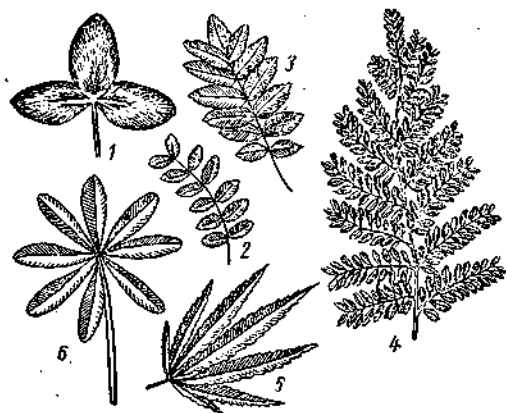


Рис. 63. Сложные листья:

1 — тройчатосложный лист клевера (*Trifolium*), 2 — парноперистосложный лист соевника весеннего (*Orobis verna*), 3 — непарноперистосложный лист рябины (*Sorbus*), 4 — двоякоперистосложный лист гледичии (*Gleditschia*), 5 — пальчато-сложный лист конопли (*Cannabis*), 6 — пальчато-сложный лист люпина (*Lupinus*)

ком (белая акация — *Robinia pseudoacacia*, вика, рябина), листья называют непарноперистыми. Лист, состоящий из трех листочков, называют тройчатосложным (клевер, люцерна, соя). Если сложный лист на главной жилке несет не отдельные, а сложные листочки, его называют двоякоперистосложным (гледичия — *Gleditschia*, серебристая акация — *Acacia dealbata*). Встречаются и троякосложные листья (рис. 63).

Ярусные категории листьев. Листья растений принято делить на три группы: низовые, срединные и верхушечные. Низовыми листьями называют первые листья побега. Они отличаются от обычных цветом, формой и функциями. В почке, представляющей собой молодой укороченный побег, низовыми листьями являются наружные чешуи бурого цвета, служащие для защиты точки роста и молодых листьев. У луковид названными листьями являются наружные сухие чешуи. К низовым листьям относят также семядольные листочки.

Обычные листья, типичные для данного вида, покрывающие стебли, относятся к срединным. При описании растений дается характеристика именно срединных листьев. Верхушечные листья обычно отличаются от срединных и располагаются в области цветков или соцветий. Они имеют различную окраску и служат в качестве прицветников, листовой обертки, покрывала и т. п. Если срединные листья на одном побеге растения резко различаются по форме, то такое явление носит название разнолистности, или гетерофиллии.

Лист как орган фотосинтеза тесно связан с освещением, теплом, влагой и резко реагирует на изменения внешних условий. Форма листа резко изменяется иногда на одном и том же растении, если отдельные

части растения находятся в различных условиях среды. Например, у водных растений стрелолиста (*Sagittaria natans*) и водяного лютика подводные листья сильно отличаются от тех, которые развиваются над поверхностью воды (рис. 64). Нередко выраженная разнолистность наблюдается у множества древесных пород. Разнолистность может быть следствием возрастного порядка и называется филогенетической разнолистностью. В другом случае причиной разнолистности является изменчивость условий среды — это так называемая экологическая разнолистность.

Связь организма со средой демонстрируется листовой мозаикой. Обычно расположение, величина и даже форма листьев приспособлены к условиям освещения. В листовых мозаиках листья не затеняют друг друга, наилучшим образом используя свет для ассимиляции (рис. 65). Достигается это неодинаковой длиной черешков, различными размерами листовых пластинок, изгибами черешков и т. п. Листовую мозаику можно проследить на розетках прикорневых листьев, на ветвях остролистного клена (*Acer platanoides*) и т. п. Листья развиваются на растениях в огромных количествах; в кроне дерева их сотни тысяч.

Метаморфозы листа. Из наиболее часто встречающихся метаморфозов листа в первую очередь необходимо указать на усики и колючки (рис. 66). В усик может быть превращен целый лист или его пластинка. У растений со сложными листьями нередко в усики превращаются часть главной жилки и несколько верхних листочков. Иногда видоизменяются черешки листьев, принимая форму пластинки, называемые филодиями. На такой листовой пластинке у австралийской акации развиваются настоящие перистые листочки.

Многие растения имеют колючки листового происхождения, как например, у барбариса (*Berberis vulgaris*), что легко можно установить методом сравнения. Часто в колючки превращаются прилистники (ложная акация, дурнишник — *Xanthium spinosum*), иногда черешки сложных листьев после опадания листочков превращаются в длинные иглы. У многих растений в колючки превращаются части листа. К растениям с колючими листьями относятся чертополох (*Carduus nutans*), татарник (*Onopordum acanthium*), сафлор (*Carthamus tinctorius*) и многие другие.

В природе насчитывается свыше 400 видов растений, у которых метаморфозы связаны с насекомоядностью этих растений. Они могут развиваться нормально, как и все растения, но, получая животную пищу,

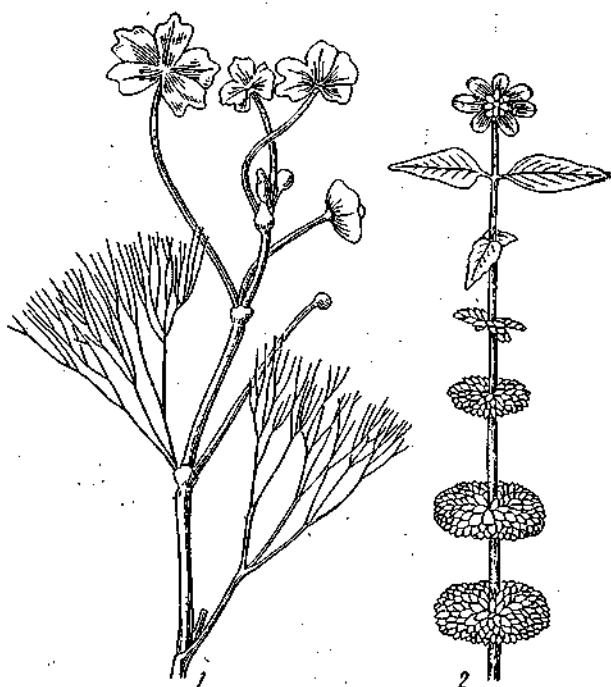


Рис. 64. Разнолистность (гетерофилия):
1 — подводные и надводные листья лютика водяного (*Ranunculus aquatilis*); 2 — листья череды (*Bidens*)

растут лучше. Мелкие животные и насекомые попадают в особые видоизменения листа: кувшинчики, урны, пузырьки, где погибают и растворяются с помощью ферментов растительного организма.

Приведем несколько примеров. На торфяных болотах распространено небольшое растение росянка (*Drosera rotundifolia*). Листья ее покрыты красными железистыми волосками, выделяющими липкий секрет, блестящий, как капли росы. Насекомое, севшее на лист, прилипает к нему. В это время волоски загибаются и прижимают насекомое, которое погибает и затем рассасывается. Позже волоски поднимаются, ветер с листа сдувает остатки, и процесс повторяется заново. Часто в стоячих водоемах встречается плавающая в воде пузырчатка (*Utricularia vulgaris*). У нее части сильнорассеченных подводных листьев превращены в ловчие аппараты (пузырьки), снабженные клапанами, открывающимися только во-

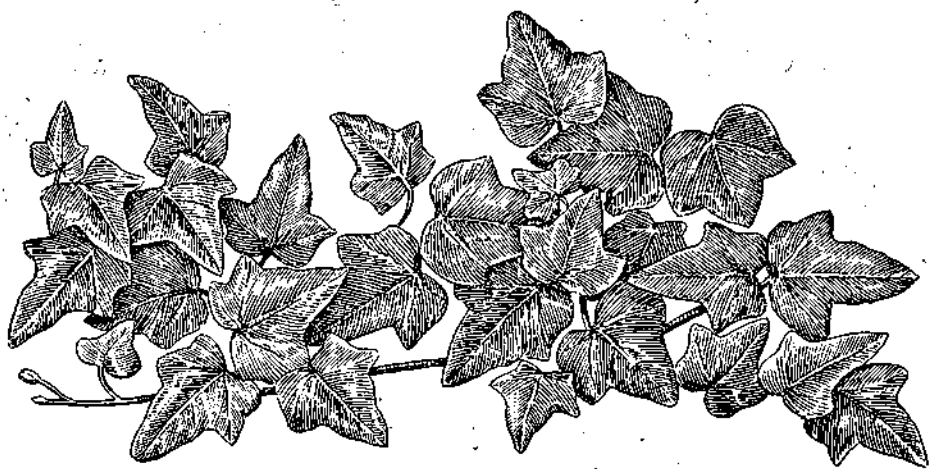


Рис. 65. Мозаика листьев плюща (*Hedera helix*)

внутрь. Мелкие плавающие животные, попадая внутрь, не могут выбраться обратно после захлопывания клапана, они погибают и перевариваются растением.

Существуют растения, называемые мухоловками (см. рис. 66). На прикорневых листьях мухоловки (*Dionaea muscipula*) имеются двухлопастные пластинки с чувствительными зубцами. Достаточно насекомому коснуться этих зубцов, как лопасти пластинки захлопываются.

В тропических лесах можно встретить лазящее растение непентес (*Nepenthes rajah*), у которого верхняя часть листа на длинном черешке превращается в особый ловчий аппарат, по виду похожий на кувшинчик (см. рис. 66). Край кувшинчика обычно покрыт сахаристой жидкостью, привлекающей насекомых. Насекомое попадает в кувшинчик, тонет в этой жидкости и переваривается растением.

Величина и долговечность листьев. Размеры листьев у разных растений очень разнообразны и находятся в пределах от нескольких миллиметров до 20 м: Самые крупные листья имеют пальмы рафии. У бразильской пальмы (*Raphia taedigera*) листья достигают 22 м длины и 12 м ширины, у африканской винной пальмы — 15 м длины. В нашей флоре деревьев с крупными листьями нет. Некоторые многолетние травянистые растения имеют листья, достигающие 1 м длины (борщевик — *Heracleum*). Относительно крупные листья у дерева айлант (*Ailanthus altissima*).

По продолжительности жизни листа большой разницы между растениями нет. У большинства листья живут всего несколько месяцев в течение вегетационного периода, после чего отмирают и сбрасываются. Принято делить растения на листопадные и вечнозеленые. Однако и у

вечнозеленых листья ежегодно сбрасываются только не одновременно, как у листопадных, а постепенно, все время заменяясь новыми. Таким образом, и у вечнозеленых растений лист недолговечен и живет от полугода до 5 лет, лишь у немногих до 15 лет. К вечнозеленым растениям, кроме живущих в тропиках, относятся хвойные, брусника, вереск и др. Продолжительность жизни листа сосны 3—5 лет, листа пихты — 3—10 лет.

Листопад — явление закономерное и физиологически необходимое. Благодаря листопаду растения предохраняют себя от гибели в течение неблагоприятного времени года — зимы или засушливого периода в жарких странах.



Рис. 66. Метаморфозы листа:

1 — усик гороха (*Pisum*), 2 — колючка барбариса (*Berberis*), 3 — листья венериной мухоловки (*Dionaea muscipula*), с железистыми волосками, 4 — видоизменение листа кувшинолистника (*Nepenthes rajah*) в кувшинчик (ловчий аппарат)

Сбрасывая листья, которые имеют огромную испаряющую поверхность, растения как бы балансируют возможный приход и необходимый расход воды за указанный период. Известно, что с понижением температуры почвы снабжение растений водой затрудняется, поэтому необходимо уменьшение траты воды через испарение, что и достигается листопадом. Листопад также предохраняет ветви от обламывания под давлением масс снега. Кроме того, сбрасывая листья, растения освобождаются от накопившихся в них различных продуктов отброса, получающихся при обмене веществ.

До опадения листья постепенно желтеют или краснеют вследствие разрушения хлорофилла, который, превращаясь в азотсодержащие продукты, сохраняется до весны в паренхимных тканях ветвей. Незеленые пигменты каротин и ксантофилл остаются в опадающих листьях, придавая им яркую осеннюю окраску.

Незадолго до опадения листа в его основании возникает отделяющий слой, состоящий из нескольких рядов тонкостенных паренхимных клеток, образующихся вследствие деления клеток основания листа. Клетки среднего ряда, округляясь, разъединяются, и лист свисает, а затем под тяжестью пластинок разрываются проводящие и механические ткани жилки, и лист падает. Ранка затягивается пробкой. На месте опавшего листа остается листовый рубец, на котором видны оборванные проводящие пучки — листовые следы.

Опавшие листья являются хорошим удобрением и минерализуются почвенными бактериями и грибами. Кроме того, опавшая листва сохра-

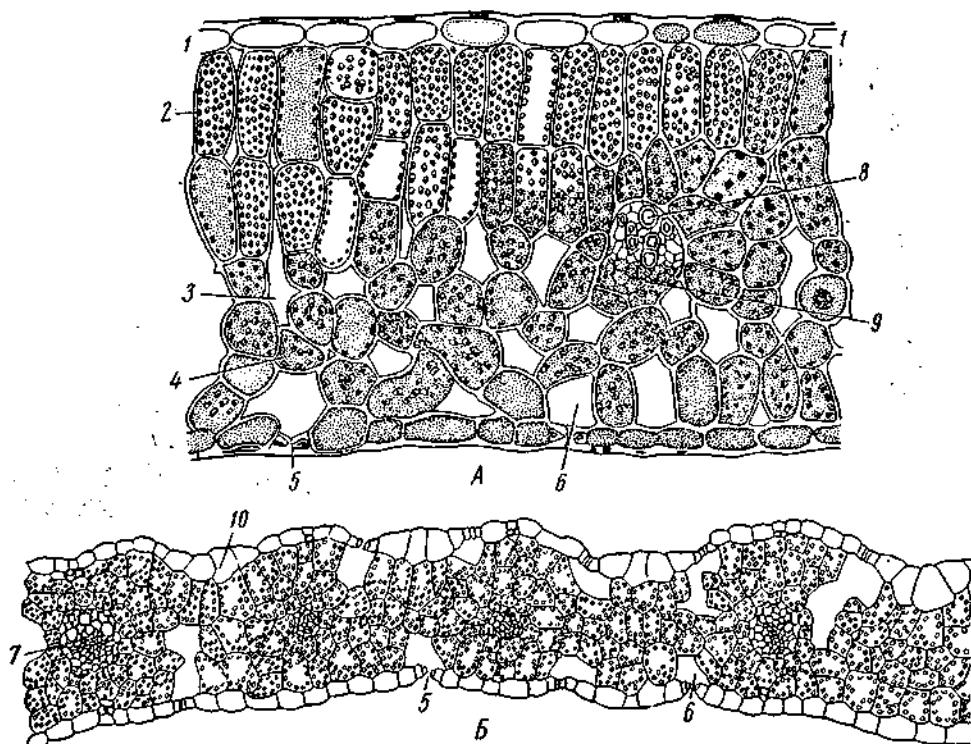


Рис. 67. Анатомическое строение листа (поперечный срез). А — свекла (*Beta*); Б — пшеница (*Triticum*):

1 — эпидермис, 2 — палисадная паренхима, 3 — межклеточные ходы, 4 — губчатая паренхима, 5 — устьице, 6 — воздухоносная полость, 7 — жилка листа, 8 — ксилема, 9 — флоэма, 10 — двигательные клетки эпидермиса

няет семена, упавшие до листопада, защищает корни от вымерзания, препятствует развитию мохового покрова. Перегнившая лесная почва широко используется в декоративном цветоводстве.

Анатомическое строение листа. Лист как орган недолговечный обычно имеет первичное строение. Только некоторые растения у основания листа в главной жилке образуют камбий, который может давать небольшое количество вторичных элементов.

Внутреннее строение листьев в целом довольно однообразно, однако детали строения чрезвычайно разнообразны, что зависит не только от принадлежности растения к тому или иному виду, но и в значительной степени от условий развития. Внутреннее строение листа в той или иной степени всегда отражает влияние внешней среды и служит экологическим признаком. Лист построен из четырех типов тканей: покровной, основной, проводящей и механической (рис. 67).

Покровная ткань листа. Покровной тканью листа служит эпидермис. Им лист покрыт с верхней и с нижней сторон. В эпидермисе наиболее

четко выражены черты строения первичной покровной ткани. Он состоит обычно из одного слоя клеток и только у некоторых южных растений имеет два или три слоя (олеандр).

Клетки кожицы живые, на поперечном срезе таблитчатой формы, тесно прижаты друг к другу. Стенки клеток неравномерно утолщены. Наружные стенки толще остальных, пропитаны кутином и сверху покрыты пленкой кутикулы. В клетках эпидермиса хлорофилловых зерен большей частью нет. Клетки эпидермиса при взгляде сверху на лист имеют извилистые стенки, причем извилистость на нижней стороне листа больше, чем на верхней. Эпидермис злаков отличается неоднородностью клеток. Основную массу составляют вытянутые вдоль листа продольные клетки прямоугольной формы с извилистыми боковыми стенками. Они расположены над паренхимой и отличаются от клеток, расположенных над механической тканью листа, которые значительно меньше. Наружная стенка клеток выпуклая, сильно кутинизирована и нередко пропитана кремнеземом.

У многих степных злаков, кроме того, имеются так называемые моторные, или двигательные клетки. Это тонкостенные крупные живые клетки, расположенные веерообразно в участках между жилками. Имея крупные вакуоли, моторные клетки в период засухи, сжимаясь, свертывают пластинку листа в трубочку. Устьица, расположенные на верхней стороне листа, оказываясь внутри трубочки, снижают испарение. Когда наступает влажная погода, моторные клетки, насыщаясь водой, вновь выпрямляют листовую пластинку (см. рис. 67).

Устьица. Кожица, надежно защищая лист от высыхания, изолирует его внутренние части от наружной среды. Естественно, что полной изоляции быть не может, так как растения получают из атмосферы углекислый газ, необходимый для фотосинтеза, кислород для дыхания и испаряют воду. Происходит постоянный обмен между наружной средой и внутренней системой межклетников, пронизывающих тело растения. Для указанного газового обмена в кожице развиваются щели, получившие название устьиц. Щель может открываться и закрываться в зависимости от нужд и внутреннего состояния растения (рис. 68). Когда последние обеспечены влагой и имеются условия для ассимиляции, устьица открыты; когда растению грозит опасность высыхания — устьица закрываются.

Устьичная щель образуется между двух живых клеток полулунной формы, называемых замыкающими. Эти клетки имеют неравномерно утолщенные стенки и содержат хлоропласты. На поперечном разрезе видно, что устьичная щель на своем протяжении не одинаковой ширины. Расширенную у самого входа часть щели называют передним двориком, глубже — задний дворик, а в промежутке между ними наиболее узкая часть — собственно щель, где и происходит замыкание устьица. Под устьищем находится крупное межклеточное пространство, так называемая дыхательная полость, с которой сообщаются межклеточные ходы, пронизывающие ткани листа. Обращает на себя внимание (что очень важно) неравномерное утолщение оболочек замыкающих клеток. Сильно утолщены стенки со стороны устьичной щели и особенно по углам, в то время как противоположные стенки остаются тонкими. Неравномерность утолщения оболочек замыкающих клеток способствует открыванию и закрыванию устьица. Работа устьиц — их открывание и закрывание — основана на изменении тургора в замыкающих клетках. Когда в растениях много воды и замыкающие клетки насыщены ею, тонкие стенки дугообразно растягиваются и тянут за собой утолщенные стенки, которые открывают щель; при уменьшении тургора щель закрывается. Поступление воды в замыкающие клетки зависит от сосущей силы этих клеток, что, в свою очередь, обусловлено концентрацией осмотически деятельных веществ и тургорным состоянием этих клеток.

Существенное значение в процессе раскрывания устьиц имеет присутствие в замыкающих клетках зеленых пластид. На свету в них образуется сахар, что увеличивает осмотическое давление клеточного сока. Замыкающие клетки начинают отнимать воду из окружающих клеток кожицы, повышать свой тургор, и устьице благодаря этому открывается. Изменение тургора в замыкающих клетках регулируется также превращением в них крахмала в сахар и обратно. Сахар, растворенный в клеточном соку, содействует раскрыванию устьиц. Наоборот, образование крахмала в замыкающих клетках понижает их осмотическую мощность.

Устьица на листьях злаков отличаются от устьиц других растений. Каждая замыкающая клетка состоит из двух тонкостенных концевых отделений, соединенных толстостенным тяжем, в ко-

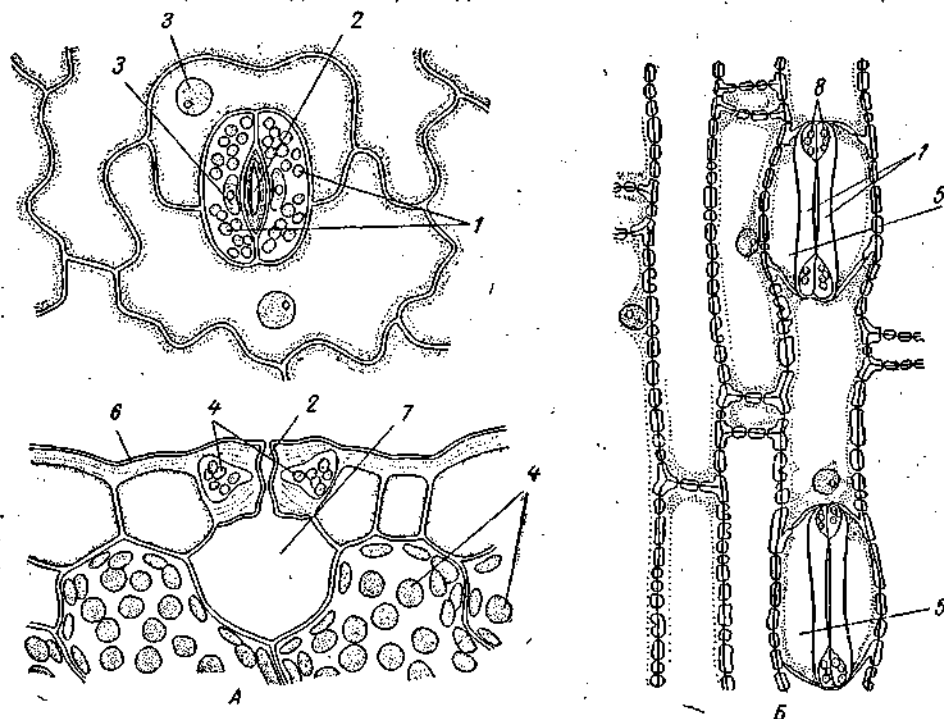


Рис. 68. Устьица. А — лист двудольных растений (вид сверху и на поперечном разрезе); Б — лист однодольных растений (вид сверху):

1 — замыкающие клетки устьица, 2 — устьичная щель, 3 — ядро с ядрышком, 4 — хлорофилловые зерна, 5 — побочные клетки, 6 — кутикула, 7 — воздухоносная полость, 8 — концевые отделения

тором проходит канал, соединяющий полости тонкостенных отделений. Когда в замыкающих клетках создается тургорное напряжение, тонкостенные концевые отделения, которыми замыкающие клетки прикреплены друг к другу, раздуваются, а толстостенные не могут изменить своего объема. Таким образом, концевые отделения отталкивают друг от друга толстостенные тяжи, ограничивающие щель устьица (рис. 68, Б). Для устьиц характерна способность быстро раскрываться на свету. Обычно у растений днем при достаточной влажности устьица открыты, а ночью закрыты. Объясняется это тем, что ночью ассимиляция не происходит, в замыкающих клетках уменьшается количество сахара, ослабляется тургор. С другой стороны, днем растения теряют много воды на испарение и обедняются водой, что приводит к закрыванию устьиц. За ночь растение обогащается водой и на рассвете устьица открываются. В течение дня состояние устьиц меняется в зависимости от вида растения, от наличия влаги в растении, в почве и т. д.

Устьичный аппарат на листьях — мощный регулятор газообмена и выделения воды в парообразном состоянии. Устьица расположены на нижней и верхней сторонах пластинки листа. У большинства растений устьиц больше на нижней стороне, чем на верхней. У смородины, крапивы и некоторых других растений устьица есть только на нижней стороне листа. Растения, у которых листья освещаются солнечными лучами одинаково как сверху, так и снизу, имеют одно и то же количество устьиц на обеих сторонах листа. У водных растений с листьями, лежащими на воде, устьица есть только на верхней стороне листа. У злаков устьица расположены правильными рядами на нижней или (у свертывающихся в трубку, см. стр. 105) на верхней стороне листа. Ослабления транспирации растение достигает тем, что устьица располагаются не на уровне эпидермиса, а в углублении, часто закрытом волосками, создающем убежище от ветра и солнца (олеандр). Количество устьиц на единицу листовой поверхности зависит от вида растения, его экологического типа. В среднем на 1 мм^2 поверхности листа насчитывается 100—300 устьиц, но число их может достигать и более тысячи. Общее количество устьиц на листе исчисляется сотнями, тысячами и миллионами.

Испарение воды листьями понижает их температуру и позволяет им без ущерба функционировать даже на самом ярком солнце. Поэтому растения сухих местообитаний имеют больше устьиц на единицу поверхности по сравнению с растениями умеренных и влажных местообитаний.

Испарение воды листьями — сложный физиологический процесс, получивший название *т р а н с п и р а ц и и*. На транспирацию растение затрачивает не менее 80% лучевой энергии в тепловой ее форме. Достаточно указать, что в условиях умеренного климата за лето 1 га пшеницы расходует 2—3 тыс. м^3 воды, а кукуруза в 2—3 раза больше.

Транспирация — необходимое условие для возникновения и сохранения в растении тока воды с растворенными в ней минеральными солями, поглощаемыми растениями из почвы. Транспирация охлаждает поверхность листа, предохраняет его от перегрева, что очень важно для фотосинтеза. Благодаря транспирации ткани листа поддерживаются в недостаточно насыщенном состоянии и тем самым сохраняется на определенном уровне сосущая сила клеток. Величина транспирации зависит от биологических особенностей растения, а также от условий окружающей среды. Она повышается при увеличении интенсивности освещения, повышении температуры, понижении влажности воздуха и повышении влажности почвы, усилении ветра и при применении азотистых удобрений. Количество воды, расходуемое растением на 1 г сухого вещества, называется *т р а н с п и р а ц и о н н ы м* *к о э ф ф и ц и е н т о м*.

Мякоть листа, называемая мезофиллом, занимает наибольший объем органа. Это основная ассимиляционная ткань, расположенная между верхним и нижним эпидермисом. Толкостенные живые клетки ее содержат хлорофилловые зерна, в ее толще находятся проводящие и механические элементы. У большинства растений мезофилл дифференцирован на две отличающиеся друг от друга части. Верхняя часть получила название *с т о л б ч а т о й*, или *п а л и с а д н о й*, ткани, а нижнюю часть называют *г у б ч а т о й*.

Столбчатая ткань состоит из удлиненных, плотно сомкнутых между собой цилиндрических клеток, расположенных перпендикулярно к поверхности листа. Клетки губчатой паренхимы различной формы, часто округлые, рыхло расположенные, с большими межклетниками. Степень развития той или другой ткани зависит не только от видовой принадлежности, но и от условий произрастания, от положения листовой пластинки на растении и т. д. Клетки столбчатой ткани располагаются в один, иногда в два, сравнительно редко в три и больше рядов. У растений,

произрастающих в ярко освещенных местах, клетки столбчатой ткани в листьях сильно вытянуты. У них она часто состоит из двух и более слоев клеток.

Положение листовой пластинки на растении также влияет на строение мезофилла. У большинства растений листьев расположены горизонтально и освещаются сверху прямым солнечным светом. Мезофилл таких листьев состоит сверху из столбчатой ткани, снизу — из рыхлой. Такие листья называются *дорзoвентральными*. У многих растений засушливых мест листья отходят от стебля под острым углом и освещаются с обеих сторон одинаково. В указанных случаях в них дифференцируется столбчатая ткань как с верхней, так и с нижней стороны. Листья, имеющие одинаковое строение с верхней и нижней сторон, называются *изолатеральными*.

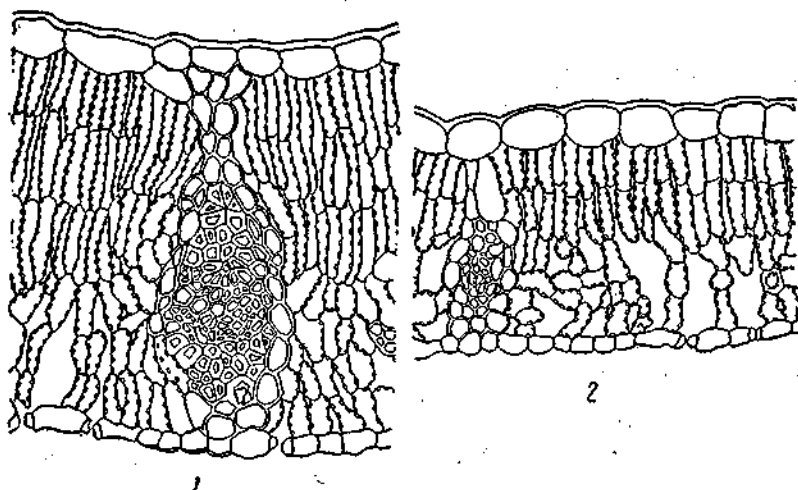


Рис. 69. Строение мезофилла листа дуба (*Quercus*):
1 — освещенный, 2 — теневой

В мезофилле совершается процесс фотосинтеза. Хлоропластов в палисадных клетках, как и самих клеток, больше по сравнению с клетками губчатой ткани. Губчатая ткань тоже ассимиляционная, но фотосинтез в ней идет менее интенсивно, чем в палисадной. Губчатая ткань, имея крупные межклеточные полости, приспособлена к газообмену между листом и окружающей средой. Воздухоносные полости под устьицами нижней стороны листа непосредственно сообщаются с межклетниками, ускоряя газообмен.

Своеобразно построены листья злаков. Мезофилл их обычно не разделяется на губчатую и палисадную ткани, хлорофиллоносная паренхима однородно заполняет все пространство между верхней и нижней кожей, не занятое проводящими и механическими элементами (пшеница, ячмень, овес, рис и т. д.). У многих злаков все жилки листьев имеют обкладку из плотно сомкнутых крупных клеток, за которыми следуют хлорофиллоносные вытянутые клетки (кукуруза, сорго, просо).

У некоторых растений в мезофилле присутствует водоносная ткань, расположенная с одной или с обеих сторон листа. Например, у бобовых водоносные клетки разбросаны в мезофилле поодиночке. Мощная водоносная ткань сосредоточена в мезофилле суккулентов (агава — *Agave*, алоэ и пр.). Крупные одиночные клетки, рассеянные среди паренхимы, получили название *идиобластов*. В большинстве случаев идиобласты, кроме воды, содержат дубильные вещества, оксалат кальция, эфирное масло и пр.

Структура листьев очень пластична. Даже на одном и том же растении листья отличаются деталями своего строения. Листья, развивающиеся в тени, имеют более рыхлые ткани и они тоньше, чем листья того же растения, выросшего под прямыми солнечными лучами. У древесных растений (сирень, бук—*Fagus*, бузина—*Sambucus* и др.) в связи с расположением листьев различают теневые и световые листья (рис. 69).

Проводящая система листа сконцентрирована в жилках (рис. 70). Она представляет собой одно непрерывное целое с первичной проводящей системой стебля, образованной из прокамбиальных клеток. Сосудисто-волокнистые пучки преимущественно коллатерального закрытого типа. Только у некоторых покрытосеменных растений с зимующей листвой в

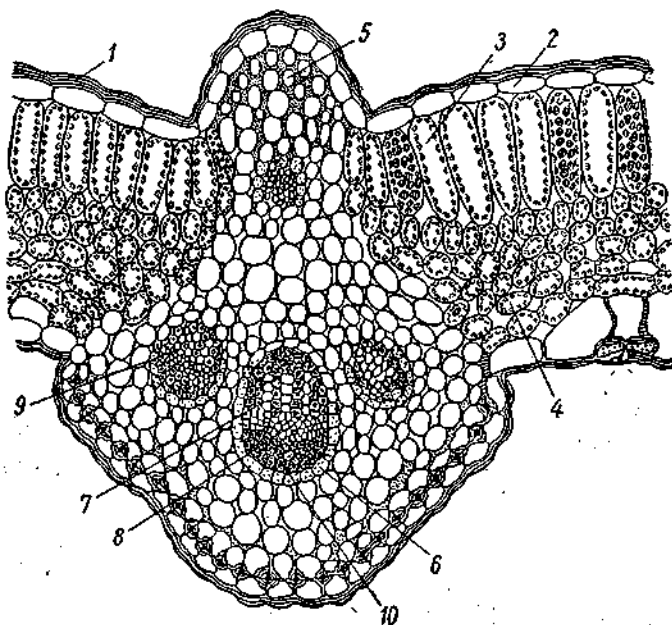


Рис. 70. Анатомическое строение листа георгины (поперечный срез):

1 — кутикула, 2 — эпидермис, 3 — палисадная паренхима, 4 — губчатая паренхима, 5 — колленхима, 6 — крахмалоносное влагляище, 7 — ксилема, 8 — флоэма, 9 — проводящий пучок, 10 — склеренхима

крупных жилках листьев есть камбий, благодаря которому происходит утолщение жилок, но камбий в них работает слабо. Переходя из листовой пластинки в черешок, они или тянутся отдельными тяжами, или слиты в общий крупный сосудисто-волокнистый пучок подковообразной формы. Так как в стебле флоэма расположена кнаружи, а ксилема кнутри, то при переходе листового следа в лист флоэма оказывается расположенной снизу, а ксилема сверху. Верхнюю сторону листа называют *брюшной*, или *вентральной*, а нижнюю — *спинной*, или *дорзальной*.

Крупные и мелкие жилки различают не только по количеству проводящих элементов, но и по структуре. Крупные жилки имеют такое же строение, как листовые следы. Мелкие жилки представляют собой небольшие проводящие пучки, которые по мере приближения к краю листовой пластинки становятся еще меньше: сперва выпадает флоэма, потом сосуды и остаются одни трахеиды, слепо заканчивающиеся в паренхиме. Таким образом, окончания жилок состоят обычно из одних трахеидоподобных элементов, очень часто плотно окруженных примыкающими к ним клетками мезофилла листа. У многих растений, особенно засухоустойчивых, окон-

чания жилок окружены крупными клетками, отличающимися от остальных клеток мезофилла. Такие специфические клетки, окружающие проводящие элементы, называют обкладочными, а весь комплекс обкладочных клеток — обкладкой.

Функция жилок — доставлять мезофиллу воду с растворенными солями и отводить из него по флоэме продукты фотосинтеза. Поэтому жилки во всех направлениях пронизывают мезофилл листа. Обкладка, которой обычно окружены окончания жилок, принимает большое участие в процессе передачи продуктов ассимиляции в систему проводящих тканей. Структура обкладки и мощность ее развития связаны с экологическими особенностями растения, с условиями среды, в которой оно произрастает.

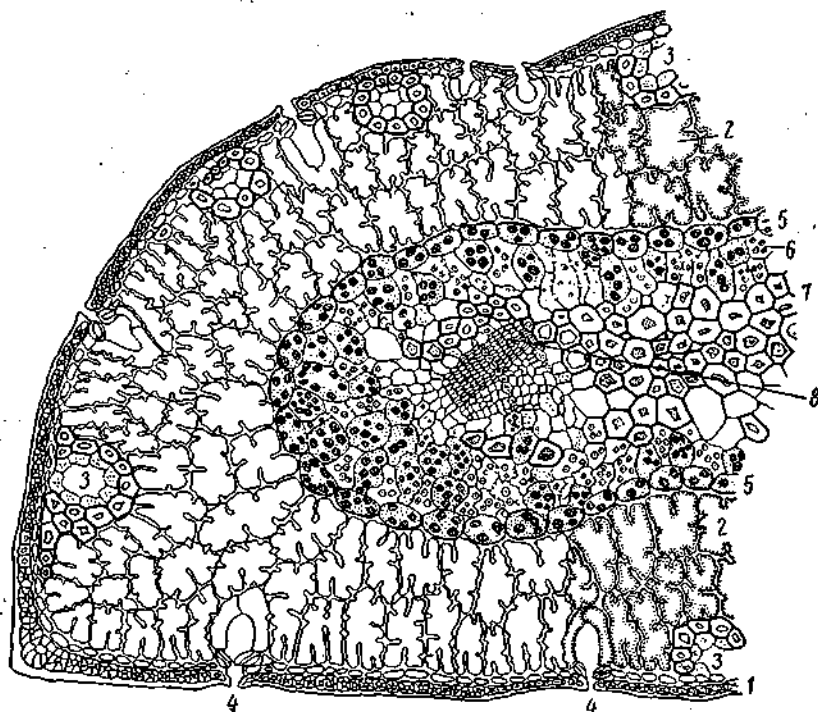


Рис. 71. Часть поперечного разреза сосновой хвои:

1 — эпидермис, 2 — складчатая паренхима, 3 — смоляные каналы, 4 — устьица, 5 — эндодерма, 6 — паренхимные клетки с окаймленными порами, 7 — склеренхима, 8 — флоэма

Кроме ассимиляционной и проводящей ткани, в листе есть и механическая ткань, сопровождающая пучки в крупных жилках. Она часто представлена твердым лубом, граничащим с элементами флоэмы. Иногда механическая ткань встречается и за пределами жилок, в мезофилле листа, или непосредственно под эпидермисом, где она может быть в виде колленхимы.

Кроме того, в листьях многих растений встречаются склереиды — одиночные клетки, получившие название **о п о р н ы х**.

У растений влажных и теплых мест с нежными тонкими листьями механических элементов мало или нет совсем. Для растений сухих жарких районов характерны жесткие и колючие листья с хорошо развитыми механическими тканями. Склеренхима листьев некоторых однодольных растений обладает большой прочностью и используется в промышленности. Листья многих пальм дают волокно, имеющее мировое распространение. Волокна добывают из агавы, драцены и др.

Особенности строения хвой. Хвоя представляет собой игольчатый

лист хвойных деревьев. Она во многих отношениях отличается от листьев цветковых растений и, в первую очередь, тем, что листья многих хвойных не сбрасываются осенью, как у листопадных растений.

На поперечном срезе хвои сосны видно, что эпидермис составлен мелкими, тесно сомкнутыми клетками с очень толстыми клеточными стенками (рис. 71). От маленькой полости клетки к углам тянутся поровые каналы. Эпидермис снаружи покрыт толстым слоем кутикулы. Устьица у сосны глубоко погружены в ткань листа. Расположены они продольными рядами в углублениях, заполненных зернами воска. Под эпидермисом находится слой клеток с толстыми, как у склеренхимы, оболочками, называемый **гиподермой**.

Мезофилл, выполняющий функции столбчатой ткани, представлен клетками со складчатыми стенками. Эта своеобразная ассимиляционная ткань называется **складчатой паренхимой**.

Вдоль оболочек складчатых клеток расположено большое количество хлоропластов. Недалеко от поверхности складчатую паренхиму пронизывают смоляные ходы. С внутренней стороны они выстланы эпителиальными клетками, вырабатывающими смолу, а снаружи укреплены толстостенной склеренхимой.

Центральная часть хвои отделяется от складчатой паренхимы эндодермой с пятнами Каспари. В центре видны два проводящих пучка, окруженные паренхимой, часть клеток которой содержит крахмал. Между пучками видны толстостенные клетки склеренхимы. Каждый пучок по направлению к верхней стороне листа состоит из группы трахеид, а по направлению к нижней — из элементов флоэмы. На примере сосны видно, как отражается на строении листа зимний, засушливый для растений период, когда организму приходится бороться за сохранение влаги, не сбрасывая листья.

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Размножение — одно из основных свойств живой материи, вытекающее из обмена веществ.

У растений существует несколько способов размножения: вегетативное, бесполое и половое.

Вегетативное размножение присуще как одноклеточным, так и многоклеточным организмам. У высших растений оно осуществляется при помощи вегетативных органов или их частей и основано на способности восстанавливать целое растение из его части. Такой процесс получил название **регенерации**. Вегетативное размножение широко распространено у дикорастущих, а также часто применяется в плодоводстве, овощеводстве, полеводстве, лесоводстве, цветоводстве и т. д.

Существует много способов вегетативного размножения (рис. 72). Размножение отводками происходит естественным и искусственным путем. В естественном состоянии низкорасположенные ветви дерева или кустарника, лежа частично на земле, укореняются и дают стеблевые отпрыски (пихта, скумпия — *Cotinus*, дикий виноград — *Parthenocissus quinquefolia* и т. д.). При размножении отводками ветви растений пригибают к земле и засыпают или прищипливают. Через некоторое время развиваются придаточные корни, вырастают побеги, после чего их отделяют от материнского растения. Этот способ широко применяется для размножения винограда, ореха, смородины, сливы, крыжовника и др.

Размножение плетями, усами и столонами осуществляется многими дикими растениями (лютик ползучий — *Ranunculus repens*, будра — *Glechoma hederacea*, портулак огородный — *Portulaca oleracea*). Надземные ползучие побеги, стелясь по поверхности земли, образуют в узлах придаточные корни, а из пазушных почек вырастают

облиственные побеги. Таким способом размножается земляника, ежевика (*Rubus fruticosus*) и многие другие.

Размножение корневыми отпрысками очень распространено у дикорастущих растений и в практике лесоводства. Искусственное усиление образования корневых отпрысков достигается поранением корневой системы. При этом возникает множество придаточных почек, дающих корневые отпрыски. Так размножаются многие лиственные и хвойные деревья, а также многие травы и плодовые деревья (айва — *Cydonia*, рябина, терн, роза, сирень, ольха, яблоня, груша, черешня — *Cerasus avium* и т. д.).

Корневищами размножается большинство многолетних трав. На подземных побегах (корневищах) в пазухах чешуйчатых листьев развиваются пазушные почки, из которых вырастают вертикальные побеги,

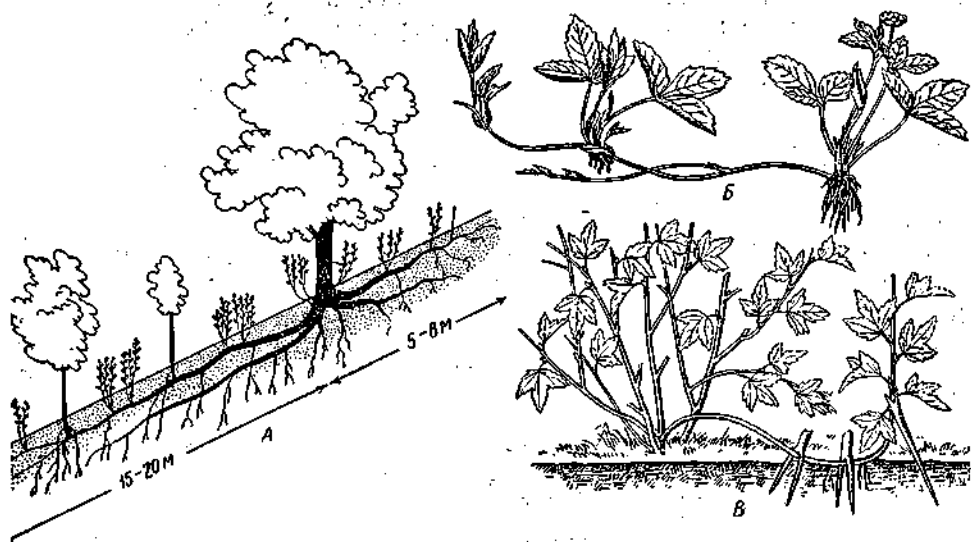


Рис. 72. Вегетативное размножение. А — естественное размножение горной яблони (*Malus sieversii*) корневыми отпрысками; Б — размножение земляники побегами — «усами»; В — размножение крыжовника (*Grossularia*) отводками

а в узлах корневища образуются придаточные корни. При сгнивании или искусственном расчленении корневища на участки каждый из них даст начало новой особи. Примером может служить трудноискореняемый сорняк пырей.

Луковицами размножаются многие травянистые растения, главным образом однодольные (лук, чеснок, тюльпан, гиацинт — *Hyacinthus*, лилия — *Lilium* и т. д.). В пазухах чешуевидных листьев луковицы возникают почки, которые дают новые растения. Иногда луковицы формируются также в пазухах надземных стеблей (у некоторых видов лилии, зубянки — *Dentaria* и др.) или в соцветиях (у некоторых луков, чеснока и др.). В пахотном слое 1 га почвы может находиться до 600 кг луковичек сорного дикого чеснока.

Клубни могут быть стеблевыми и корневыми. Стеблеклубнями размножаются картофель, топинамбур (*Helianthus tuberosus*), корнеклубнями — батат, георгина и др.

Черенками называют части вегетативных органов, взятых с целью укоренения. Черенки могут быть стеблевыми, корневыми и листовыми. Посаженный в почву черенок при благоприятных условиях укореняется и дает побег. На стеблевых черенках побег формируется из пазушных почек, на листовых и корневых — из придаточных. Придаточные кор-

ни образуются эндогенно, причем до появления корня развивается наплыв из паренхимной ткани, получивший название *каллауса*.

Стеблевые черенки подчинены явлению полярности, т. е. свойству противоположности между морфологической верхушкой и основанием. Как растение в целом, так и часть любого побега образуют побеги на морфологически верхней стороне его, а корни — на морфологически нижней. Нижний конец черенка является корнеродным, а верхний — побегообразующим.

Размножение стеблевыми черенками наиболее просто и осуществляется в широких масштабах у многих декоративных многолетних древесных и кустарниковых растений (роза, виноград, тополь, смородина, ива и т. д.). Корневыми черенками размножаются растения, способные быстро развивать придаточные почки на корнях (хрен, шиповник, роза, вишня, слива, орешник, малина, яблоня и т. д.). Листовыми черенками служат целые листья или их части. Помещенные на влаж-

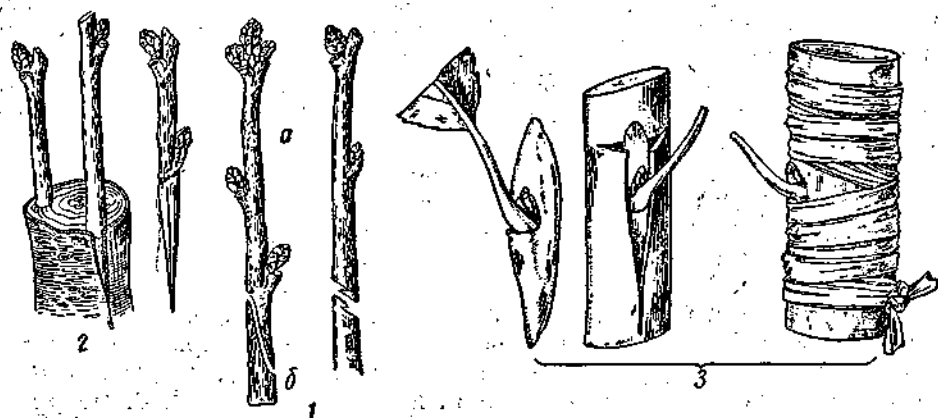


Рис. 73. Различные способы прививки:

1 — копулировка, 2 — прививка в расщеп, 3 — окулировка; а — привой, б — подвой.

ный песок, они образуют придаточные корни и придаточные почки, формирующиеся в новые растения.

Листовыми черенками размножаются немногие растения: глоссиния (*Glossinia*), портулак, бегония, томаты и др. Этот способ применяется преимущественно в цветоводстве.

Прививка, или трансплантация, — это способ размножения, связанный с пересадкой части побега, снабженного почкой или несколькими почками, на другое растение для срачивания с ним. Когда для срачивания пересаживается только одна почка, прием называется окулировкой. Если же привоем служит черенок (отрезок однолетнего побега с несколькими почками), то такой способ пересадки носит название копулировки.

Часть растения, которую прививают, называется *привоем*, а растение, на которое прививают, — *подвоем*.

Практическое значение прививок громадно. В садоводстве при помощи указанного способа размножаются многие сорта плодовых деревьев, сохраняя свои ценные качества. Существует много различных способов прививки (рис. 73). При копулировке у древесных растений на черенки режут однолетние ветви поздней осенью или в конце зимы, сохраняют в холодном месте и прививают ранней весной. У черенка, имеющего одинаковую толщину с подвоем, срезают наискось конец, так же как и у подвоя, чтобы плоскости их срезов совпадали. Привой плотно прикладывают к подвою и связывают.

Прививки под кору у древесных растений производят весной, когда кора легко отделяется от древесины. Черенок с 3—4 междоузлиями снизу заостряют в виде полуконуса и вставляют под кору подвоя, на котором предварительно делается горизонтальный срез под стеблевым узлом.

Прививки в расщеп применяются как у древесных пород, так и у травянистых растений. При этом в расщепленный подвой заостренным концом вставляется черенок привоя, после чего обвязывается.

В плодоводстве наиболее распространенным способом прививки является окулировка — приращивание к подвою не черенка, а почки (глазка) с кусочком древесины. Почки с кусочком древесины (щитком) предварительно вырезают из желаемого побега. На коре подвоя делают Т-образный надрез, после чего кору отгибают и за кору вставляют глазок, который прижимают отворотами коры и обвязывают. Окулировку проводят летом и весной.

В питомниках, где размножается посадочный материал для садов, не менее 90—95% плодовых деревьев прививают окулировкой, так как этот прием прост, дешев и дает надежные результаты.

Взаимоотношения привоя и подвоя. Для правильного понимания взаимоотношений между подвоем и привоем большое значение имеют труды И. В. Мичурина. Своими работами он показал, что стадийно несформировавшийся организм, не прошедший еще полного цикла развития, при прививке изменяет свое развитие под влиянием пластических веществ, которыми обмениваются привой и подвой. В этом случае при прививках образуются вегетативные гибриды, обладающие свойствами привоя и подвоя.

При выведении новых сортов плодовых деревьев И. В. Мичурин широко использовал влияние привоя на подвой и обратно. Компонент, передающий свои свойства (а им может быть как подвой, так и привой), назван ментором (воспитателем). Методом ментора И. В. Мичурин улучшил качество многих сортов яблони и груш.

Бесполое размножение. Бесполое размножение осуществляется при помощи образуемых организмом особых специфических клеток, получивших название спор и зооспор.

Спора отличается от зооспоры тем, что покрыта оболочкой и разносится обычно ветром, в то время как зооспора — голая клетка, не имеющая оболочки, снабженная одним или несколькими жгутиками, способствующими активному передвижению ее в воде. Зооспорами размножаются водоросли и низшие грибы, спорами — некоторые водоросли, грибы, мхи и папоротникообразные.

У одноклеточных водорослей зооспора возникает из всего протопласта, а у многоклеточных водорослей — из протопластов особых клеток, получивших название зооспорангиев. Обычно протопласт зооспорангия делится на несколько частей, его оболочка расслизняется, и зооспоры выходят в воду как самостоятельные клетки. Обладая подвижностью, они некоторое время плавают, затем одеваются оболочкой, после чего прорастают в новую водоросль. У многоклеточных организмов споры образуются в спорангиях. Нередки случаи превращения в спору и одноклеточных. По форме они бывают округлыми, овальными или нитевидными. После раскрытия спорангия споры, разнесенные ветром и попавшие на подходящий субстрат, прорастают в новый организм. При образовании спор из спорогенных клеток спорангия чаще всего происходит редукционное деление (мейоз).

Каждая материнская клетка спорогенной ткани дает начало четырем спорам, имеющим гаплоидное число хромосом. Спорообразование — обязательный этап в развитии как низших, так и высших растений. Споры возникают у голосеменных и цветковых растений, хотя они и размножаются семенами.

Половое размножение. Понятие о смене поколений. В основе полового размножения лежит разделение организма на две физиологические категории, на два пола — мужской и женский. Каждый вид растения на определенном этапе развития образует половые клетки (гаметы), мужские и женские. При слиянии гамет образуется зигота, дающая начало новому организму. Половые клетки (гаметы) в организме образуются путем редукционного деления ядра и характеризуются вдвое меньшим (гаплоидным) числом хромосом. После оплодотворения ядро новой клетки (зиготы) будет иметь двойной набор хромосом ($2x$, диплоидный), свойственный данному виду растения. Половое размножение играет огромную роль в живой природе. Виды, размножающиеся половым путем, стойки и, как правило, побеждают в борьбе за существование. Объясняется это тем, что при вегетативном и бесполом размножении новые растения полностью наследуют свойства материнского организма вместе с его возрастными старческими изменениями, что приводит в конце концов к вырождению. Из поколения в поколение растения, не получая новых свойств, способны жить лишь в тех условиях, которые были у материнского растения. При половом процессе происходит полное обновление. Жизнь нового организма начинается сначала. Соединение различных отцовских и материнских наследственных признаков дает потомство, которое воспринимает не только свойства родителей, но и получает новые признаки. Такое разнородное потомство с обогащенной наследственностью хорошо приспособлено к внешним условиям.

У некоторых низших растений (бактерий, синезеленых водорослей, несовершенных грибов) половой процесс неизвестен, и они размножаются делением клеток или бесполом путем.

Половой процесс возник у растений на определенном этапе исторического развития. Появившись, он вместе с усложнением и совершенствованием растений в процессе эволюции претерпел ряд изменений. Известны три типа полового процесса: изогамия, гетерогамия и оогамия.

И з о г а м и я — наиболее простой тип полового процесса, где еще не выработалась морфологическая дифференцировка полов. В этом случае гаметы одинаковые, обе подвижные, не отличающиеся по величине и форме. Сливаясь попарно, они образуют зиготу, которая одевается оболочкой и после некоторого периода покоя прорастает в новую особь. Изогамия имеет место у некоторых водорослей и грибов. **Г е т е р о г а м и я** является следующей ступенью полового процесса. При гетерогамии обе подвижные гаметы, имеющие жгутики, различаются величиной. Меньшая — мужская, а более крупная, часто менее подвижная — женская гамета. Клетки, производящие гаметы, называются **г а м е т а н г и я м и**. Гетерогамный половой процесс встречается у некоторых зеленых и бурых водорослей.

О о г а м и я — третий тип полового процесса. В этом случае гаметы резко различны. Мужские гаметы очень мелкие, снабжены жгутиками, протопласт их представлен, главным образом, ядром и небольшим количеством цитоплазмы. Они очень подвижны и носят название **с п е р м а т о з о и д о в**, а клетки, в которых они образуются, — **а н т е р и д и е в**. Женская гамета крупная, неподвижная. Протопласт клетки содержит крупные ядра, большое количество питательных веществ. Называется она **я й ц е к л е т к о й**, а клетки, в которых у оогамных видов развиваются яйцеклетки, называются **о о г о н и я м и**. У высших растений вместо одноклеточных оогоний формируются многоклеточные **а р х е г о н и и**. Оогамия имеет место у большинства низших и у всех высших растений.

Уже у многих водорослей хорошо выражено чередование двух, большей частью разнородных поколений в одном жизненном цикле: бесполого и полового. Такое чередование поколений проходит и по всем линиям эволюции высших растений. При чередовании двух поколений одно из них, половое, называется гаметофитом, другое, бесполое, — спорофитом. Раз-

витие гаметофита начинается с прорастания споры и заканчивается образованием гамет. Ядра гаметофита гаплоидные. Развитие спорофита начинается с зиготы, образованной после полового процесса гаметофитом, и заканчивается после образования спор, которые всегда гаплоидны (x), так как возникают в результате редукционного деления ядра клеток спорофита, ядра которых диплоидны ($2x$).

Эволюционный смысл чередования поколений заключается в том, что бесполое размножение спорами (зооспорами) оказывается весьма производительным, а половой процесс обогащает наследственную основу спорофита, повышает его жизнеспособность.

Половое размножение покрытосеменных растений. Тело высокоорганизованных растений состоит из вегетативных органов — стеблей, листьев и корней. На определенном этапе развития на стебле появляются репродуктивные органы — цветки, служащие для полового воспроизведения. Переход к цветению означает завершение определенных качественных изменений, характеризующих развитие растений.

Весь путь количественных и качественных превращений, которые претерпевает растение от зиготы до естественного отмирания всего организма, называют индивидуальной жизнью организма, или его онтогенезом. Индивидуальная жизнь организма состоит из процессов роста и развития.

Понятие о росте и развитии. Рост и развитие — явления не тождественные. Рост — процесс количественных изменений в теле растения, приводящий к увеличению массы и объема растения. Развитие — процесс качественных изменений, которые совершаются в течение жизни растения. Видимым внешним морфологическим изменениям в ходе развития растения предшествуют скрытые внутренние качественные изменения, совершающиеся при определенных внутренних и внешних условиях. Организм в своем жизненном цикле проходит ряд последовательно сменяющих друг друга стадий. Переход от одной стадии развития к другой связан с глубокими, качественными изменениями в ходе процессов обмена веществ. Стадийная подготовленность обеспечивает при соответствующих условиях образование растений органами плодоношения. Стадийные изменения осуществляются в точках роста и передаются всем тканям, поэтому разные участки стебля находятся на разных стадиях развития. Ткани нижней части стебля стадийно наиболее молодые, на верхушке — стадийно наиболее старые. Последние быстрее зацветают. Стадийные изменения необратимы. Наиболее полно изучены две стадии развития: яровизации и световая. Стадийное развитие растений и условия прохождения стадий изложены в курсах физиологии растений.

ЦВЕТОК

Цветок — генеративный орган растения, выполняющий функцию полового воспроизведения. Он представляет собой метаморфизированный дистостебельный побег, который видоизменился в связи с новыми функциями. Цветки образуются на главном и на боковых стеблях, в большинстве случаев развиваясь из почки, сидящей в пазухе кроющего листа. Стеблевая часть цветочного побега называется цветоножкой. Она имеет ограниченный рост и несколько расширенную кверху своеобразную точку роста, называемую цветоложем. На цветоложе из первичных бугорков формируются части цветка: чашечка, венчик, тычинки, пестик, являющиеся видоизмененными листьями. На цветоножке часто развиваются мелкие листочки, называемые прицветниками.

Верхушка цветоносного побега состоит из двух зон меристематических тканей. Наружную зону называют зародышевой муфтой, внутреннюю — паренхиматическим массивом.

Зародышевая муфта состоит из активных мелких клеток, которые делятся антиклинально, создавая правильные поверхностные слои. Клетки паренхиматического массива крупные, тонкостенные, с большими вакуолями. У вегетативного побега в конусе нарастания активный рост наблюдается в корпусе, а не в тунике, у цветочного же побега, наоборот, деление клеток сосредоточено в зародышевой муфте, из которой образуются две части цветка, а паренхиматический массив относительно пассивен.

Цветоложе у растений имеет различную форму: дискообразную, блюдцеобразную, коническую и т. д. Элементы цветка располагаются на нем по спирали, чаще кругами, по направлению от периферии к центру. Наружные круги цветка составляют покровы, а внутренние — тычинки и

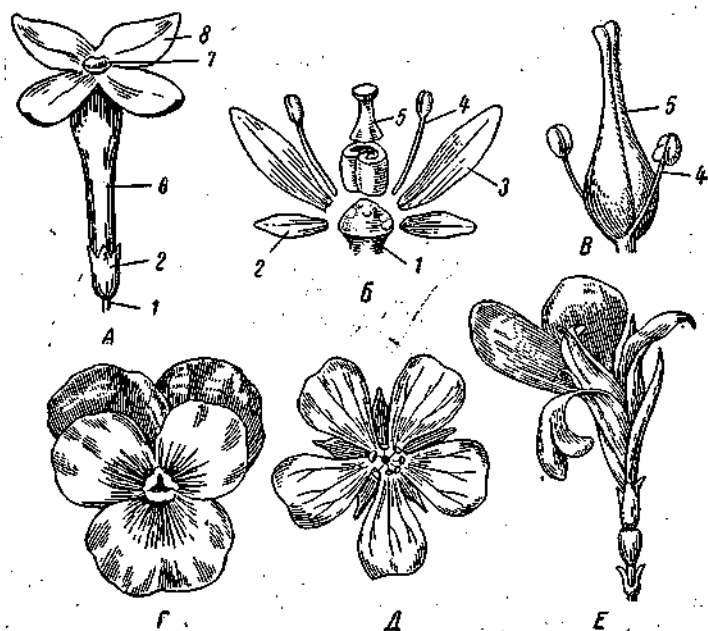


Рис. 74. Цветки. А, Б — полные цветки; В — цветок без околоцветника; Г — зигоморфный; Д — актиноморфный; Е — асимметричный:

1 — цветоложе, 2 — чашелистики, 3 — лепестки, 4 — тычинки, 5 — пестик, 6 — трубочка сростнолепестного венчика, 7 — зев, 8 — отгиб лепестка

пестики, представляющие собой органы, в которых возникают гаметы. Покровы играют защитную роль для гамет — наиболее существенных частей цветка. Околоцветником, или покрывами, цветка являются чашечка и венчик. Различают простой околоцветник и двойной. У простого околоцветника покров однороден и окрашен в один цвет. Яркоокрашенный простой околоцветник, похожий на венчик, называется венчиковидным (тюльпан, ирис, пролеска — *Scilla*, ландыш), а простой околоцветник зеленого цвета, похожий на чашечку — чашечковидным (свекла, лебеда — *Atriplex*, щавель).

Цветки, состоящие только из тычинок и пестиков, не имеющие околоцветника, называются голыми, или беспокровными (ясень, ива). Чаше околоцветник двойной и состоит из зеленой чашечки и окрашенного венчика (рис. 74). Чашечка образует на цветоложе наружный круг, состоящий обычно из зеленых листочков — чашелистиков. Они отличаются от венчика не только окраской, но также небольшой величиной и формой. Если чашелистики срастаются друг с другом,

то получается с р о с т н о л и с т н а я чашечка, если же чашелистики свободны, чашечка называется р а з д е л ь н о л и с т н о й. После отцветания чашечка отпадает вместе с венчиком, но иногда остается при плодах (яблоко, груша) или превращается в хохолок, способствующий рассеиванию семян (одуванчик). Основная функция чашечки — защита молодых частей цветка до его раскрытия.

В е н ч и к состоит из лепестков, расположенных во втором круге двойного околоцветника, и отличается от чашечки более крупными размерами и чаще всего яркой, бросающейся в глаза окраской. Лепестки, срастаясь между собой, образуют с р о с т н о - или с п а й н о л е п е с т н ы й венчик, если же лепестки не срастаются и остаются свободными, венчик называется р а з д е л ь н о л е п е с т н ы м.

В отдельном лепестке различают нижнюю суженную его часть, называемую н о г о т к о м, и верхнюю расширенную — п л а с т и н к у. В сростнолепестном венчике сросшаяся часть лепестков называют т р у б о ч к о й, несросшуюся — о т г и б о м. Место перехода трубочки в отгиб получило название з е в а. Венчик выполняет функцию защиты тычинок и пестиков, а также привлекает насекомых, способствующих перекрестному опылению.

Венчики, как и чашечки цветка, могут быть правильными или неправильными. Если через венчик можно провести несколько плоскостей симметрии, его называют п р а в и л ь н ы м, или а к т и н о м о р ф н ы м, если через венчик можно провести только одну плоскость симметрии или нельзя провести ни одной плоскости симметрии, его называют н е п р а в и л ь н ы м. Неправильные моносимметрические покровы цветка называют еще з и г о м о р ф н ы м и (горох, фасоль), а не имеющие никаких симметрий — а с и м м е т р и ч н ы м и (фиалка — *Viola*, орхидея). Симметрия венчика чаще всего совпадает с симметрией всего цветка, однако бывают и несовпадения, например венчик актиноморфный, а весь цветок зигоморфный.

Совокупность тычинок в цветке называется а н д р о ц е е м. Число их колеблется от одной до нескольких сотен. Располагаются они на цветоложе, как чашелистики и лепестки, по спирали или в один-два круга. Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. Форма нитей и пыльников довольно разнообразна и наследственно постоянна для каждого вида растения (рис. 75). Две половинки пыльника соединены друг с другом при помощи связника. Пыльники прикреплены к нити неподвижно, но у некоторых растений, например, у злаков, лилии и других они бывают качающимися. Каждый пыльник содержит две пары пылевых гнезд, в которых развивается пыльца. У многих растений тычинки срастаются между собой. Например, у мотыльковых — нитями, у сложноцветных — пыльниками, у тыквенных — нитями и пыльниками. Иногда срастаются все тычинки вместе, иногда попарно или пучками. Часто тычинки срастаются с другими частями цветка и кажутся образовавшимися на венчике или на простых околоцветниках, между тем как они всегда возникают на цветоложе.

Бесплодные тычинки, лишенные пыльников, называют с т а м и н о д и я м и. У некоторых растений они становятся нектарниками (зимовник — *Helleborus*, купальница — *Trollius*). Тычинки с яркоокрашенными нитями или пыльниками делают цветок заметным и служат для привлечения насекомых. Основная же роль тычинок — образование пыльцы, необходимой для опыления.

Тычинки возникают из бугорков конуса нарастания цветоносного побега. Первоначально формируется пыльник, а затем путем вставочного роста — тычиночная нить. Для питания тычинки позже закладывается и проходит по нити, а затем по связнику небольшой сосудистый пучок. В начале своего онтогенеза пыльник состоит из однородных паренхимных клеток, покрытых однослойным эпидермисом. Очень рано в четырех участках пыльника клетки субэпидермального слоя делятся тангентальными

перегородками на два слоя, каждый из которых после ряда делений участвует в образовании пыльников. На поперечном разрезе пыльника видно, что снаружи он покрыт эпидермисом, за ним расположен так называемый фиброзный слой, оболочка клеток которого снабжена спиральными или сетчатыми утолщениями. Впоследствии фиброзный слой способствует вскрытию пыльцевых гнезд, благодаря разрыву тканей вдоль

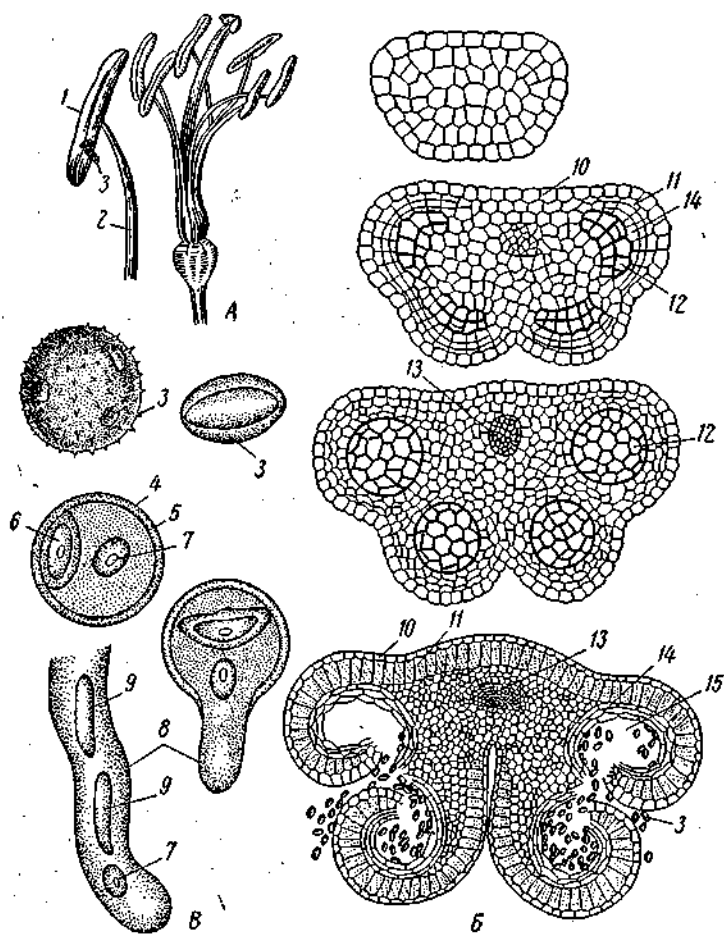


Рис. 75. Тычинки. А — общий вид тычинок; Б — развитие пыльцевых гнезд; В — пыльца и ее прорастание;

1 — пыльник, 2 — тычиночная нить, 3 — пыльца, 4 — экзина, 5 — интина, 6 — генеративное ядро, 7 — вегетативное ядро, 8 — пыльцевая трубка, 9 — два спермия, 10 — эпидермис, 11 — фиброзный слой, 12 — археспорий (спорогенная ткань), 13 — проводящий пучок, 14 — выстилающий слой, 15 — гнездо пыльника

перегородки между гнездами. На месте будущих гнезд в четырех углах пыльника расположены группы клеток археспория, которые, делясь, дают начало материнским клеткам пыльцы. Каждая группа археспориальных клеток окружена крупными клетками таблитчатой формы с густой обильной цитоплазмой, формирующими так называемый выстилающий слой, или тапетум. При формировании пыльцы оболочки клеток выстилающего слоя, а также следующего кнаружи от него, разрушаются, содержимое их образует цитоплазматическую массу с ядрами — так называемый периплазмодий, который идет на питание развивающейся пыльцы. Материнские клетки пыльцы при помощи полового двухкратного деления (мейоза) формируют тетраду пыльцевых

клеток. Каждая материнская клетка в первой фазе, делясь с редукцией числа хромосом, образует диаду — две клетки, которые, в свою очередь, делясь митотически, дают начало четырем клеткам (тетрадам) — пылинкам, содержащим в ядрах половинное число хромосом. Пылинки разрыхляются, округляются и разъединяются вследствие ослизнения наружных слоев их оболочек. В результате разрушения тапетума возникает полость гнезда, в которой находится масса пыльцы. В каждом гнезде разви-

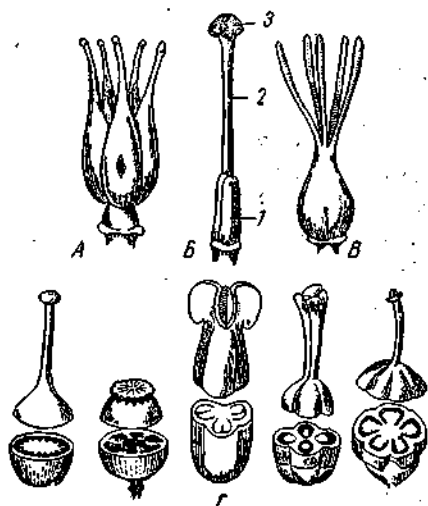


Рис. 76. Пестики. А — апокарпный гинецей из пяти несросшихся плодолистиков; Б — ценокарпный гинецей из трех сросшихся плодолистиков; В — ценокарпный гинецей из пяти сросшихся плодолистиков; Г — различные гнезда в завязях первоцвета (*Primula*), мака (*Papaver*), тюльпана (*Tulipa*), вербены (*Verbena*) и грушанки (*Pirola*): 1 — завязь, 2 — столбик, 3 — рыльце



Рис. 77. Положение завязи в цветке: 1 — верхняя, 2 — полунижняя (средняя), 3 — нижняя

вается от нескольких десятков до многих десятков тысяч пыльнок. Ко времени созревания пыльников зерен пылинки вскрываются при помощи фиброзного слоя, пыльца освобождается от пыльников и переносится при помощи ветра или насекомых на другие растения.

Пыльца, или пыльцевые зерна (микроспоры), — одноядерные гаплоидные клетки, имеющие двойную оболочку, из которых наружная называется экзиной, внутренняя — интиной. Наружная оболочка толстая, частично кутинизирована и обычно слегка окрашена. В экзине остается одно или несколько неутонченных мест — поры. На поверхности пыльцы образуются различные бугорки, шипики, сеточки и т. д. Внутренняя оболочка тонкая и состоит из пектиновых веществ. Размеры пыльнок в зависимости от вида растения колеблются от 0,008 до 0,2 мм.

Форма их различная: шаровидная, кубическая, трехугольная, пальчиковидная и т. д. Окраска пыльцы чаще всего желтая, бывает белая, синеватая, красноватая, бурая и т. д. В сформировавшемся пыльцевом зерне происходит митотическое деление ядра. Образуются два ядра, различные по форме, величине и функции. Округлое и более крупное получило название вегетативного ядра, другое, часто веретеновидной формы, называют генеративным.

Вокруг ядер обособляются участки цитоплазмы, и содержимое пылинки таким образом дифференцируется на две клетки. Большая, вегетативная, при прорастании пыльцы развивает пыльцевую трубочку, и ядро этой клетки участия в оплодотворении не принимает. Генеративная же клетка делится на две клетки, называемые спермиями, которые производят оплодотворение. У многих растений спермии появляются в пылинке до ее прорастания, чаще же они образуются в пыльцевой трубочке. Спермии являются мужскими половыми клетками (гаметами), а пылинки — носителями мужских половых элементов.

В цветках бывают один или несколько пестиков. Каждый пестик развивается из одного или нескольких плодолистиков. Совокупность плодолистиков, или пестиков, одного цветка называют гинецеем. Пестик состоит обычно из трех частей: рыльца, столбика и завязи

Самой существенной частью пестика является нижняя расширенная часть — завязь. Над завязью приподнимается тонкий цилиндрический столбик, несущий на верхнем конце рыльце. У некоторых растений столбика нет, и тогда рыльце сидит прямо на завязи; его называют сидячим. Вообще столбик, приподнимающий рыльце, способствует лучшему опылению и проведению в завязь пыльцевых трубок при прорастании пыльцы на рыльце. Пестик, состоящий из одного плодолистика, называется апокарпным. В цветке может быть один апокарпный пестик, и в этом случае гинецей называют простым, или одночленным (фасоль, горох, вишня, слива). Встречается сложный, или многочленный гинецей, состоящий из нескольких апокарпных пестиков. Сложный гинецей всегда апокарпный, ибо каждый плодолистик составляет отдельный пестик (магнолия — *Magnolia*, лютик). У большинства растений в цветках один пестик, т. е. простой гинецей, образованный несколькими сросшимися плодолистиками, получивший название ценокарпного (рис. 76).

Плодолистики могут срастаться полностью, от завязи до рыльца, иногда срастаются только завязями, а столбики и рыльца остаются свободными, или остаются в той или иной степени свободными только рыльца. О числе плодолистиков, составляющих пестик, можно судить по числу свободных столбиков или по числу рылец. В случае полного сращения о числе плодолистиков судят по количеству средних жилок в стенке завязи.

Завязи бывают одногнездными, двугнездными и многогнездными в зависимости от числа несообщающихся между собой гнезд. В простых случаях пестик образуется одним плодолистиком, который, свертываясь, срастается краями и формирует одногнездную завязь, причем место сращения завязи называют брюшным швом. Если же срастаются несколько плодолистиков без загиба краев, получается одногнездная завязь ценокарпного пестика. Пестик может быть составлен несколькими сросшимися плодолистиками, каждый из которых краями доходит до центра полости, образуя в завязи перегородки, делящие ее на камеры, называемые гнездами. Если края плодолистика не разделяют полость завязи полностью и гнезда сообщаются между собой, завязь считается одногнездной (мак).

Завязи —местилища семян и развивающихся из них семян. Число семян в завязи у разных растений колеблется от одной до многих тысяч. Место прикрепления семян к стенке завязи называется семязносом, или плацентой. Расположение семян в завязи у различных растений неодинаково. Плаценты закладываются на внутренней стенке завязи там, где срастаются края плодолистиков, или на внутренних углах гнезд завязи, или на колонке, которая находится в центре завязи.

В зависимости от положения завязи по отношению к остальным частям цветка она может быть верхней, средней (полунижней) и нижней (рис. 77). Верхняя завязь располагается свободно на плоском, выпуклом или вогнутом цветоложе и образуется только плодолистиками. Цветок с верхней завязью может быть подпестичным, если околоцветник прикреплен под нею, и околопестичным, если на расширенном вогнутом цветоложе элементы цветка сидят на краях, располагаясь в этом случае на уровне вершины завязи. Нижняя завязь возникает в результате срастания оснований чашечки, венчика и андроея с завязью, при этом околоцветник отходит от вершины завязи. Цветок, имеющий нижнюю завязь, называется надпестичным. Полунижняя завязь встречается сравнительно редко. Полунижняя завязь сращена с околоцветником и тычинками только нижней своей частью, а верхняя остается свободной. Если околоцветник отходит от середины завязи, цветок называется полунадпестичным (бузина, жимолость — *Lonicera*, камнеломка — *Saxifraga*). Тип завязи имеет большое значение в систематике.

Семяпочка у покрытосеменных растений находится в завязи (рис. 78). К месту заложения семяпочки, называемой плацентой, она прикрепляется при помощи семяножки, или фуникулуса. Семяпочки, имеющие обычно яйцевидную форму, состоят из внутреннего массива паренхимных клеток, получившего название нуцеллуса, и одного или двух многоклеточных покровов, называемых интегументами. На верхней части семяпочки интегументы не сходятся, оставляя узкий канал — пыльцевход (микропиле). Часть семяпочки, противоположная пыльцевходу, называется халазой. По своему положению на фуникулусе семяпочки бывают прямыми, обратными и согнутыми.

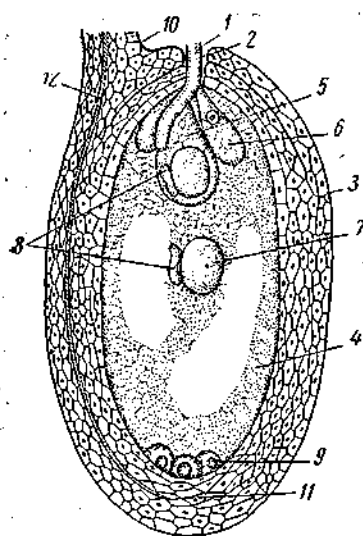


Рис. 78. Обратная семяпочка с зародышевым мешком в момент оплодотворения:

1 — пыльцевая трубка, 2 — пыльцевход, 3 — покровы семяпочки, 4 — зародышевый мешок, 5 — яйцеклетка, 6 — синергиды, 7 — вторичное ядро зародышевого мешка, 8 — спермий, 9 — антиподы, 10 — семяножка, 11 — халаза, 12 — нуцелла

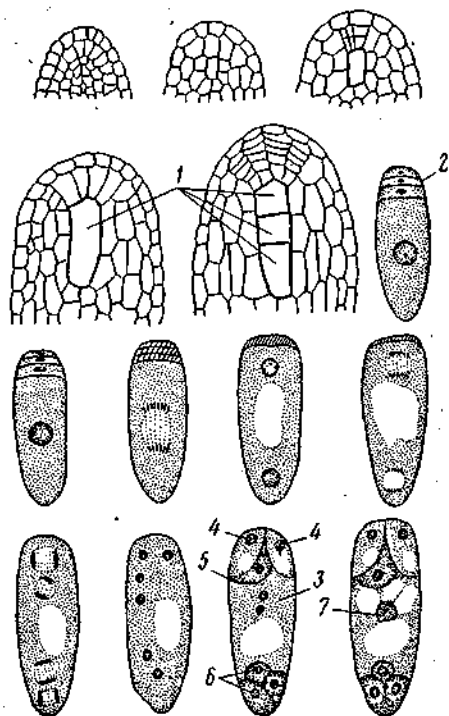


Рис. 79. Различные стадии развития зародышевого мешка:

1 — археспорий, 2 — отмирающие клетки археспория, 3 — зародышевый мешок, 4 — синергиды, 5 — яйцеклетка, 6 — антиподы, 7 — вторичное ядро зародышевого мешка

Прямая, или атропная, семяпочка имеет семяножку, расположенную на противоположном конце от семявхода. Если вследствие неравномерного роста семяпочка перевернута и семяножка оказывается рядом с семявходом, ее называют обратной, или анатропной. Реже встречаются семяпочки, у которых изогнуты нуцеллус и покровы, их называют согнутыми, или кампилатропными.

Развитие зародышевого мешка — важный этап в подготовке растения к оплодотворению (рис. 79). По мере развития семяпочки в ней возникают проводящие пучки, которые тянутся от плаценты вдоль семяпочки вплоть до халазы. По сосудистым пучкам из тела материнского растения в семяпочку проникают питательные вещества, необходимые для роста и развития зародышевого мешка. В паренхимной ткани нуцеллуса и покровов, которые выполняют главным образом питательные функции, можно обнаружить крахмал, сахар, жир, белок и др. На поверхности нуцеллуса и покровов формируется эпидермис.

В семязпочке, так как же и в пыльнике, закладывается археспорий. Однако здесь археспорий за редким исключением одноклеточный. Клетка нуцеллуса, расположенная под эпидермисом против пыльцевхода, предвзрительно делясь, образует кнаружи кроющие клетки, которые отодвигают археспориальную клетку глубже в ткани нуцеллуса, или субэпидермальную клетку нуцеллуса становится археспориальной. В том и другом случае археспориальные клетки, имеющие двойное число хромосом, претерпевают два последовательных деления (мейоз). При первом делении происходит редукция хромосом, и получаются две гаплоидные клетки (диада), которые делятся митотически, в результате чего появляется тетрада гаплоидных клеток, расположенных одна над другой. Из них три верхние клетки постепенно дегенерируют, а нижняя сильно увеличивается и становится одноядерным зародышевым мешком. Увеличиваясь в размерах, зародышевый мешок сдавливает три верхние клетки, которые постепенно исчезают. Вскоре ядро зародышевого мешка делится на два ядра, расходящихся к противоположным концам зародышевого мешка, а в центральной его части возникает разделяющая их вакуоль. Затем каждое из указанных ядер делится дважды, образуя на полюсах зародышевого мешка по четыре ядра. Все деления совершаются митотически и все восемь ядер зародышевого мешка гаплоидны.

За время указанных делений зародышевый мешок увеличивается в размерах и вместе с ним увеличивается семязпочка. Рост и развитие зародышевого мешка происходят за счет интенсивного обмена веществ с клетками и тканями семязпочки, а последняя растет и развивается за счет клеток и тканей завязи. После образования восьми ядер, по четыре в микропиларной и халазной частях, по одному ядру от каждой группы направляется к середине зародышевого мешка, где они сливаются, формируя так называемое вторичное, или центральное, ядро зародышевого мешка. После слияния двух гаплоидных полярных ядер развивается вторичное ядро, которое будет диплоидным, т. е. содержать $2x$ хромосом. Вокруг ядер микропиларной и халазной частей зародышевого мешка скапливается густая цитоплазма и получается по три клетки. В микропиларной части зародышевого мешка, где осталось три ядра, образуются три клетки яйцевого аппарата. Одна из них, большего размера с более крупным и округлым ядром, является яйцеклеткой, т. е. женской гаметой. Две другие клетки, меньшие размером с небольшими овальными ядрами, называются вспомогательными клетками, или синергидами. В халазной части зародышевого мешка, где также три ядра, формируются три крупные недолго сохраняющиеся клетки, получившие названия антипод. У многих растений число антипод может увеличиваться путем их деления. Таким образом, зрелый зародышевый мешок содержит семь клеток: на одном конце своей полости против пыльцевхода — яйцеклетку и две синергиды, в центральной части — вторичное ядро зародышевого мешка, а на другом конце — три клетки антиподы.

От описанного нормального типа развития зародышевого мешка у разных растений есть отклонения. Иногда зародышевый мешок занимает значительную часть семязпочки, иногда он мал и окружен мощным нуцеллусом. Клетки яйцевого и антиподного аппаратов варьируют как по величине, так и по форме.

Типы развития и строения семязпочки и зародышевого мешка, как и типы строения и развития пыльника, служат систематическими признаками и могут быть использованы в целях выяснения филогенетических и систематических взаимоотношений между различными группами покрытосеменных растений.

Соцветия. У большинства видов цветки собраны в соцветия и только у сравнительно немногих растений они располагаются поодиночке (маки, тюльпаны, пионы — *Paeonia* и др.). Соцветия — это ветви растения,

несущие цветки, кроющие листья и прицветники. Число цветков в соцветиях колеблется от нескольких штук до нескольких тысяч. Величина соцветий также очень различна. Биологическое значение их заключается в том, что мелкие цветки, на которые расходуется мало материала, собранные в соцветия, хорошо заметны издали для насекомых.

По способу ветвления побегов различают две основные формы соцветия: моноподиальную и симподиальную. Моноподиальные соцветия называют также ботрическими, рацемозными, бокоцветными, неопределенными, так как число боковых ветвей неопределенно. В моноподиальном соцветии четко выражен главный стержень (ось первого порядка). Развитие цветков и их цветение осуществляется в восходящем порядке (акропетально), и последним раскрывается верхушечный цветок. Если цветки располагаются в одной плоскости, как у соцветия щиток или

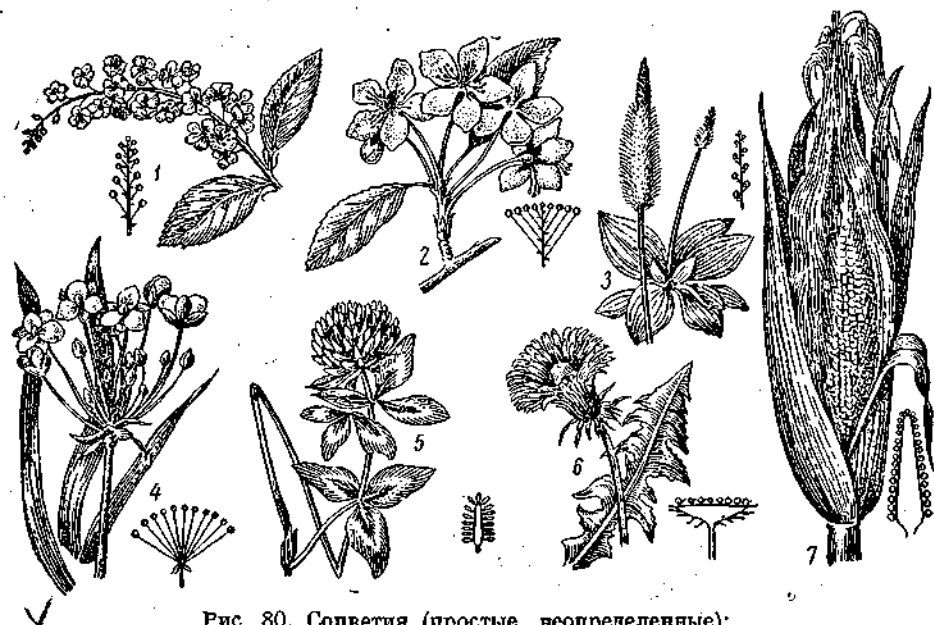


Рис. 80. Соцветия (простые, неопределенные):

1 — кисть (черемухи — *Prunus*), 2 — щиток (груши — *Pyrus*), 3 — колос (подорожника — *Plantago*), 4 — бутон (сусана — *Viburnum*), 5 — головка (клевера — *Trifolium*), 6 — корзинка (одуванчика — *Taraxacum*), 7 — початок (кукурузы — *Zea mays*)

зонтик, то зацветание происходит центrostремительно. Различают простые и сложные моноподиальные соцветия. К простым моноподиальным соцветиям относят следующие формы (рис. 80).

К и с т ь. На удлиненной главной оси сидят на приблизительно равной длине цветоножках отдельные цветки (ландыш, черемуха, лянцка, белая акация, люпин и т. д.).

К о л о с. На удлиненной главной оси расположены сидячие цветки без цветоножек (подорожник, вербена — *Verbena*, мужские соцветия осоки).

П о ч а т о к. Колос с толстой мясистой осью (кукуруза, аронник — *Arum*, белокрыльник — *Calla*).

Щ и т о к. Кисть, у которой каждая ниже расположенная цветоножка длиннее верхней, и цветки благодаря этому располагаются почти на одной высоте (яблоня, бузина, калина, груша, боярышник, японская спирея).

З о н т и к. Главная ось укорочена, цветоножки всех цветков кажутся выходящими из ее вершины и имеют почти одинаковую длину. Цветки располагаются почти на одной высоте (лук, примула, вишня).

Сережка. Повислый колос. После цветения отпадает все соцветие (грецкий орех, ива).

Головка. Главная ось укорочена и булабовидно расширена, цветки тесно сжаты, не имеют цветоножек или они очень короткие (клевер).

Корзинка — соцветие, несущее плотно сомкнутые цветки на сильно расширенном блюдцевидном или конусовидном цветоложе. Верхушечные листья образуют обертки (ромашка — *Matricaria chamomilla*, одуванчик, василек — *Centaurea cyanus*, подсолнечник и др.).

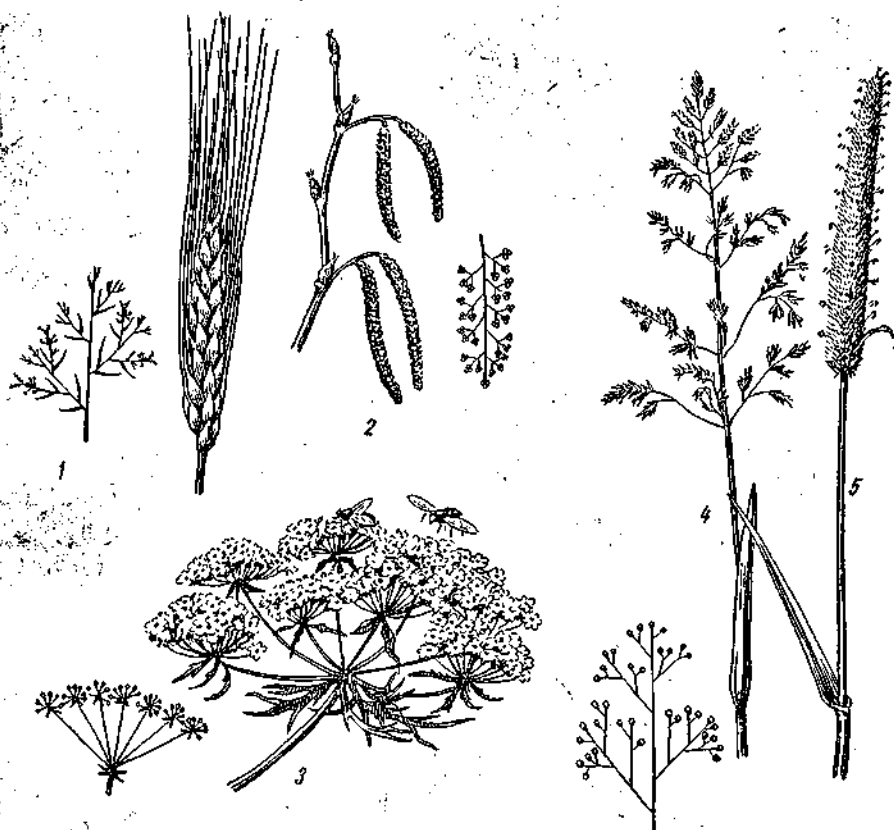


Рис. 81. Сложные соцветия:

1 — сложный колос (пшеница — *Triticum*), 2 — сережки (орешника — *Corylus*), 3 — сложный зонтик (моркови — *Daucus carota*), 4 — метелка, или сложная кисть (мятлика — *Poa*), 5 — султан, или колосовидная метелка (тимофеевки — *Phleum*)

Моноподиальные соцветия называются сложными, когда оси второго порядка несут не отдельные цветки, а простые соцветия.

Сложный колос — соцветие, на главной оси которого сидят колоски, а не отдельные цветки, как у простого колоса (пшеница, рожь и др.).

Сложный зонтик — соцветие, у которого на оси первого порядка сидят не цветки, а оси второго порядка, несущие зонтики. Нередко у основания лучей первого порядка верхушечные листья образуют обертку, а при основании лучей второго порядка — оберточки (укроп — *Anethum graveolens*, тмин, морковь и т. д.).

Метелка — соцветие, напоминающее сложную кисть. Главная ось метелки несет боковые ветвящиеся оси, заканчивающиеся цветками. Боковые ветви могут носить характер кистей (сирень, виноград) или характер простого колоса (просо, костер и т. д.) (рис. 81).

Соцветия с симподиальным ветвлением называют **цимозными**. В цимозных соцветиях, называемых также верхушечными, или определенными, ветвление может быть симподиальным или ложнодихотомическим. Главная ось не выражена, оси высших порядков последовательно заменяют оси низших порядков. Цветки распускаются от верхушки соцветия к основанию (базипетально).

При расположении цветков в одной плоскости зацветание происходит от центра к периферии. Наиболее часто встречаются следующие цимозные соцветия (рис. 82).

Монохазий — соцветие, у которого оси заканчиваются цветком и последовательно заменяются осями более высоких порядков, т. е.



Рис. 82. Цимозные соцветия:

1 — дихазий (ясколки — *Cerastium*), 2 — монохазий — завиток (медуницы — *Pulmonaria*), 3 — монохазий — извилина (манжетки — *Alchimilla*)

вблизи от цветка, венчающего ось, отходит ось следующего порядка, также заканчивающаяся цветком.

Различают монохазии: А. **Завиток**. Подцветочные ветви с цветком на конце отходят в одну сторону (незабудка — *Myosotis*, медуница — *Pulmonaria officinalis*). Б. **Извиллина**. Боковые одноцветковые оси отходят последовательно в две взаимнопротивоположные стороны (манжетка — *Alchimilla*, белена, гравилат — *Geum rivale*, гладиолус).

Дихазий — соцветие, у которого ось каждого порядка дает две подцветочные ветви, также заканчивающиеся цветками и также дающие по две подцветочные ветви, повторяющие такой же способ ветвления (звездчатка — *Stellaria*, ясколка — *Cerastium*).

Плейохазий — соцветие, от каждой оси которого, несущей верхушечный цветок, отходит еще несколько более удлиненных подцветочных ветвей, образующих мутовку (молочай — *Euphorbia*, яснотка белая — *Lamium album*).

Формулы и диаграммы цветка. Характеристику цветка можно давать сокращенно в виде формулы и диаграммы. При составлении формулы пользуются условными обозначениями частей цветка и типов цветков:

К или Ca (calyx) — чашечка
С или Co (corolla) — венчик
А (androecium) — андроцей
Г (gynaecium) — гинецей
Р (perigonium) — простой околоцветник.

Актиноморфный цветок обозначается звездочкой *, зигоморфный — стрелкой †, асимметричность никаким знаком не обозначается. Обоеполый цветок ♂ (в формулах обычно не пишется), мужской цветок ♂,

женский ♀. Количество долей отдельных частей цветка выражается соответствующей цифрой, если долей более 12, ставится значок ∞. В случае сращения цифры, указывающие количество долей той или иной части, заключаются в скобки (например, сросшийся пятилепестной венчик $Co_{(5)}$).

Если элементы цветка расположены мутовками (кругами), то цифры, указывающие на количество их в отдельных мутовках, соединяются знаком +, например, простой околоцветник лилии состоит из 6 лепестков, расположенных в два круга, — P_{3+3} . В формуле отражается также число плодolistиков, составляющих гинецей. Если гинецей ценокарпный, то число плодolistиков, образовавших гинецей, берется в скобки. Отмечается также положение завязи. Если завязь верхняя, знак тире (—) ставится под цифрой числа плодolistиков, если она нижняя, тире ставится над цифрой.

Формула цветка яблони: * $Ca_{(5)} Co_5 A_{\infty} \overline{G_{(5)}}$.

Формула цветка лилии: * $P_{3+3} A_{3+3} \overline{G_{(3)}}$.

Еще более полное понятие о строении цветка дает диаграмма, которая представляет собой проекцию на плоскость, перпендикулярную его оси (рис. 83). Диаграмму рисуют следующим образом. Вверху помеща-

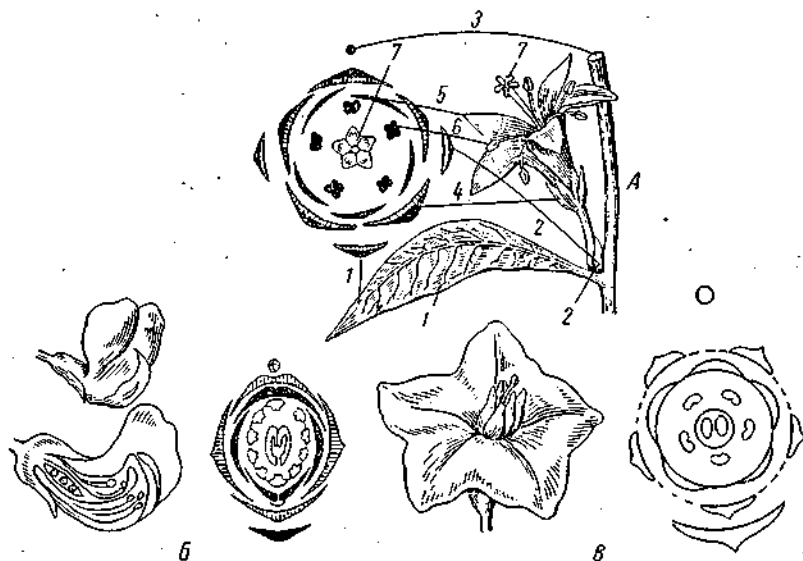


Рис. 83. Цветки и их диаграммы. А — схема построения диаграммы; В — цветок гороха, В — цветок картофеля:

1 — кроющий лист, 2 — прицветники, 3 — ось соцветия, 4 — чашелистики, 5 — лепестки, 6 — тычинки (андроцей), 7 — пестик (гинецей)

ют кружок, который показывает положение оси материнского побега. Внизу диаграммы в виде дуги изображается кроющий лист, из пазухи которого выходит цветок. Если его нет, а цветок верхушечный, то ни кружка, ни дуги не ставят. Части околоцветника обозначают дугами. Чашелистики в середине дуги на ее выпуклой стороне рисуют с выступом, который представляет собой среднюю жилку, а лепестки венчика рисуют дугой без выступа. Тычинкам придают форму поперечного разреза пыльника с ориентировкой пыльцевых мешков. Гинецей изображается схемой поперечного разреза завязи. В случае сращения между собой отдельных частей цветка, части одного круга на чертеже соединяются тонкой линией. Диаграмма демонстрирует также расположение частей цветка по отношению друг

к другу. Диаграммы бывают эмпирические, когда проецируют только развитые части цветка, и теоретические, когда обозначаются также недоразвитые или полностью редуцированные части цветка. Диаграмма цветка дает возможность судить о филогенетическом положении данного растения.

Цветение. Однолетние (рожь, картофель, лен и др.) и двулетние (морковь, свекла и др.) растения, которые цветут однажды в жизни и после цветения и плодоношения погибают, называют *монокарпическими*. У многолетних растений цветение обычно неоднократно повторяется в течение жизни и их называют *поликарпическими*. Однако среди многолетних есть и монокарпические растения, которые после первого же цветения и плодоношения погибают (некоторые агавы, бамбуки — *Bambusa*, пальмы — *Palmae*).

Цветочные почки у одних растений закладываются в год цветения, у других, как, например, у плодовых деревьев, — в предшествующем году. Цветочные почки отличаются от побеговых формой и большей величиной. Цветки раскрываются за счет более сильного роста на внутренней стороне нижних частей чашелистиков и лепестков. Кроме того, в это время вода обильно притекает к цветку, что расправляет нередко сморщенные и смятые в бутоне части.

Продолжительность цветения одного цветка у разных видов неодинакова. У многих растений цветок цветет несколько часов (торица — *Spergula sativa*), у хлопчатника — не более одного дня, а у некоторых тропических орхидей способен цвести один-два месяца. У одних растений цветок, раскрывшись, остается открытым до конца цветения, а у других он на ночь или в ненастную погоду закрывается (у льна, шафрана). Есть растения, которые открывают цветки к вечеру на всю ночь, как у душистого табака, дурмана и др. Продолжительность цветения всего растения сильно варьирует в зависимости от вида, а также от внешних условий. Например, яблоня, груша, вишня отцветают в 6—12 дней, хлопчатник цветет в течение нескольких месяцев, а тропическое растение какао цветет непрерывно. У деревьев и кустарников наблюдается периодичность в цветении: обильное цветение не ежегодно, а через один-два года.

Опыление. Цветок — орган полового воспроизведения. Для того чтобы произошло оплодотворение, необходимо прежде всего опыление. Процесс опыления заключается в переносе пыльцы после освобождения ее из пыльника на рыльце пестика. В процессе эволюции у растений вырабатывались различные приспособления для осуществления этого процесса. Различают два типа опыления: *самоопыление* и *перекрестное*. При самоопылении пыльца внутри обоеполого цветка попадает с тычинок на рыльце своего же пестика, при перекрестном опылении пыльца одного цветка переносится на рыльце цветка другого растения. Среди покрытосеменных преобладает перекрестное опыление. Как показал еще Ч. Дарвин, преимущество перекрестного опыления перед самоопылением заключается в том, что вследствие соединения генетически разнородных гамет при перекрестном опылении получается потомство, лучше приспособленное к различным условиям существования. Поэтому перекрестное опыление играет в эволюции большую роль, чем самоопыление.

У многих растений выработались приспособления, благодаря которым попадание пыльцы на рыльце одного и того же цветка затрудняется и обеспечивается перенос пыльцы от одного растения к другому. В некоторых случаях попадание собственной пыльцы на рыльце пестика приводит к отмиранию цветка. Часто пыльца неспособна к оплодотворению в своем же цветке. Имеются также типичные самоопылители, но и у них имеет место перекрестное опыление. Наконец, существует группа растений, где перекрестное опыление исключено.

Перекрестноопыляемые растения, остающиеся бесплодными при опылении собственной пыльцой, называются *самобесплодными*.

или автостерильными. К ним относятся рожь, кукуруза, рис, капуста, клевер, табак, некоторые сорта яблоны, груш, вишни и др. Растения, дающие плоды при опылении собственной пылью, называются самоплодными, или автофертильными. К ним принадлежат все самоопылители. Самоплодностью отличаются также такие культурные растения, как персик (*Persica*), айва и др. Самоплодность получается в результате самоопыления, а затем самооплодотворения, называемого автогамией. Оплодотворение в пределах одного растения путем переноса пыльцы с одного цветка на пестик другого этого же растения называется гетерогамией. После переноса пыльцы от одного растения к другому происходит чуждооплодотворение, получившее название ксеногамии. Рассмотрим способы опыления.

Самоопыление происходит в обоеполюх цветках при одновременном созревании пыльцы и зародышевых мешков. Пыльца освобождается из пыльцевого мешка и при помощи ветра, насекомых или каким-либо другим способом попадает на рыльце пестика и прорастает, после чего происходит автогамия. Самоопыление распространено сравнительно мало. Среди культурных растений к самоопылителям относятся ячмень, пшеница, горох, фасоль, овес, томат, хлопчатник, лен и др. Самоопыление возможно у сахарной свеклы, некоторых сортов ржи и других перекрестноопылителей, что зависит от сорта и внешних факторов среды.

У злаков опыление нередко совершается уже в то время, когда соцветие находится во влагалище листа, куда посторонняя пыльца проникнуть не может. У многих дикорастущих и культурных растений (горох, фасоль и др.) самоопыление происходит еще в закрытом бутоне. Однако в случае попадания пыльцы из другого цветка у самоопыляющихся видов возможна ксеногамия, что подтверждается случаями естественной гибридизации у самоопыляющихся растений. Существуют и такие растения, у которых перекрестное опыление исключено. Они образуют нераскрывающиеся цветки, получившие название клейстогамных. Это обычно мелкие невзрачные цветки, приносящие семена только благодаря самоопылению. Некоторые растения имеют только клейстогамные цветки, другие наряду с нормально окрашенными и раскрывающимися цветками имеют еще и клейстогамные. Например, лесная фиалка (*Viola silvestris*) ранней весной образует крупные душистые цветки для перекрестного опыления при помощи насекомых, а позднее — мелкие невзрачные нераскрывающиеся клейстогамные цветки, дающие обычно много семян. Клейстогамные цветки имеются у кислицы, сердечника (*Cardamine*), у некоторых видов овсяницы, проса и др. В клейстогамных цветках пыльники могут не вскрываться, и тогда пыльцевые трубочки пробивают пыльник и внедряются в завязь.

Самоопыление ограничивает приспособительные возможности организма и не способствует процветанию вида, так как зародыш не обогащается разнокачественными наследственными признаками отца и матери. Поэтому Ч. Дарвин считал, что в природе и у самоопылителей в какой-то мере осуществляется перекрестный способ опыления, сохраняющий жизнеспособность вида.

Перекрестное опыление является преобладающим. В процессе эволюции растений оно несомненно оказалось прогрессивным, так как приводит к потомству с обновленной наследственностью, объединяющей свойства отцовской и материнской особи.

У растений есть различные приспособления, препятствующие самоопылению. У однополюх цветков вообще не может быть самоопыления, а у обоеполюх цветков многих растений самоопыление не происходит благодаря особенностям устройства цветка. В природе очень распространено явление одновременного созревания тычинок и пестиков — диогамия, вследствие чего самооплодотворение исключается. Если пыльники созревают раньше рылец, явление называется протерандрией,

а если в обоеполом цветке раньше созревают рыльца, то оно носит название протогинии. Дихогамия широко распространена. Протерандрия наблюдается у тюльпана, малины, земляники, подсолнечника, герани и др. Она распространена в семействах сложноцветных, зонтичных, бобовых, губоцветных и др. Протогиния установлена в семействах жимолостных (Caprifoliaceae), кирказоновых (Aristolochiaceae), ситниковых (Juncaceae), подорожниковых (Plantaginaceae) и др. Другим приспособлением для избежания самоопыления является неодинаковое соотношение длины столбика пестика и длины тычинок. Такая разностолбчатость в цветках отдельных растений, принадлежащих к одному виду, называется гетеростилией. В этом случае в цветках одного растения все пестики длинностолбчатые, а тычинки укороченные, в других же растениях — цветки с короткими столбиками и длинными тычинками. Такое расположение устраняет возможность самоопыления, так как обычно пыльца с коротких тычинок удерживается и прорастает только на рыльце с коротким столбиком и наоборот. Гетеростилия свойственна гречихе (*Poligotum*), веронике (*Veronica*), примуле, кислице и др.

Перекрестное опыление у растений совершается при помощи ветра, насекомых, мелких птиц и воды. Наиболее развито насекомое опыление, на втором месте стоит ветроопыление и сравнительно незначительное место занимает опыление при помощи воды и птиц.

Ветроопыляемые растения называются анемofilными, у них пыльца переносится с цветка на цветок при помощи ветра. Примерно одна десятая часть всех покрытосеменных растений является ветроопыляемыми. Среди них много древесных и кустарниковых (береза, ольха, осина, тополь, вяз — *Ulmus*, дуб, грецкий орех, орешник, лещина, шелковица — *Morus* и др.), а также травянистых растений (крапива, подорожник, злаковые, осоковые и др.). Из культурных следует указать на рожь, кукурузу, хмель, коноплю, сахарную свеклу и др. Все они имеют характерные для ветроопыления черты строения. Цветки у них мелкие, невзрачные, с простым или редуцированным околоцветником без аромата и нектарников. Ветроопыляемые растения обычно формируют много цветков, собранных в соцветия. Пыльца, образуемая ими в огромных количествах, мелкая, сухая, переносится на большие расстояния ветром. В одной метелке кукурузы развивается до 50 млн. пылинки, в сережке орешника (лещины) — 4 млн.

Одним из приспособлений для разноса пыльцы ветром являются качающиеся соцветия и качающиеся пыльники. Например, соцветия сережки, имея дряблую ось, свисают с ветвей и, раскачиваясь ветром, легко высыплют пыльцу (береза, орешник, осина, тополь, дуб и т. д.). У многих растений (злаки, конопля, щавель, подорожник) свисают не соцветия, а пыльники, которые сидят на длинных, высовывающихся из цветка тычиночных нитях. Раскачиваясь ветром и ударяясь друг о друга, они высыплют пыльцу, которая затем разносится ветром. В период цветения ветроопыляемых растений в воздухе носится масса пыльцы, из которой большая часть погибает, а часть улавливается рыльцами цветков. У анемофильных растений рыльца длинные, перистые, волосистые, высовывающиеся из цветков и хорошо задерживающие попадающие в них пылинки. Успешному ветроопылению способствует и то, что анемофильные растения произрастают большими группами (лес, поле). Большинство лиственных древесных пород цветет ранней весной до полного распускания листьев, что облегчает разнос пыльцы и улавливание ее рыльцами.

Насекомоопыляемые растения называются энтомофильными. Это растения, пыльца которых разносится насекомыми от цветка к цветку. Из насекомых главными опылителями являются пчелы, осы, шмели, мухи, бабочки, жуки, муравьи, трипсы. Приманкой для насекомых у энтомофильных растений служат специальные жидкие сахаристые выделения — нектар, а также съедобная пыльца, которая бо-

гата питательными веществами. Насекомые получают от растений пищу, а сами бессознательно проводят важнейшую для растительных организмов работу по перекрестному опылению. Обоюдные полезные взаимоотношения между растениями и животными сложились в процессе исторического развития.

Энтомофильные растения в процессе естественного отбора приобрели ряд приспособительных признаков, отличающих их от ветроопыляемых растений. Для них характерна яркая окраска венчика, сложного или простого околоцветника. Если цветки мелкие, то они собраны в крупные соцветия, издали заметные для насекомых. Кроме яркой окраски, энтомофильные растения обладают запахом, привлекающим насекомых. Каждому виду растения свойствен свой специфический запах, зависящий от характера душистых летучих веществ — эфирных масел, накапливаемых растением в частях цветков или побегах. Ориентируясь на запах и яркую окраску, насекомые безошибочно находят цветки, а в них пищу.

Нектарники — железки, выделяющие нектар, имеют различную форму. Они могут быть в виде мелких ямок, точек, бугорков, урнечек и т. д. Нектар, постоянно выделяемый за время цветения мелкими порциями, состоит обычно из воды и того или иного количества глюкозы и тростникового сахара. Нектарники расположены в глубине цветка и часто труднодоступны. Насекомые, проникая во внутренние части цветка, неизбежно нагружаются пылью, которая переносится на другое растение. Если пищей для насекомых служит пыльца, то она у таких растений вырабатывается в большом количестве, удовлетворяющем потребность насекомого и обеспечивающем опыление растений (мак, пестик).

В живой природе существует удивительная и тонкая приспособленность признаков цветков растений к тому или иному насекомому-опылителю. На лепестках часто имеется рисунок в виде заметных, иначе окрашенных полос, пятен, сходящихся к месту расположения нектарников, как бы указывающих насекомому направление к нектару. У шалфея (*Salvia pratensis*), в цветке которого всего две тычинки, перекрестное опыление обеспечивается благодаря особому устройству. Андроей в цветке представляет собой рычаг, у которого на одном конце пыльцевые мешки, а на другом пластинка, закрывающая вход в трубочку венчика. Насекомое, двигаясь к нектарнику, приподнимает мешающую ему пластинку, отчего приводит в движение рычаг с пыльниками, которые опускаются на спину насекомого и высыпают пыльцу.

Пыльца насекомоопыляемых растений на наружной оболочке имеет различные выросты в виде шпиков, бугорков и т. п., нередко она клейкая. Все это способствует лучшему прикреплению ее к телу насекомого и закреплению на рыльце пестика.

Оплодотворяющую способность пыльца сохраняет различное время. Например, у ржи в оптимальных условиях она сохраняется от 12 часов до 2 дней, у кукурузы — 1—2 дня, у конопли — 2—8 дней, у яблони и груши — до 210 дней и т. д. Пыльцу можно искусственно проращивать в растворе тростникового сахара с концентрацией от 2 до 50% в зависимости от вида растения. Жизнеспособность рыльца по сравнению с пылью незначительна. В среднем рыльце может воспринимать пыльцу в течение 3—4 дней. Рыльца чувствительны к температуре и погибают при —1—1,5°C, в то время как пыльца переносит температуру до —20°C.

Оплодотворение. Процесс оплодотворения характеризуется слиянием мужской и женской клеток (гамет). Для оплодотворения прежде всего необходимо, чтобы пыльца из пыльников попала на рыльце пестика и проросла на нем. Между опылением и оплодотворением у разных растений проходит время от 20—30 мин (скерда — *Crepis*, кок-сагыз) до нескольких месяцев (береза, дуб). Пыльца, попав на рыльце, удерживается на нем благодаря тому, что его поверхность обычно покрыта выростами в виде сосочков или волосков или бывает липкой. Рыльце выделяет специальный

энзим, действующий на пыльцу, и она набухает, а затем прорастает (рис. 84). Внутренняя тонкая оболочка (интина) пыльцевой клетки выпячивается сквозь поры наружной оболочки (экзины) в виде пыльцевой трубочки. Внедряясь в ткани рыльца, пыльцевая трубочка, вытягиваясь, растет или по специальному проводящему каналу, или по межклетникам ткани столбика. Достигая завязи, трубочка растет дальше и проникает чаще всего через пыльцевход в семяпочку, затем в зародышевый мешок. В пыль-

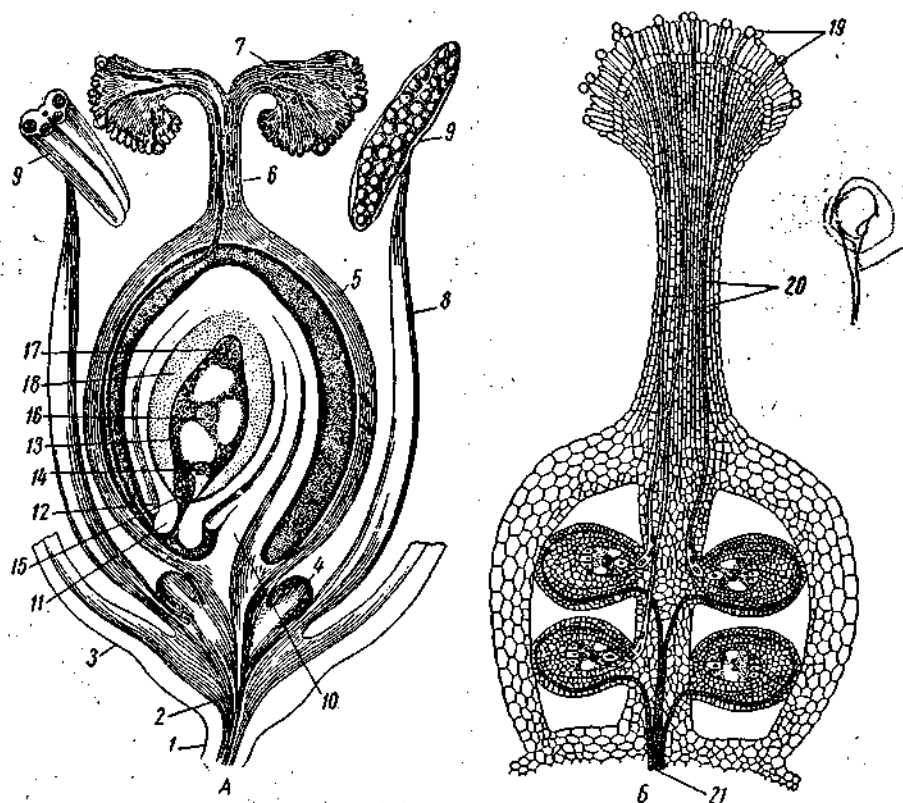


Рис. 84. Двойное оплодотворение растений. А — завязь с одной семяпочкой; Б — завязь с четырьмя семяпочками:

1 — цветоножка, 2 — цветоложе, 3 — обрезанные листочки околоцветника, 4 — нектарники, 5 — завязь, 6 — столбик, 7 — рыльце, 8 — тычиночная нить, 9 — пыльник, 10 — семяножка, 11 — внутренний покров семяпочки (интегумент), 12 — наружный покров, 13 — зародышевый мешок, 14 — яйцеклетка, 15 — синергиды, 16 — вторичное ядро зародышевого мешка, 17 — антиподы, 18 — нуцеллус (тело семяпочки), 19 — пыльцевые зерна, прорастающие на рыльце, 20 — пыльцевые трубки, 21 — проводящие пучки

цевую трубочку переходят вегетативное ядро и генеративное, которое уже в трубочке, делясь, образует две клетки-спермии. Достигнув зародышевого мешка, трубка вырастает в него, конец ее лопается, и содержимое изливается. К этому времени вегетативное ядро уже разрушилось, а спермии направляются один к яйцеклетке, а второй к вторичному ядру зародышевого мешка и сливаются с ними. Вторичное ядро зародышевого мешка образуется от слияния двух полярных клеток зародышевого мешка незадолго до слияния его со спермием. В результате слияния в зародышевом мешке возникают две зиготы: одна диплоидная, другая триплоидная. Из диплоидной зиготы, полученной от соединения одного из спермиев с яйцеклеткой, развивается зародыш семени. Триплоидная зигота, возникшая в результате слияния спермия с вторичным ядром зародышевого мешка,

путем многократного деления образует ткань, богатую пищей для зародыша, называемую эндоспермом.

Таким образом, у покрытосеменных растений имеет место двойное оплодотворение, обеспечивающее не только зародыш нового растения, но и пищу для зародыша. Процесс двойного оплодотворения открыт в 1898 г. русским ученым акад. С. Г. Навашиным.

Биологическое значение двойного оплодотворения у покрытосеменных растений заключается в том, что благодаря слиянию двух мужских и женских гамет образуются, во-первых, зародыш, во-вторых, эндосперм (пища для зародыша), обладающие наследственными свойствами отцовского и материнского организмов. Такой зародыш семени, обогащенный двойной наследственностью, имеет большую жизнеспособность и большие возможности приспособления к различным условиям существования. Это свойство покрытосеменных наряду с другими признаками высокой организации обеспечило им широкое распространение и позволило занять господствующее положение среди растений.

Иногда в зародышевый мешок входят несколько пыльцевых трубок, при этом яйцеклетка и вторичное ядро могут оплодотворяться несколькими парами спермиев (скерда, одуванчик, подсолнечник). Явление, получившее название полиспермии, описанное советскими учеными Е. Н. Герасимовой-Навашиной и В. А. Поддубной-Арнольди, указывает на возможность проявления признаков нескольких отцов в гибридных потомствах.

Новое освещение получили вопросы физиологии оплодотворения цветковых растений в работах И. В. Мичурина. С точки зрения учения Мичурина, слияние клеток следует рассматривать как ассимиляцию, а половой процесс — как одно из проявлений обмена веществ. Спермии, попавшие на рыльце пестика и в зародышевый мешок, влияют на формирование зародыша, даже не сливаясь с женскими клетками. Ассимилируясь в зародышевом мешке, пыльцевые трубки с их питательными веществами, спермиями и ферментами создают особые условия обмена веществ, воздействующие на развитие зародыша и его наследственные качества. Он также указал на огромную роль избирательной способности яйцеклетки в процессе оплодотворения, которая заключается в том, что в яйцеклетку проникают спермии, физиологически совместимые с ней, т. е. сливаются такие гаметы, которые наиболее приспособлены друг к другу и, следовательно, дают более устойчивое и жизнеспособное потомство. Установлено, что не безразлично, каким количеством пыльцы опыляется рыльце. При большем количестве пыльцы на рыльце обеспечивается полное завязывание семян и создаются лучшие условия для избирательного оплодотворения.

Различные результаты получаются также при опылении рылец однородной пылью и смесью пылей. На рыльце любого растения прорастает не всякая пыльца, а лишь определенная. При опылении рылец смесью пылей на рыльцах прорастает большое количество пылей, и много пыльцевых трубок входит в столбик, но по мере своего движения к зародышевому мешку, большая часть их прекращает свой рост и разрушается. В зародышевый мешок попадает одна или несколько пар спермиев, но сливается с яйцеклеткой обычно одна, более соответствующая женским ядрам. И. В. Мичурин широко применял опыление смесью пылей в целях преодоления трудностей отдаленной гибридизации. Желая вызвать прорастание чужеродной пыльцы, И. В. Мичурин добавлял к ней близкородственную и добивался таким образом успехов в оплодотворении.

Развитие семени и плода. После двойного оплодотворения из завязи развивается плод, а из находящихся в завязи семяпочек — семена. Указанный процесс начинается делением оплодотворенных женских клеток. Первой начинает делиться зигота, образованная слиянием спермия с вторичным ядром зародышевого мешка. Путем ряда последовательных де-

лений в зародышевом мешке формируется питательная ткань для зародыша — эндосперм (рис. 85).

Существует два типа развития эндосперма: ядерный, или нуклеарный; и клеточный, или целлюлярный. У растений раздельнолепестных и однодольных с крупным, широким зародышевым мешком оплодотворенное вторичное ядро, делясь, дает много ядер. Сам мешок увеличивается в размерах и заполняется цитоплазмой, имеющей вид молока, богатой белками, жирами и крахмалом. У хлебных злаков эту фазу развития семени называют молочной спелостью. Ядра продолжают делиться и постепенно заполняют все большую площадь. Затем между ядрами одновременно возникают перегородки (процесс свободного образования клеток). Образовавшиеся клетки, продолжая делиться, заполняют всю полость зародышевого мешка, и получается многоклеточ-

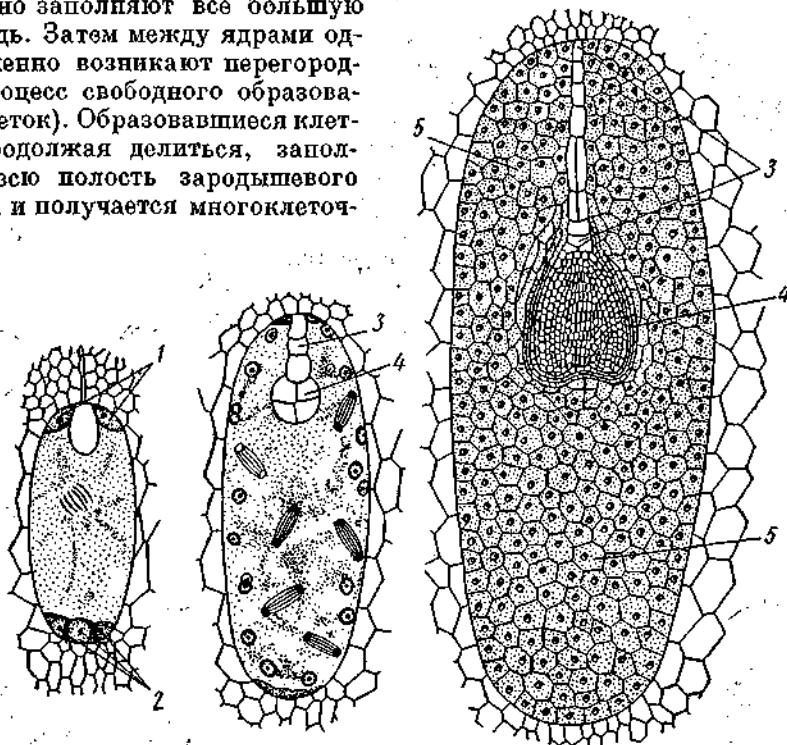


Рис. 85. Схема последовательного развития зародыша и эндосперма у двудольных:

1 — синергиды, 2 — антиподы, 3 — подвесок, 4 — зародыш, 5 — эндосперм

ная ткань — эндосперм. Такой тип развития эндосперма называют ядерным, или нуклеарным.

У спайнолепестных, имеющих узкие зародышевые мешки, при развитии эндосперма деление ядер сопровождается цитокинезом и образованием перегородок и клеток. Этот тип формирования эндосперма называют клеточным, или целлюлярным. Такой эндосперм состоит из сравнительно крупных клеток с целлюлозными оболочками, наполненных различными питательными веществами — крахмалом, сахаром, жиром, белком и т. д.

Кроме эндосперма, у некоторых растений в семенах появляется другой вид питательной ткани — перисперм. В перисперме содержатся те же питательные вещества, что и в эндосперме. Таким образом, после оплодотворения могут образоваться два типа питательной ткани для зародыша. Первая — эндосперм — возникает из оплодотворенного вторичного ядра, состоит из триплоидных клеток и находится внутри зародышевого мешка, вторая — перисперм — возникает из диплоидных клеток нуцеллуса семязпочки и находится вне зародышевого мешка.

Вслед за делением оплодотворенного вторичного ядра зародышевого мешка начинает делиться оплодотворенная яйцеклетка. Зигота покрывается целлюлозной оболочкой и делится на две клетки. Из верхней клетки, обращенной к микропиле, путем ряда последовательных поперечных делений образуется так называемый подвесок, который отодвигает нижнюю клетку внутрь эндосперма. Затем нижняя клетка делится перпендикулярными перегородками на четыре клетки и каждая из них еще на две. Формируются восемь клеток — *октав*, дальнейшее деление которых приводит к образованию зародыша семени. Зачаток зародыша представлен группой однородных клеток, дифференцирующихся по мере развития. Появляются две семядоли, ниже семядолей — подсемядольное колено и первичный корень. Между семядолями формируется зачаточный стебель, который, разрастаясь, развивает несколько тесно сгруппированных листьев, прикрывающих потом так называемую почечку. У однодольных возникает лишь одна семядоля на вершине зародыша. Вся семяпочка постепенно превращается в семя. Из покровов (интегументов) семяпочки образуется покров (кожура) семени. Вместе с процессом формирования из семяпочек семян стенки завязи разрастаются, видоизменяются и превращаются в околоплодник, окружающий семена. Таким образом, нормальный плод вырастает из завязи и состоит из околоплодника и семян.

Апомиксис, полиэмбриония. Явление, при котором зародыш возникает из элементов семяпочки без оплодотворения, получило название *апомиксиса*. Нормальный тип двойного оплодотворения носит название *амфимиксиса*. Апомиксис широко распространен в растительном мире. Различают три категории апомиксиса: партеногенез, апогамию и апоспорию. Образование зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки называют *партеногенезом*. Такое явление можно наблюдать у манжетки, одуванчика, ястребинки (*Hieracium*) и др. Иногда зародыш развивается не из яйцеклетки, а из других элементов зародышевого мешка — из синергид, антипод (подорожник). Такой тип апомиксиса называют *апогамией*. Наконец, при *апоспории* зародышевый мешок формируется из клеток нуцеллуса или покровов и затем в нем без оплодотворения развивается зародыш.

Установлено, что апомиксис может быть как постоянным и наследственным, так и случайным. Он бывает индуцированным, или стимулированным, т. е. связанным с опылением и воздействием пылевой трубки, и автономным, не зависящим от опыления и воздействия мужских элементов. Апомиксис может быть *частным*, когда внутри вида наряду с апомиксическим размножением встречается и нормальное половое размножение (борщевик, хондрилла — *Chondrilla*, мелкопестник — *Erigeron* и т. д.), и *полным*, когда растения данного вида размножаются только апомиксично (одуванчик).

Как правило, в семени образуется один зародыш, однако у некоторых растений их бывает несколько. Явление многозародышевости получило название *полиэмбрионии*. Зародыши в одной семяпочке могут возникнуть из яйцеклеток нескольких зародышевых мешков или в одном мешке формируется несколько яйцеклеток. Иногда наряду с зародышем из яйцеклетки образуются добавочные зародыши из клеток синергид, антипод, нуцеллуса и интегументов. Зародыши развиваются в результате оплодотворения и без оплодотворения. Несмотря на образование большого количества (до 30 зародышей в одном семени, полного развития достигает обычно один (редко 2—3)). У мандарина семена содержат много зародышей, но сеянцев дают один-два, реже больше. Многозародышевость связана с большой затратой материалов при прорастании, менее экономна, а следовательно, и менее выгодна для растений.

Семя. Семя возникает после двойного оплодотворения из семяпочки. Состоит оно из зародыша и запасных питательных веществ, покрытых семенной кожурой.

Зародыш семени развивается из зиготы, образованной в результате слияния спермия с яйцеклеткой. Питательная ткань семени — эндосперм развивается из второй зиготы, полученной в результате слияния второго спермия с вторичным ядром зародышевого мешка.

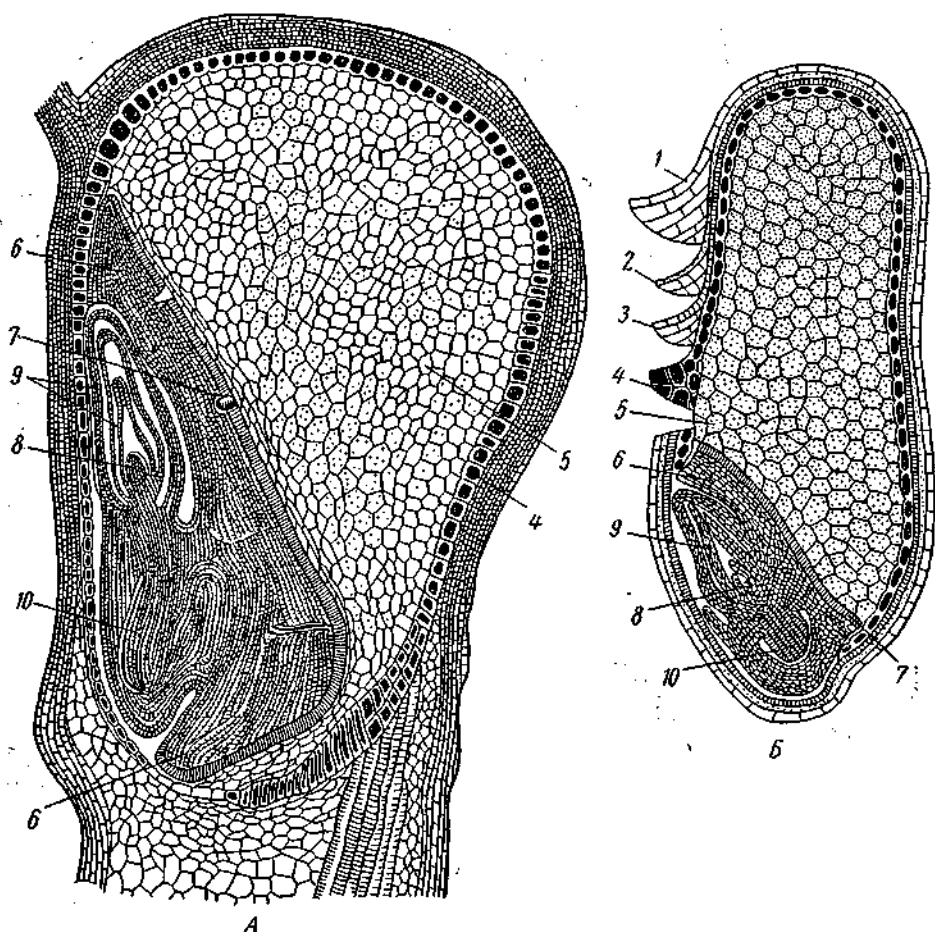


Рис. 86. Семя однодольного растения с эндоспермом. А — зерновка кукурузы (продольный разрез); Б — зерновка пшеницы (продольный разрез):
1 — околоплодник, 2, 3 — семенная оболочка, 4 — алевроновый слой, 5 — клетки эндосперма с крахмалом, 6 — щиток, 7 — поверхностный всасывающий слой щитка, 8 — почка, 9 — зародышевые листья, 10 — зародышевый корешок

Кожа семени формируется из интегументов. Синергиды и антиподы дегенерируют и растворяются, а нуцеллус у большинства растений потребляется в качестве питательного вещества при развитии зародыша семени. У некоторых растений клетки нуцеллуса превращаются в питательную ткань — перисперм.

Различают три типа семени в зависимости от того, где в нем откладываются питательные вещества. Если они откладываются в эндосперме — семена с эндоспермом, если в зародыше — семена без эндосперма, если питательные вещества находятся в нуцеллусе — семена с периспермом.

Семена с эндоспермом встречаются как у двудольных, так и однодольных. У двудольных семена с эндоспермом чаще всего имеют слабодифференцированный и небольших размеров зародыш (клеверина, табак и др.).

У однодольных, как, например, у зерновки злаков, зародыш в семени хорошо развит (рис. 86). Зерновка злаков представляет собой не семя, а плод с тонким околоплодником, плотно сросшимся с семенем. Зерновка состоит из плодовой и семенной оболочек, зародыша и эндосперма. Снаружи она покрыта плодовой оболочкой (перикарпием), которая состоит из четырех слоев: наружной кожицы из длинных клеток, образующих волоски в виде бородки или хохолка на вершине зерновки, среднего слоя из двух-трех рядов продольно удлинённых клеток, нижнего слоя поперечных клеток и, наконец, внутреннего эпидермиса из трубчатых клеток. Непосредственно к плодовой примыкает семенная оболочка, которая состоит из двух тонких слоев: верхний включает два ряда клеток, из которых второй содержит красящее вещество, нижний слой оболочки бесцветный, прозрачный, быстро набухающий.

Наружная часть семени — кожура — защищает заключенный в семени зародыш от неблагоприятных условий. У различных растений кожура состоит из одного-двух или многих слоев клеток и имеет неодинаковое анатомическое строение. Поверхность кожуры бывает гладкой или снабжена утолщениями и углублениями, которые придают семенам характерный для данного вида рисунок. Кожура семян различно окрашена. Есть семена желтые, бурые, черные, белые. Кроме однотонных, различают семена мраморные, пятнистые, крапчатые. В месте отрыва семени от семяножки, которой семяпочка прикрепляется к завязи, на поверхности семени остается след, называемый рубчиком. Величина, форма и окраска рубчика часто характерны для определенного вида растений. Около рубчика находится маленькое отверстие — семявход, возникшее из микропиле семяпочки. Непосредственно под микропиле расположен небольшой бугорок, образованный зародышевым корешком. Через микропиллярное отверстие при прорастании поступает вода и газы внутрь семени.

В зерновке пшеницы зародыш занимает небольшое место, главную ее массу составляет эндосперм. На нижней брюшной стороне зерновки имеется продольная бороздка и на ней рубчик. В эндосперме непосредственно под семенной кожурой различают алейроновый слой, состоящий из одного сплошного ряда толстостенных прямоугольных клеток, заполненных белковыми веществами (но не клейковиной) и содержащих масло. В глубине бороздки зерновки алейроновый слой состоит из двух рядов клеток, а вблизи зародыша его нет совсем. За алейроновым слоем вся внутренняя часть представляет собой запасную паренхимную ткань в виде крупных, многоугольных тонкостенных бесцветных клеток, заполненных крахмальными зернами и клейковиной. Форма и размеры крахмальных зерен различны. Содержание в эндосперме крахмала и белка определяет его ценность как материала для получения муки и крупы. Белки зерновки пшеницы, составляющие клейковину, обеспечивают хлебопекарную способность муки. Эндосперм, таким образом, является запасом питательных веществ, необходимых для зародыша в начальный период его роста.

Зародыш представляет собой зачаток растения и состоит из почки с точкой роста, покрытой многочисленными листочками, корешка и щитка. Щиток — это единственная видоизмененная семядоля зародыша. Он располагается в зерновке, примыкая с одной стороны к эндосперму, с другой — к зародышу, образуя как бы перегородку между ними. Он состоит из угловатоокруглых паренхимных клеток. Слой паренхимы, граничащий с эндоспермом, сформирован цилиндрическими клетками и представляет собой всасывающую поверхность. При прорастании семени они удлиняются, проникают в эндосперм и высасывают питательные вещества, переведенные в растворимое состояние ферментами щитка.

Таким образом, при прорастании зерновки щиток служит для передачи зародышу питательных веществ из эндосперма. Со стороны стебелька, противоположной щитку, расположен так называемый эпибласт — видимо, вторая рудиментарная семядоля.

Почечка состоит из зародышевого стебля и зародышевых листьев. Наружный (верхний) лист называется *колеоптиле*. Он имеет форму удлинённого конусовидного колпачка, покрывающего остальные листья, с крепкой заостренной верхушкой, благодаря которой молодой проросток пробивает слой почвы во время выхода на поверхность. В дальнейшем он разрывается другими растущими листьями. Зародышевый корень окружен особым пленчатым влагалищем, называемым *колеоризо*й. Зародыш богат белками, жирами, сахарами, витаминами.

Семена без эндосперма состоят из двух основных частей: зародыша и семенной кожуры. Специальной ткани, богатой питательными веществами, нет. В процессе развития эндосперм поглощается зародышем, а запасные питательные вещества откладываются в первых видоизмененных

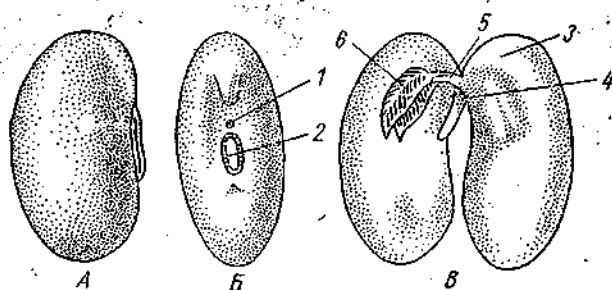


Рис. 87. Семя двудольного растения без эндосперма (фасоли — *Phaseolus*). А — вид сбоку; Б — вид со стороны рубчика; В — зародыш семени:

1 — микропила, 2 — рубчик, 3 — семядоли, 4 — корешок зародыша, 5 — стебелек, 6 — листочки зародыша

зародышевых листьях — семядолях. Рассмотрим семя фасоли (рис. 87). Снаружи оно покрыто плотной кожурой, которая может иметь различную окраску. С вогнутой стороны семени находится рубчик и рядом семяход. Семенная кожура легко снимается с семени, разбухшем в воде. Семя, освобожденное от кожуры, представлено двумя крупными семядолями почковидной формы и сравнительно небольшой остальной частью зародыша — корешком и почечкой. В семядолях сосредоточены все питательные вещества эндосперма, поглощенные зародышем. У семядолей зародыша ткани слабо дифференцированы. Однородная паренхима семядолей состоит из округлых клеток с мелкими межклетниками, запасные питательные вещества — в виде крахмальных и белковых зерен. В семени гороха семядоли прикрывают другие части зародыша: зачаточный корешок, зачаточный стебелек и верхушечную почку. Семядоли прикреплены к шейке. Почка представляет собой зачаток побега с конусом нарастания и обычными листьями.

Прорастание семян. В условиях, неблагоприятных для прорастания, семена значительное время способны пребывать в состоянии глубокого покоя. С наступлением благоприятных условий температуры и влажности семена впитывают воду и при достаточном доступе воздуха начинают прорастать. Вначале появляется зародышевый корешок, благодаря чему проросток укрепляется в почве и поглощает воду с растворенными в ней солями. Затем начинается рост зародышевого побега. У большинства растений стебелек проростка вначале петлеобразно изогнут и через почву пробивается верхушкой своего изгиба, тем самым защищая почечку. Позднее стебелек распрямляется. У проростков некоторых растений, как, например, у фасоли, подсолнечника и других семядоли выпосятся на поверхность почвы, зеленеют и выполняют ассимиляционную функцию. Часть стебля, которая расположена между семядолями и корневой шейкой,

называется подсемядольным коленом, или гипокотилем. Участок стебля между семядолями и первой парой настоящих листьев называется надсемядольным коленом, или эпикотилем (рис. 88).

У многих растений длина гипокотиля настолько мала, что он весь остается в почве, и семядоли не выносятся на поверхность (горох, дуб и др.). У злаковых при прорастании семядоля (щиток) остается в семени, а через почву пробивается coleoptиль, защищающий почечку от повреждения. Первый настоящий лист выходит наружу через прорыв coleoptиля. Число корешков у проросших хлебных злаков довольно постоянно и характерно для вида: пшеница дает 3 корешка, ячмень — 5—7, рожь — 4, кукуруза — 1. В первый период жизни молодое растение потребляет органические вещества, отложенные в семени материнского растения.

Плод. Плод формируется из завязи. После оплодотворения стенка завязи разрастается, видоизменяется и образует так называемый околоплодник, окружающий семена, которые развиваются в завязи. У многих растений в формировании плода принимают участие и другие части цветка. Стенка плода, возникшая из стенок завязи, состоит из трех слоев. Наружный слой получил название экзкарпия, средний — мезокарпия и внутренний — эндокарпия. Совокупность этих слоев называется перикарпием. В различных плодах все три слоя представлены в различных комбинациях. Наружные и внутренние слои обыкновенно тонкие и состоят из одного-двух слоев клеток. Средний слой большей частью многослойный, часто становится сочным и мясистым. В его parenхимных клетках много сахара (слива, персик, вишня и др.) или масла (маслина — *Olea europaea*, авокадо — *Persea gratissima*).

Эндокарпий играет значительную роль благодаря своим видоизменениям. У плодов, например, сливы, вишни он окостеневает, превращаясь в каменистую ткань и образуя косточку, внутри которой сохраняется семя.

Снаружи плоды либо гладкие, либо покрыты различными выростами и волосками. У экзкарпии обычно сохраняется наружная кожица завязи, в которой могут появиться устьица, выделяется кутикула. В плодах некоторых растений (яблоня, груша и т. д.) развивается пробковая ткань с чечевичками. Околоплодники пронизаны хорошо развитой системой проводящих пучков. Это особенно заметно на плодах люффы (*Luffa*), арахиса (*Arachis hypogaea*) и мака. В перикарпии незрелых плодов содержатся хлорофилловые зерна, которые по мере созревания плода теряют пигмент и разрушаются. У одних растений окраска плодов объясняется накоплением в клеточном соке пигмента антоциана (яблоня, вишня, черешня и др.), у других окраска плодов обусловлена пигментами пластид (рябина, шиповник, томат и др.). Нередко в зрелых плодах находятся различные продукты жизнедеятельности клеток в виде кристаллов оксалата кальция, дубильных веществ, эфирных масел, млечного сока и т. д.

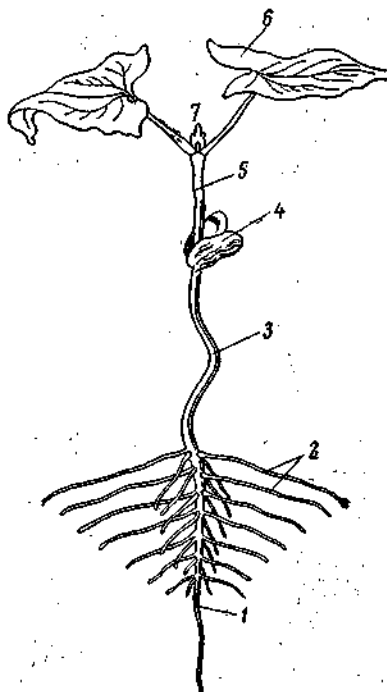


Рис. 88. Проросток фасоли:
1 — главный корень, 2 — боковые корни, 3 — подсемядольное колено (гипокотиль), 4 — семядоли, 5 — надсемядольное колено (эпикотиль), 6 — первые настоящие листья, 7 — верхушечная почка.

Плоды бывают простые, сборные, или сложные, ложные, бессемянные. Простой плод образуется из одного пестика. Он может быть апокарпным, если возник из апокарпного гинецея, или ценокарпным, если возник из ценокарпного гинецея. Сборный, или сложный, плод образуется в том случае, когда каждый из нескольких самостоятельных пестиков превращается в плодик. Настоящий плод развивается из завязи.

Плоды, в формировании которых участвует не только пестик, но и другие части цветка (тычинки, пестики, цветоножки), называются ложными. Ложными могут быть плоды простые и сложные.

Особую группу сложных плодов составляют соплодия, которые образуются из соцветия. Обычно формирование плода после оплодотворения идет параллельно с развитием семян; если семена не развиваются, то не формируется и плод. Однако у некоторых растений плоды получаются без оплодотворения и развития семян. Образование плодов, лишенных семян, называют партенокарпией. Различают стимулятивную, или индуцированную, партенокарпию, когда плод возникает под воздействием опыления, и вегетативную, когда плод возникает не только без оплодотворения, но и без опыления. Партенокарпия может быть случайной и постоянной. Она обнаружена у диких видов и культурных растений (груша, яблоня, виноград, лимон, мандарин, огурец, томат и др.). Она может быть полной, если все цветки дают бессемянные плоды, или частичной, если бессемянные плоды образуются лишь у части цветков. Явление это имеет большое практическое значение, так как партенокарпические плоды отличаются мясистой, сочной и хорошими вкусовыми качествами. Опрыскивая химическими веществами цветки растений, удается искусственно получать партенокарпические плоды. Растения, дающие плоды без семян, размножаются только вегетативно.

Разнообразие плодов очень велико. Оно сложилось в процессе исторического развития и главным образом в процессе приспособления плодов к распространению. До последнего времени придерживаются морфолого-экологической классификации плодов, хотя она и не может считаться совершенной. В основу этой классификации кладутся следующие признаки: плод сухой или сочный, односеменной или многосеменной, замкнутый или раскрывающийся, число плодолистиков, образующих плод.

Плоды с сухим околоплодником бывают коробчовидными и ореховидными (рис. 89). Коробчовидные плоды обычно многосеменные, растрескивающиеся так, что семена высеваются. Листовка — одногнездный плод, образованный апокарпным гинецеем, чаще многосеменной, раскрывающийся по брюшному шву от вершины к основанию (многие лютиковые, ваточник — *Asclepias*, таволга — *Spiraea*). Боб — одногнездный плод, образованный апокарпным гинецеем, чаще многосеменной, вскрывается по брюшному и спинному швам, образуя как бы створки. Семена прикрепляются к створкам вдоль брюшного шва. Кроме типичных бобов, бывают спирально закрученные (люцерна), односеменные (эспарцет). Форма бобов различна. Плод боб свойствен растениям семейства бобовых.

Стручок и стручочек — двугнездные плоды, образованные пестиком из двух плодолистиков. Семена прикрепляются к продольной перегородке. Вскрывается снизу вверх двумя створками по швам. Стручок — удлинённый узкий плод, а стручочек — короткий и относительно широкий. По величине и форме разнообразны. Плоды стручок и стручочек характерны для семейства крестоцветных (Cruciferae: капуста, горчица, пастушья сумка и др.) Коробочка — широко распространённый плод, сформированный двумя или несколькими плодолистиками с различным числом гнезд. Вскрывается различными способами. У мака коробочка одногнездная, вскрывается дырочками, у белены — крышеч-

кой, у гвоздики — зубчиками, у дурмана — створками, у бамии — боковыми щелями.

Ореховидные плоды односеменные. При созревании не раскрываются и семена не высыплются. Орех, или орешек, — околоплодник жесткий, деревянистый, семя свободно лежит внутри ореха (лесной орех, конопля, гречиха и др.). Семянка — околоплодник кожистый, не сросшийся с семенем (подсолнечник и др.). Зерновка — околоплодник кожистый, сросшийся с семенной кожурой (пшеница, ячмень и др.). Крылатка — семянка с кожистым околоплодником и с кожистым или перепончатым крыловидным выростом (вяз, ясень, береза и др.).

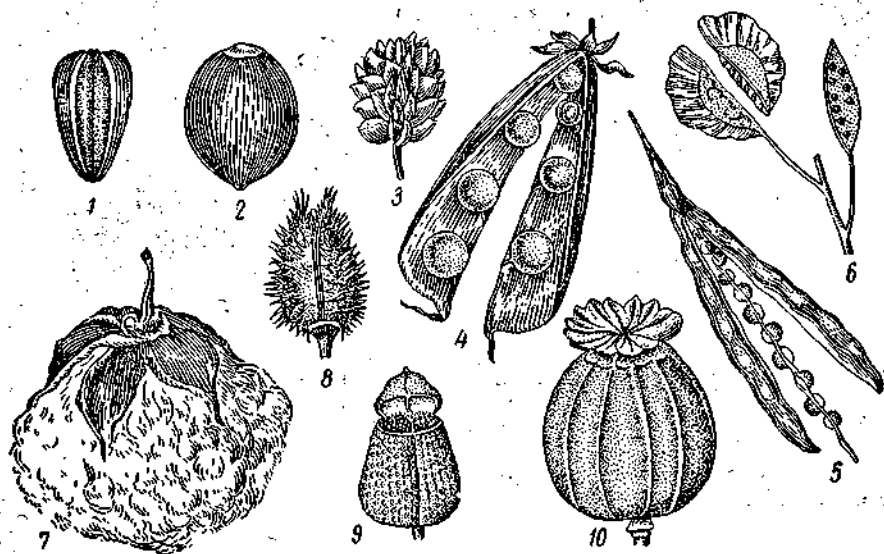


Рис. 89. Сухие плоды:

1 — семянка (подсолнечника), 2 — орех (лещины), 3 — сборная семянка (лютика), 4 — боб (гороха), 5 — стручок (капусты), 6 — стручок (ярутки полевой — *Thlaspi arvense*), 7 — коробочка (хлопчатника — *Gossypium*), 8 — коробочка (дурмана — *Datura stramonium*), 9 — коробочка (белены — *Hyoscyamus niger*), 10 — коробочка (мака)

Простые плоды могут распадаться по гнездам и разделяться на односеменные членики. Такие плоды называют дробными. Например, в семействе губоцветных встречается дробный орешек, дробная крылатка — у клена, дробный стручок — у дикой редьки. Многие сухие нескрывающиеся плоды (злаки, конопля, гречиха и др.) называют обычно семенами, что с морфологической точки зрения, конечно, неправильно.

Плоды с сочным околоплодником содержат одно или много семян. Ягодovidные плоды мясистые и многосеменные (рис. 90).

Ягода образуется из одного или нескольких плодолистиков. Плод двух- или многогнездный, нераскрывающийся, семена высвобождаются после рассливания околоплодника (виноград, клюква — *Oxycoccus*, картофель, томат, паслен и др.). Яблоко — плод, в формировании которого, кроме завязи, принимают участие другие элементы цветка и главным образом цветоложе (яблоня, груша, боярышник и др.). Тыква — плод, который развивается из трехгнездной завязи с деревянистым экзокарпием (дыня, тыква, арбуз, огурец). Померанец — плод с толстокожим околоплодником (лимон, апельсин).

Костянка — одногнездный плод, чаще односеменной. Возникает из одного или нескольких плодолистиков. Этот плод имеет тонкий

кожистый экзокарпий, мясистый сочный мезокарпий и толстый сильно-деревянистый эндокарпий — косточку (вишня, слива). Иногда бывает и многокосточковая костянка, как, например, у мушмулы (*Mespilus*), крушины, бузины и др.

К плодам сочным и сборным относятся следующие.

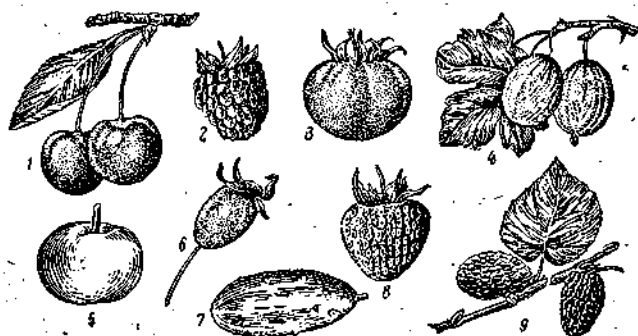


Рис. 90. Сочные плоды:

1 — костянка (вишня — *Cerasus*), 2 — сложная костянка (малины — *Rubus idaeus*), 3 — ягода (помидора — *Lycopersicon esculentum*), 4 — ягоды (крыжовника), 5 — яблоко (яблони), 6 — ложная ягода (шиповника — *Rosa*), 7 — тыква (огурца — *Cucumis sativus*), 8 — многосемянка (земляники), 9 — соплодие (шелковицы — *Morus*)

Многолистовка — сложная листовка, развивающаяся в одном цветке из сложного гинецея (водосбор, калужница — *Caltha*). **Многосемянка** — сборный плод, развивающийся в одном цветке из сложного гинецея. Семянки частично погружены в мякоть разросшегося цветоложа (земляника — *Fragaria vesca*, клубника — *F. elatior*). **Многокостянка** — плод такого же строения, как и предыдущий, но состоящий из костянок. **Соплодия** образуются из соцветия. После оплодотворения разрастающиеся плоды срастаются между собой, формируя соплодия, которые после созревания отваливаются от материнского растения целиком (клубочки у сахарной свеклы, тутовое дерево, лещина — *Ficus corica* и др.).

Распространение плодов и семян. Дальнейшее существование и прогресс вида обуславливается не только образованием огромного количества семян, но и рядом приспособлений семян и плодов, благодаря которым они рассеиваются и распространяются. Количество семян, производимых многими растениями, достигает огромных размеров. Одно только дерево тополя дает ежегодно до 28 млн. семян, белена — до 45 тыс., крапива — до 100 тыс. Одно растение озимой пшеницы может дать до 200 и более семян в год. Такое множество семян биологически необходимо, так как значительная часть их обычно погибает, не находя условий для своего прорастания, или проросток не выдерживает конкуренции и погибает. При рассеивании большого количества семян возрастает число особей, попадающих в условия, благоприятные для прорастания. В процессе эволюции создавались различные особенности строения и приспособления, обеспечивающие надежное распространение семян и плодов (рис. 91).

Основными факторами распространения семян и плодов являются: воздух (анемохория), вода (гидрохория), животные (зоохория), человек (антропохория) и, наконец, особенности строения плодов. Одним из важнейших факторов является воздух. Семена и плоды у растений многих семейств построены так, что легко держатся в воздухе и переносятся ветром на большие расстояния. Более крупные плоды и семена для парения и приземления снабжены различными выростами, волосками, крылатками, играющими роль парашютов. Волоски имеются на семенах ивы, тополя,

осины, хлопчатника, на плодах многих сложноцветных (одуванчик, мать-и-мачеха — *Tussilago farfara*, осот — *Sonchus*, ковыль — *Stipa*). На плодах древесных растений (ясень, вяз, клен, береза, ольха и др.) есть крылатые выросты. У липы крылатку заменяет верхушечный лист при соцветии.

При помощи ветра распространяются также семена и плоды у растений, называемых перекати-поле (кермек — *Statice Gmelinii*, верблюжья трава, курай — *Salsola kali*, клоповник — *Lepidium ruderales* и др.). У них после созревания семян и плодов стебель отламывается у основания, и надземная часть растения, напоминающая шар, гонится ветром по степи на большие пространства, рассеивая семена и плоды.

Водой разносятся плоды и семена многих прибрежных, болотных и водных растений. Они без вреда выдерживают долгое пребывание в воде. Приспособлениями для распространения водой у них служат плавательные пузыри, пробковые пояса, несмачивающиеся волоски и т. д.

Многие растения распространяют свои семена и плоды при помощи насекомых, птиц и животных, в связи с чем плоды и семена имеют различные крючки, шипы и щетинки, при помощи которых они цепляются за волосы, шерсть, одежду, отрываются от растения и часто переносятся на большие расстояния (череда — *Bidens*, липучка — *Lappula*, чернокорень — *Synoglossum*, репешок — *Agrimonia*, дикая морковь, лопух — *Arctium* и т. д.). Иногда у плодов, лежащих на земле, есть прицепки, шипы,

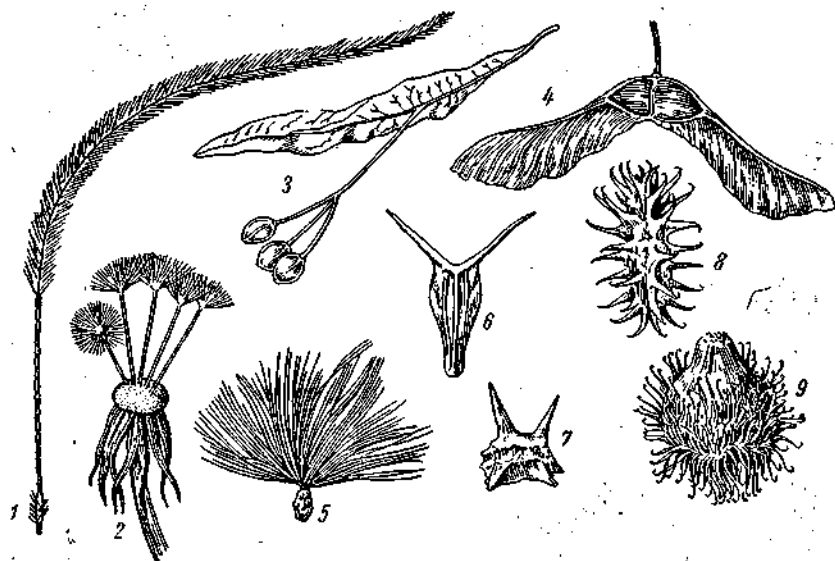


Рис. 91. Распространение плодов:

1 — ковыль (*Stipa*), 2 — одуванчик, 3 — липа, 4 — клен (*Acer*), 5 — осот (*Sonchus*), 6 — устеля-поле (*Ceratophyllum demersum*), 7 — якорцы (*Tribulus terrestris*), 8 — одуванчик (*Tussilago farfara*), 9 — лопух (*Arctium*)

вонзающиеся в ноги животных (якорцы — *Tribulus* и др.). Яркие мясистые плоды в ягодах и костянках приспособлены для распространения семян птицами. Семена у таких растений прикрыты косточкой или жесткой оболочкой. Сами семена не перевариваются желудком и кишечником птиц, а выбрасываются с испражнениями, которые оказывают положительное влияние при прорастании. Семена многих растений, как, например, фиалки, хохлатки — *Corydalis*, гусиного лука — *Gagea* и других разносятся муравьями. Такие семена обычно имеют сочный околоплодник или различные выросты на поверхности, идущие в пищу распространителям.

Известны растения, приспособленные для саморазбрасывания семян. Примерами их могут служить многие мотыльковые, журавельник (*Gera-
nium*) и др. У так называемого бешеного огурца, растущего на Кавказе и в среднеазиатских республиках, созревший плод при прикосновении к нему раскрывается по плодолистикам, а семена вместе с жидкостью с силой выбрасываются из него. При созревании плодов недотроги створки плодов мгновенно раскрываются, и семена разбрасываются далеко в сторону. То же происходит с семенами желтой акации, чины и других растений.

Систематика растений и элементы ботанической географии

СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ

Изучение растительного и животного мира выявляет огромное многообразие существующих в природе органических форм. Современный мир растений и животных поражает не только многообразием форм, но и большим количеством существующих видов. В настоящее время насчитывается более 1 млн. видов животных и более 400 тыс. видов растений, при этом мы еще не знаем всех живых видов животных и растений и тем более огромного большинства уже вымерших видов.

По подсчетам ученых, вымерло около 250 тыс. видов растений, и около 7 млн. видов животных.

Во всем этом огромном многообразии существует глубочайшее единство органических форм. Жизнь как целое имеет единый «корень» происхождения.

Все населяющие землю растения и животные являются потомками общих, древнейших предков.

Многообразие — результат исторического развития живой материи, протекавшего в течение многих миллионов лет согласно естественным законам природы. Изучая ископаемые остатки растений, обитавших на земле в давно прошедшее время, мы убеждаемся в том, что растительный мир нашей планеты не всегда был таким, каким мы видим его теперь. Установлено, что по мере перехода от более древних земных пластов к более новым наблюдается постепенное повышение уровня организации растений. В многообразии их мы обнаруживаем определенное последовательное усложнение, начиная от неклеточных и одноклеточных организмов и кончая высшими растениями.

В свете закона единства среды и организма многообразие органических форм — это прежде всего многообразие приспособлений растений и животных к изменяющимся условиям их жизни.

В науке и практике накопилось много фактов, подтверждающих единство всей органической природы, ее монофилетическое происхождение. Об этом единстве прежде всего свидетельствует то, что все органические формы построены из белка, что для всех них характерно общее свойство: способность жить и умирать. Можно также говорить о сходстве в строении клеток, делении их ядер, о целом ряде общих свойств, присущих живым организмам (обмене веществ, чувствительности, движении и т. д.).

Задачи систематики растений вытекают из той огромной роли, которую играют растения в жизни человека, доставляя ему пищу и удовлетворяя другие его насущные потребности. Практические потребности человека вызвали необходимость познания мира растений. Огромное разнообразие растений в природе обусловило разработку классификации растений, облегчающей ориентировку в многообразии растительных форм. Систематика растений ставит задачу познать разнообразие растительного мира, выявить родственные связи между организмами, пути их историче-

ского развития и на этой основе создать систему растительного мира. Такая систематика растений называется *филогенетической*. Она дает, во-первых, основу для практических мероприятий по использованию полезных видов, выявлению новых источников сырья, для переделки природы растений и т. д., во-вторых, отражает исторический ход развития и освещает эволюцию растительного мира.

История развития классификации растений. Классификация растительного мира создавалась длительное время. По мере изучения растительного богатства изменялись задачи и принципы классификации. Первоначальные несовершенные классификации растений уступали место научной систематике растений. Развитие систематики растений характеризуется тремя основными этапами. Первый этап был периодом искусственных систем, второй — периодом «естественной» систематики и третий — периодом эволюционной, или филогенетической систематики, продолжающимся и в наше время.

Первые описания растений появились в Египте, в древней Греции и в Риме, задолго до начала нашей эры. Одной из первых классификаций растений, дошедших до нашего времени, была система, разработанная учеником Аристотеля Теофрастом. Им описано 500 растений и дана их классификация, в которой все растения делятся на деревья, кустарники, травы; он отличает листопадные и вечнозеленые виды, водную флору. Положив в основу своей классификации экологический принцип, Теофраст тесно увязывал знания о растениях с практическим их использованием. Такое утилитарное направление в изучении растений сохранялось долгое время. После застоя науки в эпоху феодализма возрождение ботаники началось с конца XV—начала XVI столетия. Огромную роль в познании растений сыграли издаваемые в то время ботаниками сборники описания и изображения растений, так называемые травники и коллекции засушенных растений — гербарии. Центрами ботанических знаний становятся ботанические сады.

В России по указу Петра I в 1713 г. в Петербурге был организован аптекарский огород, теперь Ботанический институт Академии наук СССР — центр советской ботанической науки.

В связи с накоплением огромного материала настала необходимость систематизировать растения. Однако классификация только по принципу применения растений для практических целей уже не могла удовлетворить науку и практику. В основу ее должны были быть положены не случайные признаки, представляющие утилитарный интерес, а объективные, важные для характеристики самого растения.

Выдающаяся попытка создать систему по указанному принципу была сделана в 1583 г. итальянским ботаником Цезалпином. Он разделил растительный мир на два отдела: деревья и кустарники, полукустарники и травы, которые, в свою очередь, подразделил на 15 классов, взяв в основу их характеристики строение плода и количество гнезд и семян в нем, а для групп меньшего объема — и строение цветка. Несовершенная, с современной точки зрения, система Цезалпина в то время оказалась важным этапом в развитии систематики. Большую известность и огромное значение в развитии систематики растений и животных имели труды шведского натуралиста К. Линнея (1707—1778 гг.). В качестве основного признака для построения системы он избрал цветок и строение андроеца. В системе Линнея выделено 24 класса, главным образом по количеству тычинок в цветках, по их длине, взаимному расположению, сростанию и т. д. К 24-му классу Линней отнес «тайнобрачных», т. е. растения, не имеющие цветков; остальные 23 класса составили «явнобрачные» — цветковые. Каждый из классов делился на порядки, которые состоят из родов, объединяющих сходные по отмеченным признакам виды. Линней описал 10 тыс. видов растений. Для своего времени его система оказалась практически очень удобной. Благодаря своей простоте она

очень облегчала ориентировку в разнообразии растительных форм. Линней впервые создал и впервые применил при описании растений бинарную номенклатуру названия вида, которой пользуются ботаники и зоологи до сего времени.

Вместо прежних многословных описаний каждое растение обозначается двумя словами: родовым и видовым названиями, например: клевер красный (*Trifolium pratense*), клевер горный (*Trifolium montanum*), клевер ползучий (*Trifolium repens*).

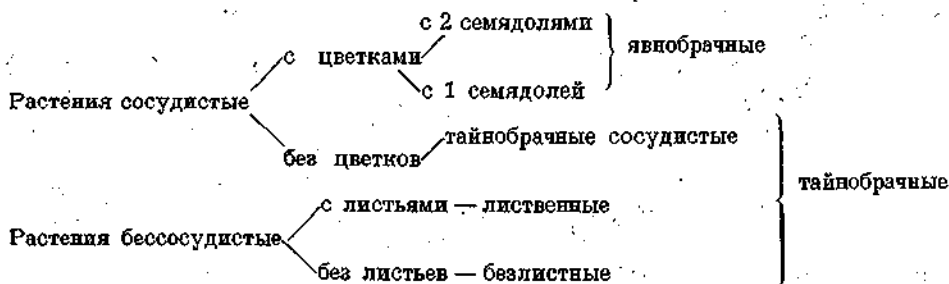
Наряду с указанными достоинствами система Линнея имела существенные недостатки. Главный из них заключался в том, что его система, как и системы менее известных его предшественников, была искусственной. Искусственность эта заключается в том, что растения сгруппированы в систематические единицы на основе одного или нескольких произвольно взятых признаков. В системе Линнея отдельные растения, явно сходные между собой по комплексу признаков, но различные по числу тычинок, попадали в разные классы. Так, например, одно естественное семейство злаков разделялось на части и его виды оказывались в различных классах из-за того, что число тычинок у видов этого семейства различно (2, 3, 6, много). Система Линнея основана на метафизическом представлении о неизменяемости видов. Он утверждал, что видов столько, сколько различных форм сотворил творец. В ту эпоху в науке еще прочно удерживалось представление о возникновении видов путем чудесного творческого акта и о их неизменяемости.

Период искусственной систематики заканчивается построением системы Линнея, имевшей в свое время прогрессивное значение. За ним последовал период естественной систематики. В естественных системах объединяются растения, сходные по облику и близкие между собой по целому ряду признаков.

Важным переломом в самом содержании научной систематики была работа А. Жюссье «Роды растений» (1789 г.), где автор излагает естественную систему растений. Каждое семейство в ней составляет естественную группу, объединенную по совокупности признаков растений, а не по одному-двум внешним признакам, как это делалось в искусственных системах. Все растения по системе Жюссье располагались в последовательности от низших к высшим, что отчасти выявляло родственные отношения между группами растений, близость между ними, а все разнообразие растений выглядело как единое целое. В этом и заключалось принципиально новое, внесенное естественной системой Жюссье.

Прогрессивный принцип построения системы Жюссье нашел последователей. Ботаники того времени дали ряд естественных классификаций растений. Большим распространением пользовалась система женевого ботаника П. Декандоля, который наметил четыре крупные группы растений: 1) явнотрачные, 2) тайнотрачные сосудистые, 3) тайнотрачные бессосудистые листовые, 4) тайнотрачные бессосудистые безлистные. Группа голосеменных им еще не была показана.

Система Декандоля может быть представлена в виде следующей схемы.



Из русских ботаников естественная система была предложена выдающимся ученым П. Ф. Горяниновым. Естественные системы, появившиеся в первой половине XIX в., на основе сходства признаков в той или иной мере отражали родство и общность происхождения организмов. Однако факт единства растительного мира оставался необъяснимым.

Третьим периодом в истории систематики явился период эволюционной, или филогенетической, систематики. Он мог возникнуть только после признания факта эволюции органического мира.

Автором первой обоснованной теории эволюции был Ж. Б. Ламарк (1744—1829 гг.). Отрицая принцип неизменяемости видов, он рассматривал последние как результат естественного, эволюционного развития. Единство, представленное большим разнообразием в живой природе, получает научное освещение. Новый признак историчности, чуждый искусственным системам и не вскрытый авторами естественных систем, приобретает исключительно важное значение. Сам Ламарк в своей теории эволюции не смог объяснить ряд факторов природы. Только многолетние труды Ч. Дарвина (1808—1882 гг.) дали этой идее прочное научное обоснование. В 1859 г. Ч. Дарвин опубликовал сочинение «Происхождение видов путем естественного отбора», которое произвело революционный переворот в биологии. В науке о живых существах укрепились идея о всеобщем движении, развитии, изменении, преобразовании и общности происхождения живых тел. На смену старым естественным системам пришли филогенетические системы, задачей которых было отразить в самой классификации историю развития растительного мира, построить систему на основе действительного родства растений и общности их происхождения. Эволюционное учение Дарвина ознаменовало новую эпоху в развитии биологических наук, в том числе систематики растений.

Построение филогенетической системы растений потребовало углубленного изучения растений, их филогенеза. Развитию филогенетической систематики и пониманию действительного хода эволюции способствовало развитие сравнительной морфологии, физиологии и анатомии растений. Систематика получила возможность пользоваться данными эмбриологии, биохимии и географии растений. Однако до настоящего времени общепринятой филогенетической системы нет, что объясняется недостатком палеоботанических данных и несовершенством методов исследования. Филогенетические системы разрабатывали многие советские и зарубежные ботаники, но все эти системы различны. Наиболее отвечают современным представлениям системы Н. А. Буша, А. А. Гроссгейма, Б. М. Козо-Полянского, Н. И. Кузнецова, А. Л. Тахтаджяна, из зарубежных — Галлира, Хетчинсона, Пулле-Бэсси и др.

Самой разработанной и в прошлом распространенной была система А. Энглера, однако советские ученые, как и многие зарубежные, признают ее неправильной.

Систематические единицы. Классификация необходима в любой отрасли знания. Без нее бесчисленное множество изучаемых предметов оказалось бы необозримым. Посредством классификации изучаемые растения приводятся в систему. Систематическими единицами, или таксонами, называют соподчиненные группы растений, отличающиеся различной степенью родства. Анализируя все формы проявления сходства и различия, систематика располагает растения в серию соподчиненных групп, создавая таким образом системы растительного мира. Схема соподчинения в классификации образует следующий ряд систематических, или таксономических, категорий (таксонов): виды (*species*) объединяются в роды (*genus*), роды — в семейства (*familia*), семейства — в порядки (*ordo*), порядки — в классы (*classis*), классы — в отделы (*divisio*). По мере все большего познания органического мира приведенная градация оказывалась недостаточной для отражения сложных степеней сходства и общности растений. Поэтому были введены новые категории, промежуточные

между названными, обозначаемые теми же словами с приставкой «под»: подсемейство, подкласс и т. д.

Конкретная форма существования органического мира есть вид (*species*). Нет организма вне вида. Поэтому понятие о виде — основное понятие систематики. На протяжении истории биологии представление о виде все время менялось. До Ламарка и Дарвина вид понимали как явление неизменное, извечное. После работ Ламарка и Дарвина вид стал рассматриваться как явление историческое, динамическое. Однако развитие Дарвин трактовал односторонне, только как постепенное накопление количественных изменений, отрицая переходы от одного качественного состояния в другое.

Дарвин полагал, что разновидность незаметно переходит в вид, что между видом и разновидностью нет грани и что поэтому вид реально в природе не существует. Представление Дарвина о разновидности как зачинающемся виде, а о виде как резко выраженной разновидности до недавнего прошлого считалось общепринятым.

Согласно современным представлениям, вид — конкретная форма существования и основная классификационная единица живой природы. Все растительные и животные организмы принадлежат к определенным видам. Они отличаются друг от друга существенными признаками во внешнем и внутреннем строении, в своих жизненных отправлениях, а следовательно, и в характере обмена веществ между ними и средой. Большинство видов не скрещиваются между собой или дают бесплодное потомство. Вид обладает устойчивостью, так как существует в течение значительного времени, не теряя своей качественной определенности, являясь совокупностью поколений, происходящих от общего предка. Каждый вид характеризуется определенным ареалом. Нередко виды подразделяют на более мелкие категории: подвиды (*subspecies*), разновидности (*varietas*) и формы (*forma*).

Виды имеют отличительные особенности, наследственно закрепленные, а формы имеют признаки, изменяющиеся в зависимости от условий существования. Внутривидовая дифференциация у культурных видов привела к понятию «сорт». В растениеводстве сортом называют группу особей в пределах вида, подвида или разновидности, которая отличается мелкими наследственными признаками от других особей того же вида. Сорт в большей степени хозяйственная, чем систематическая единица.

В пределах вида может быть очень много сортов. Так, например, вид мягкой пшеницы имеет не менее 3000 сортов, вид картофеля — 1000 и т. д. В сельском хозяйстве сорта имеют исключительно важное значение.

Номенклатура растений. В систематике общепринятым языком является латинский. Растения называют по установленной еще Линнеем бинарной номенклатуре. Она оказалась удобной и сохранилась до настоящего времени. Растениям дают названия по родовой и видовой принадлежности. После родового и видового названия растения ставится сокращенная фамилия автора, впервые описавшего данный вид. Например, лютик является родовым названием, виды лютиков разные: лютик едкий (*Ranunculus acer* L.), лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.) и т. д. L. — первая буква фамилии Линнея, описавшего эти виды.

Развитие растительного мира шло от простого к сложному. Единство всего растительного мира, с точки зрения современной филогенетической систематики, выражается в общности происхождения всех растений от каких-то древнейших и простых существ. Последние дали начало не одному, а нескольким стволам эволюционного развития. Такие эволюционные стволы выделены в качестве наиболее крупных классификационных единиц — отделов растений.

Весь растительный мир делится на низшие (Thallophyta) и высшие растения (Cormophyta). К низшим растениям относятся водоросли, бактерии, слизевики, грибы и лишайники. Низшие растения называются еще слоевыми, или талломными, растениями, так как тело их представляет собой одноклеточное или многоклеточное слоевище (таллом), не расчлененное на основные вегетативные органы. Одни из них зеленые, образующие органические вещества из неорганических в процессе фотосинтеза, — автотрофные организмы, другие для поддержания своей жизни требуют готовых органических веществ и называются гетеротрофными организмами. К первым относятся водоросли, ко вторым — бактерии, слизевики и грибы. Кроме того, к автотрофно-гетеротрофным относятся организмы комплексной природы (форма сожительства бактерии, гриба и водоросли) — лишайники.

К высшим растениям относятся мохообразные, псилофитообразные, плаунообразные, клинолистообразные, папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные. Группа высших растений носит название **кормофитных**, или **листочекельных**. Эти растения имеют тело, расчлененное на листья, стебли и (у большинства) корни, а также стелу. По характеру средств распространения одна часть высших растений относится к споровым, другая — к семенным. Первоначально развились низшие растения, а затем уже появились высшие.

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ (Thallophyta)

Низшие растения относятся к наиболее примитивным растениям. Тело их, называемое слоевищем, или талломом, может быть одноклеточным или многоклеточным, разнообразным по форме, но анатомически просто устроено и не расчленено на корень, стебель и листья. Другим признаком низших растений является строение женского полового органа, образованного одной клеткой, называемого оогонием, тогда как у высших растений он имеет многоклеточное строение. Поэтому низшие растения называются также **оогониятами** (Oogoniatae). К низшим растениям относится ряд самостоятельных отделов. Одни из них почти все водные растения, объединенные под общим названием водоросли, другие — преимущественно наземные. Указанные отделы растений рассматриваются как самостоятельные в своем развитии, большинство которых, вероятно, получило начало от простейших организмов, называемых жгутиковыми (Flagellatae).

ЖГУТИКОВЫЕ (FLAGELLATAE)

Согласно современным представлениям, жгутиковые являются исходной группой для филогенеза разных отделов водорослей и других низших растений. Это очень разнообразные по своему строению и биологии простейшие одноклеточные организмы, живущие большей частью в воде (рис. 92). Характеризуются наличием одного-двух или более жгутиков — нитевидных цитоплазмических образований, при помощи которых передвигаются в воде. Жгутиковые в огромном количестве населяют моря, реки и почву. Среди них имеются содержащие хлорофилл, окрашенные и бесцветные формы. Окрашенные формы питаются за счет продуктов фотосинтеза и должны быть отнесены к растениям. У бесцветных представителей питания происходит за счет готовой пищи, что сближает их с животными, и зоологи относят жгутиковые к одному из классов простейших животных (Protozoa). Таким образом, в целом жгутиковые занимают про-

межуточное положение между растениями и животными, являясь как бы связующим звеном между растительным и животным миром. Не образуя самостоятельной систематической единицы и распыляясь между разными отделами низших организмов, они представляют собой начальные звенья их эволюции.

ВОДОРΟΣЛИ (ALGAE)

Общая характеристика. Несколько самостоятельных отделов низших растений, содержащих хлорофилл и большей частью живущих в воде, объединяются в единую группу растений, получившую название водорослей. Такое объединение, основанное не на систематическом, а скорее на экологическом принципе, имеет научное и хозяйственное значение. Водоросли представляют собой большую группу растений, среди которых есть одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы. Тело их не расчленено на корни, стебли и листья, а имеет единый орган—слоевище, или таллом. Внешний вид и строение водорослей разнообразны. Размеры тела колеблются от тысячных долей миллиметра до десятков и сотен метров. У водорослей можно проследить этапы эволюции строения тела. У наиболее примитивных одноклеточных форм клеточное содержимое не дифференцировано на цитоплазму, ядро и хроматофор. У других одноклеточных в живом содержимом клетки различают цитоплазму, клеточное ядро и хроматофор. Хроматофоры выполняют роль пластид и представляют собой белковые тела различной формы (в виде лент, пластинок и т. д.), содержащие пигменты хлорофилл, фикоциан, фикоэритрин, фукоксантин и др. Присутствие тех или иных пигментов в хроматофорах придает водорослям зеленую, сине-зеленую, бурую и красную окраски. В хроматофорах, кроме того, часто содержатся более плотные округлые тельца, богатые белковым веществом, получившие название пиреноидов. Около пиреноидов, как и в остальных частях хроматофоров, откладывается крахмал. Клетка водоросли почти всегда имеет обособленную оболочку из клетчатки, иногда пектиновую, легко ослизняющуюся.

У многих водорослей тело многоклеточное. Среди них есть колониальные формы, одинаковые клетки которых не дифференцированы и соединены друг с другом неплотно. Наконец, есть многоклеточные формы, из которых одни построены из однородных клеток, а другие — со сложным внешним расчленением тела, с дифференциацией отдельных тканей, напоминающей высшее растение.

Размножение водорослей не менее разнообразно, чем строение. Они размножаются вегетативно, бесполым и половым путем. У многих одноклеточных форм оно совершается простым делением клетки пополам. При вегетативном размножении тело многоклеточных водорослей распадается на отдельные части, из которых восстанавливается целый организм. Наиболее типично для водорослей бесполое размножение посредством зооспор. Образуются они из содержимого клетки, называемой зооспорангием. Из клетки зооспорангия обычно формируется одна или несколько зооспор, которые выходят наружу из клеточной оболочки в виде овальных или грушевидных голых тел со жгутиками на концах. Активно передвигаясь

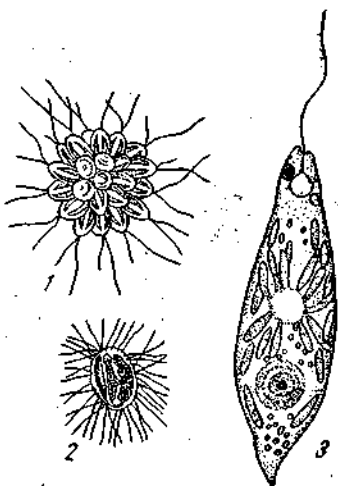


Рис. 92. Жгутиковые:
1 — 2 — хризомонады (*Chrysomonas*), 3 — эвглена (*Euglena*)

некоторое время в воде, они затем теряют жгутики, одеваются оболочкой и развиваются в новую особь. У некоторых водорослей размножение происходит при помощи клеток, покрытых оболочкой, — спор. Большинство водорослей имеет и половое воспроизведение. В простейшем случае половой процесс осуществляется путем слияния протопластов двух вегетативных клеток (конъюгация). У большинства же водорослей, размножающихся половым путем, сливаются попарно половые клетки — гаметы.

У водорослей встречаются три типа полового процесса: **и з о г а м и я** — попарное слияние двух подвижных, одинаковых по форме и величине, но от разных особей гамет; **г е т е р о г а м и я** — попарное слияние подвижных, одинаковых по форме, но разных по величине гамет; **о о г а м и я** — слияние подвижного сперматозоида с неподвижной яйцеклеткой. Гаметы возникают в гаметангиях — особых клетках, соответствующих зооспорангиям. В случае оогамного полового процесса гаметангий, в котором развиваются сперматозоиды, называют **антеридием**, а гаметангий, развивающий яйцеклетки, — **оогонием**. После слияния гамет образуется **з и г о т а**, в большинстве случаев превращающаяся в покоящуюся спору, которая через некоторое время прорастает. Диплоидная фаза в цикле развития многих водорослей представлена только зиготой, а жизнь всей особи проходит в гаплоидной фазе. У некоторых водорослей в цикле развития наблюдается правильное чередование поколений: полового, с гаплоидным числом хромосом, и бесполого, с диплоидным. По внешнему виду оба поколения у одних водорослей совершенно одинаковы, у других — резко различны. Наконец, у части водорослей жизнь особи проходит в диплоидной фазе ее клеточных ядер. Редукционное деление совершается при образовании гамет.

Распространение водорослей. Распространены водоросли, как показывают их название, главным образом в воде. Их много в морях, океанах и пресноводных водоемах и лишь некоторые формы обитают на суше. В воде водоросли приспособились к различным условиям существования. Одни формы живут без твердой опоры в толще воды, в свободном взвешенном состоянии на открытом пространстве океанов и морей, реже в пресноводных водоемах, другие прикреплены или лежат на дне водоемов. Совокупность организмов, насыщающих толщу воды и пассивно переносимых ее течением, получила название **п л а н к т о н а**. Это своеобразный мир очень мелких простейших животных и водорослей. Водоросли планктона являются одноклеточными или колониями клеток, у которых парение в воде облегчается специальными приспособлениями (жировые и газовые включения в клетках, утолщение скелетных частей, образование выростов, выделение слизистых и студенистых оболочек и т. д.).

Толщина планктона зависит от глубины проникновения света, необходимого водорослям для осуществления фотосинтеза. В пресноводных водоемах она достигает в среднем глубины 10 м, а в морских — 40 м, иногда свыше 100 м. В сезоны массового размножения водорослей в зависимости от цвета водоросли вода кажется окрашенной в зеленый, синий, красный цвета. Подобное явление получило название «цветения» воды. Например, Красное море обязано своим названием водорослям, имеющим красноватый оттенок.

Другие водоросли населяют **б е н т о с**, состоящий из форм, прикрепленных ко дну или лежащих на дне водоема. Морской бентос представлен главным образом бурыми и красными водорослями, образующими нередко целые подводные луга и леса, тянущиеся на сотни километров. Миллионы тонн их выбрасываются приливами воды на берег.

Наземные водоросли встречаются повсюду, даже на высоких горах, в степях, пустынях и в полярных странах на вечных снегах (здесь они вызывают красноватую окраску в известные сезоны года). Некоторые водоросли приспособились к существованию в сильнозасоленных озерах и в горячих источниках. В большом количестве микроскопические водоросли

живут на поверхности и в верхних слоях почвы. На обработанных полях в 1 г почвы иногда содержится несколько сотен тысяч клеток водорослей. Обильно развиваясь в почве, водоросли насыщают ее продуктами фотосинтеза, стимулируют деятельность бактерий, в том числе и азотусвояющих, что влечет за собой обогащение почвы связанным азотом и повышение ее плодородия. Водоросли встречаются на сырой земле, в высыхающих лужах и канавах, нередко на коре деревьев в виде коричневых или зеленых налетов. В большом изобилии водоросли поселяются на почвах полупустынь и пустынь. В засушливые периоды они, высыхая, превращаются в черные корочки, развеваемые ветром по пустыне. Но достаточно небольшого дождя, как эти корочки оживают, возобновляя свой рост и размножение.

Значение водорослей в природе и хозяйстве огромно. Планктон занимает на земном шаре огромный объем. Микроскопические водоросли верхней толщи воды океанов и морей выполняют 90% всей гигантской фотосинтетической работы, совершаемой растительным миром и связанной с превращением солнечной световой энергии в химическую, необходимую для жизни.

Водоросли участвуют в формировании горных пород. При отмирании планктонные водоросли вместе с микроскопическими животными организмами попадают на дно водоема и образуют или органический ил — сапропель, или кремнистую породу, состоящую из неразлагающихся оболочек диатомовых водорослей. Водоросли имеют значение и как первые образователи гумуса на голых скалах, песках и т. д. Они оказывают огромное влияние на химические и физические свойства воды. Кроме того, они служат пищей для промысловых рыб и беззубых китов. В областях с обильным планктоном наблюдается и массовое скопление рыб. Водоросли играют также первостепенную роль при разведении рыбы в водоемах. Они выполняют важную роль в процессах самоочищения загрязненных вод. По тем или иным показательным видам водорослей судят о степени загрязнения водоема. Значение водорослей в сельском хозяйстве определяется способностью почвенных водорослей повышать плодородие почв. Водоросли используются для удобрения полей, на корм животным. Сено из опресненных водорослей приравняется к хорошему луговому селу.

Многие водоросли идут на получение промышленного сырья. Из сапропеля путем перегонки добывают смолы, газы, кокс, а из них — бензин, керосин, масло, лак и др. Горные породы, образованные из отмерших водорослей (диатомит), используются как строительный материал, при изготовлении жидкого стекла, красок и т. д. Морские водоросли — источник получения йода, клеящих веществ — альгиновой кислоты и ее солей, применяемых в текстильной промышленности. Из красных водорослей добывается агар-агар, употребляемый в кондитерской промышленности. Некоторые водоросли съедобны для человека и называются «морской капустой».

Эволюционное значение и интерес к водорослям определяются и их ролью в разработке проблем эволюции. Водоросли — одни из наиболее древних организмов на земле. На них можно проследить пути, по которым из сравнительно простых одноклеточных организмов развиваются более, или менее сложные многоклеточные организмы; можно проследить различные формы биологических явлений, различные типы клеток, их внутреннее строение, типы полового процесса, смены поколений и пр. Хотя водная среда и не представляет таких разнообразных, сложных и трудных условий для жизни организмов, как суша, наземные растения получили уже готовые биологические формы и ритмы после жесткого отбора именно в водной среде. Выход растений на сушу лишь закрепил этот эволюционный успех и дал ему дальнейшее развитие. Сами водоросли,

как уже отмечалось, произошли от простейших одноклеточных организмов — жгутиковых.

Водорослей насчитывается свыше 20000 видов. Классифицируются водоросли на следующие отделы: синезеленые водоросли (Cyanophyceae), зеленые водоросли (Chlorophyceae), разножгутиковые водоросли (Heterocontae), диатомовые водоросли (Diatomeae), бурые водоросли (Phaeophyceae), красные водоросли (Rhodophyceae).

ОТДЕЛ СИНЕЗЕЛЕННЫЕ, ИЛИ ЦИАНОВЫЕ, ВОДОРΟΣЛИ (CYANOPHYCEAE)

Синезеленые водоросли — наиболее древняя группа. Они до настоящего времени сохранили примитивный тип строения и примитивный образ жизни. Филогенетические связи их остаются неясными. Из всех водорослей только у них содержимое клетки не дифференцировано на цитоплазму, ядро и хроматофоры. Это одноклеточные или многоклеточ-

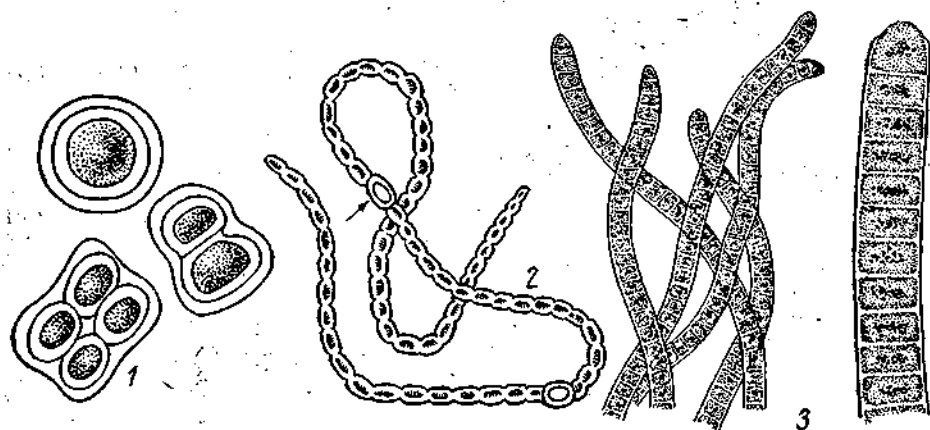


Рис. 93. Синезеленые водоросли:

1 — хроококк (*Chroococcus*), 2 — нить ностока (*Nostoc*) с гетероцистами (указаны стрелками), 3 — осциллятория (*Oscillatoria*) — нить водоросли, справа в увеличенном виде, в центре клеток видна центральная часть протопласта

ные организмы, нередко соединенные слизью в колонии. Клетка их одета ослизняющей пектиновой оболочкой. Протопласт, заполняющий полость клетки, без вакуолей, его периферическая часть окрашена, содержит пигменты и отличается от бесцветной центральной части. В центральной части клетки имеются нуклеиновые вещества, но оформленного ядра клетки нет. Хроматофоров в клетках циановых водорослей также нет, а пигменты, придающие водорослям характерную сине-зеленую окраску, находятся в цитоплазме. Из пигментов следует указать на зеленый хлорофилл, синий фикоциан, красный фикоэритрин. Различное соотношение пигментов обуславливает различные оттенки окраски этих водорослей. Чаще всего преобладает фикоциан, придающий водоросли синеватый оттенок. Крахмала синезеленые водоросли не образуют, в центральной части клетки отлагается обыкновенно полисахарид — гликоген. В соответствии с примитивным строением водоросли размножаются только простым делением. У одноклеточных представителей клетка делится надвое, а у нитчатых нить распадается на многоклеточные отрезки, называемые гормоналиями. Распадение нити на гормонии у многих водорослей совершается в местах образования крупных мертвых клеток, называемых гетероцистами. Синезеленые водоросли не имеют подвижных стадий и полового воспроизведения. Многие из

них при неблагоприятных условиях образуют споры: обычные вегетативные клетки пополняются запасом питательных веществ и покрываются оболочкой. Синезеленые водоросли вместе с бактериями относятся к древнейшим организмам на земле, известным из самых далеких по времени геологических отложений. К синезеленым водорослям относится около 1400 видов. Они широко распространены в пресных водоемах, отчасти в морских, участвуют в создании планктона или во множестве развиваются на дне водоема. Их в изобилии находят на почве и в почве, на голых скалах, на снегу и горячих ключах при температуре до 69° С. Первыми заселяя бесплодные горные породы, они совместно с бактериями являются пионерами органической жизни. Обитая в почвенных слоях, некоторые виды синезеленых водорослей, способные фиксировать свободный азот атмосферы, обогащают почву азотом.

Из типичных представителей синезеленых водорослей (рис. 93) можно назвать одноклеточную водоросль хроококк (*Chroococcus*). Он представлен шаровидными одиночными клетками или клетками, соединенными слизью в небольшие группы. Широко распространен в пресных водах и на сырой земле. Из нитчатых форм обычна осциллятория (*Oscillatoria*). Нити ее образованы рядом коротких одинаковых цилиндрических клеток, концы нитей способны совершать колебательные движения. Более сложно построен носток (*Nostoc*). Он формирует крупные шаровидные колонии, внутри которых в слизи расположен клубок нитей с гетероцистами, обеспечивающий размножение ностока гормогониями. Живет он в почвах и водоемах.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (CHLOROPHYCEAE)

Зеленые водоросли насчитывают свыше 5750 видов. Все они характеризуются зеленой окраской, обусловленной хлорофиллом без примеси других маскирующих пигментов. Эти водоросли могут служить примером усложнения растительных организмов и эволюции полового воспроизведения. Они представляют собой очень полиморфную группу низших растений, куда входят одноклеточные, колониальные и многоклеточные виды. Таллом многоклеточных зеленых водорослей бывает простым, ветвящимся, со сложным внешним расчленением и с неклеточным строением. Среди них имеются организмы подвижные в вегетативном состоянии и неподвижные. Размножаются вегетативным, бесполым и половым путем. Диплоидная фаза в цикле развития большинства водорослей представлена зиготой. Иногда четко выражена смена поколений. Половой процесс у зеленых водорослей эволюционировал от изогамии к гетерогамии и, наконец, к оогамии. Особым способом размножения является конъюгация, свойственная спирогире и др.

Зеленые водоросли разделяют на три класса: собственно зеленые водоросли (*Euchlorophyceae*), или равножгутиковые (*Isocontae*); спеллянки (*Conjugatae*) и харовые (*Charales*).

КЛАСС РАВНОЖГУТИКОВЫЕ (ISOCONTAE)

Среди зеленых водорослей равножгутиковые — наиболее разнообразная и подвижная группа растений. Этот класс делится на четыре порядка: вольвоксовые (*Volvocales*), протококковые (*Protococcales*), улотриковые (*Ulothrichales*), сифоновые (*Siphonales*).

Порядок вольвоксовые (*Volvocales*)

Представители порядка характеризуются подвижностью в вегетативном состоянии. Порядок включает одноклеточные, колониальные и

многоклеточные формы (рис. 94). Типичным для одноклеточных вольвоксовых является род хламидомонада (*Chlamydomonas*), объединяющий около 150 видов. Это овальные или грушевидные клетки, на суженном конце которых имеются два жгутика, представляющие собой отростки цитоплазмы. Клетки покрыты пектиновой оболочкой, содержат бесцветную цитоплазму, ядро и чашеобразный зеленый хроматофор с пиреноидом. Кроме того, клетка ее имеет две пульсирующие вакуоли и красный «глазок», воспринимающий световые раздражения.

Размножаются хламидомонады бесполым и половым путем. Бесполое размножение осуществляется посредством зооспор, образующихся большей частью по 4—8 из содержимого клетки. Половой процесс у раз-

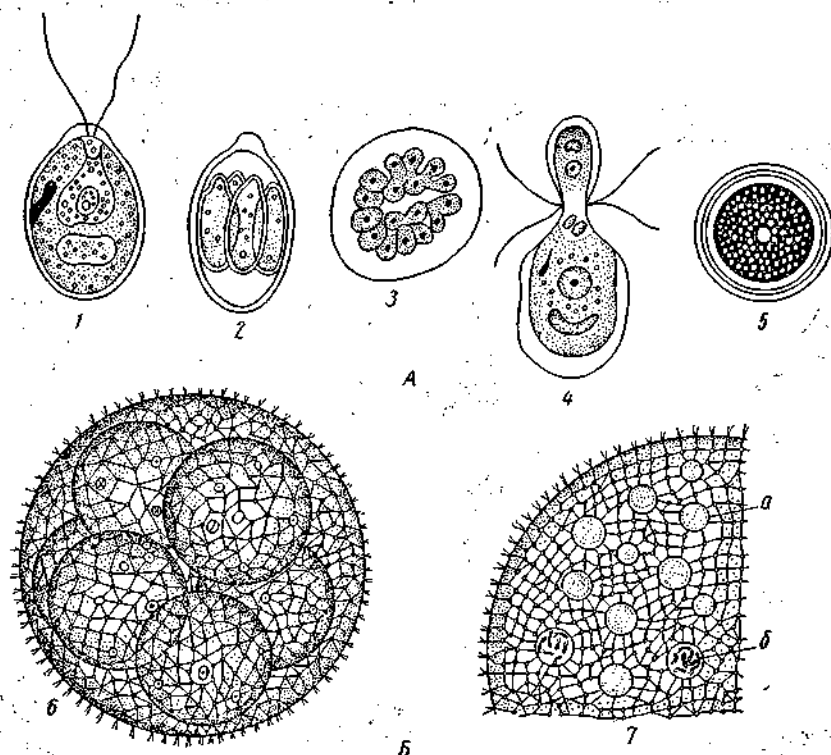


Рис. 94. Вольвоксовые. А — хламидомонада (*Chlamydomonas*); Б — вольвокс (*Volvox*):

1 — вегетативная особь, 2 — бесполое размножение (внутри материнской оболочки четыре новых клетки), 3 — образование гамет, 4 — копуляция гамет, 5 — зигота, 6 — колония с дочерними шарами внутри, 7 — колония с яйцеклетками (а) и сперматозоидами (б)

ных видов хламидомонады различный, чаще изогамный. Копулируют двужгутиковые гаметы разных особей, возникающие в значительном количестве внутри клетки. Продукт слияния их — покоящаяся зигота, покрытая толстой оболочкой. Хламидомонады весьма распространены в пресных водоемах, особенно в загрязненных. Могут вызывать цветение воды, причем степень их развития указывает на степень загрязнения воды.

В качестве примера многоклеточной колонии может служить вольвокс (*Volvox*), живущий в стоячих пресных водоемах. Это малозаметный зеленый шарик величиной с булавочную головку. Шарик состоит из одного слоя клеток, расположенных по его поверхности, а внутри заполнен слизью. Клетки по своему строению напоминают хламидомонаду. Они также имеют два жгутика, хроматофор, пульсирующие вакуоли,

«глазок» и т. п. Только здесь клетки соединены в колонию и связаны между собой плазмодесмами. Но не все клетки колонии одинаковы. Передние (по движению шарика), двигательные клетки снабжены жгутиками и более крупными красными глазками, чем остальные клетки. Среди остальных клеток до двух десятков особых крупных клеток служат для размножения. *Volvox* размножается бесполым и половым способом. При бесполом размножении крупные клетки, получившие название партеногонидий, многократно делятся и образуют пластинку из соединенных между собой клеток, которая загибается внутрь краями и, смыкаясь, образует полый шар. Сформировавшийся дочерний шар опускается в слизь полости материнского шара. Образовав несколько шаров, материнская колония вольвокса погибает, а дочерние шары становятся самостоятельными организмами. Половой процесс у вольвокса оогамный. Колонии его чаще обоеполые. Некоторые крупные клетки превращаются в оогонии, другие — в антеридии, образующие по пучку вытянутых жгутиковых сперматозоидов. Возникшая после оплодотворения зигота покрывается толстой оболочкой и переходит в покоящееся состояние. Из зиготы путем последовательных делений образуется новое растение.

Порядок протококковые (Protococcales)

Эта группа водорослей состоит из одноклеточных и колониальных неподвижных форм. Подвижны только зооспоры и гаметы. Клетки протококковых водорослей одеты целлюлозной оболочкой. Они не имеют глазка, пульсирующих вакуолей, а в остальном схожи с вольвоксовыми (рис. 95).

Из одноклеточных типичным является хлорококк (*Chlorococcum*), обитающий в пресных водах, на влажной почве, на коре деревьев и пр. Клетки его сферической формы, с ядром, окруженным

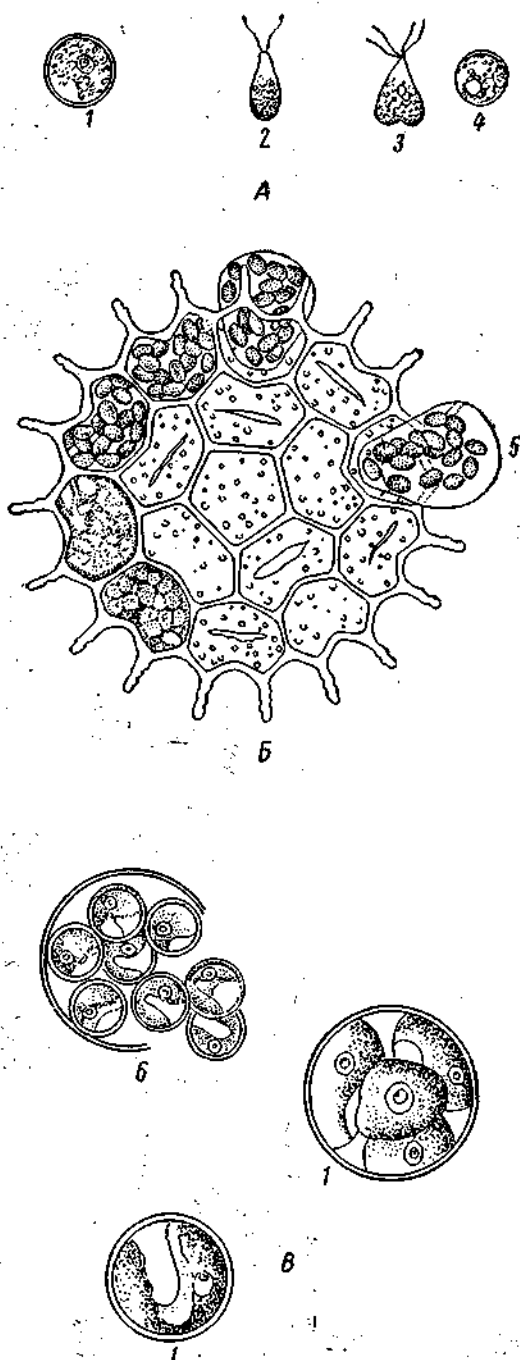


Рис. 95. Протококковые водоросли. А — хлорококк (*Chlorococcum*); Б — педиаструм (*Pediastrum*) В — хлорелла (*Chlorella*):

1 — общий вид, 2 — изогамета, 3 — копуляция гамет, 4 — зигота, 5 — колония, отделяющаяся от материнской, 6 — автоспоры

чашевидным хроматофором. Бесполое размножение при помощи зооспор, половой процесс изогамный. По строению и форме клеток с хлорококком сходна одноклеточная водоросль хлорелла (*Chlorella*), встречающаяся в тех же условиях, что и хлорококк. Размножается хлорелла не зооспорами, а неподвижными апланоспорами, которые образуются по 8 штук в материнской клетке и освобождаются через разрыв ее оболочки. Из колониальных видов очень обычен в планктоне пресных вод педиаструм (*Pediastrum*). Его колония из 16—32 клеток имеет вид пластинки из одного слоя клеток. Бесполое размножение зооспорами, половое — изогамное.

Порядок улотриковые (Ulothrichales)

Для этого порядка характерны зеленые многоклеточные нитчатые организмы, прикрепленные к субстрату. Нитчатый таллом может быть простым или ветвистым, причем он нарастает за счет деления клеток

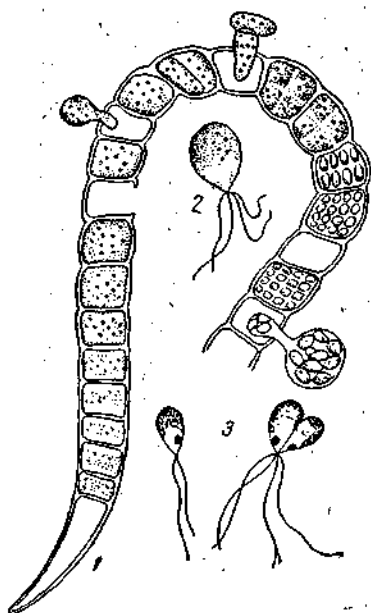


Рис. 96. Улотрикс (*Ulothrix*):

1 — нить с зооспорами и гаметами, 2 — зооспора, 3 — гамета и их копуляция

в поперечном направлении. Клетки одноклеточные, у некоторых многоклеточные. Представителем может служить широко распространенный в текучих водах улотрикс (*Ulothrix*). Прикрепляясь к камням, улотрикс образует густые заросли из неветвящихся нитей. Нити состоят из боченкообразных однородных клеток с одним ядром и хроматофором. Нижняя клетка, при помощи которой водоросль прикрепляется к субстрату, толстостенная, бесцветная и клиновидно вытянута вниз (рис. 96). Размножается улотрикс бесполом и половым путем. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, несущими по четыре жгутика. Зооспор образуется в клетке от 1 до 32. После выхода из зооспорангия они прикрепляются к субстрату, теряют жгутики и прорастают в новую особь. Половой процесс изогамный. Гаметы развиваются в гаметангиях в большем числе, чем зооспоры. Они меньше зооспор и несут по два жгутика. Копулируют гаметы от физиологически различных особей, морфологически не различимых. Парно соединяющиеся плюс- и минус-гаметы после слияния ядер теряют жгутики, одеваются толстостенными оболочками и превращаются в зиготу. Через некоторое время осевшая на субстрат зигота прорастает. Перед прорастанием происходит редукционное деление и образуются четыре гаплоидные особи.

К порядку улотриковых относится также распространенная в морях водоросль ульва (*Ulva*). Она отличается пластинчатым строением. Тело ее в виде широкой тонкой пластинки прикрепляется узким концом к субстрату. Ульва имеет ясно выраженную смену поколений. Здесь различают бесполое растение (спорофит), развивающее только зооспоры, и сходные с первыми по внешности половые растения (гаметофит), развивающие только гаметы. Такой тип смены поколений, при котором чередующиеся в жизненном цикле гаметофит и спорофит морфологически одинаковы, называются **изоморфными**. В качестве представителя можно назвать нитчатую водоросль с многоклеточными клетками — кладофору (*Cladophora*), широко распространенную в пресных

водах и морях. Таллом кладофоры сильно ветвится и имеет вид кустика. Бесполое размножение зооспорами, половой процесс в виде конуляции одинаковых двужгутиковых гамет.

Порядок сифоновые (Siphonales)

Сифоновые водоросли характеризуются неклочковым строением таллома, который многоядерен. Представителем может служить вошерия* (*Vaucheria*) — обычная водоросль в пресных водоемах. Таллом — в виде ветвящейся нити, лишенной перегородок и прикрепленной к субстрату ризоидами (бесцветными нитями). На периферии общей полости нити постепенно расположена цитоплазма, в которой имеются хроматофоры

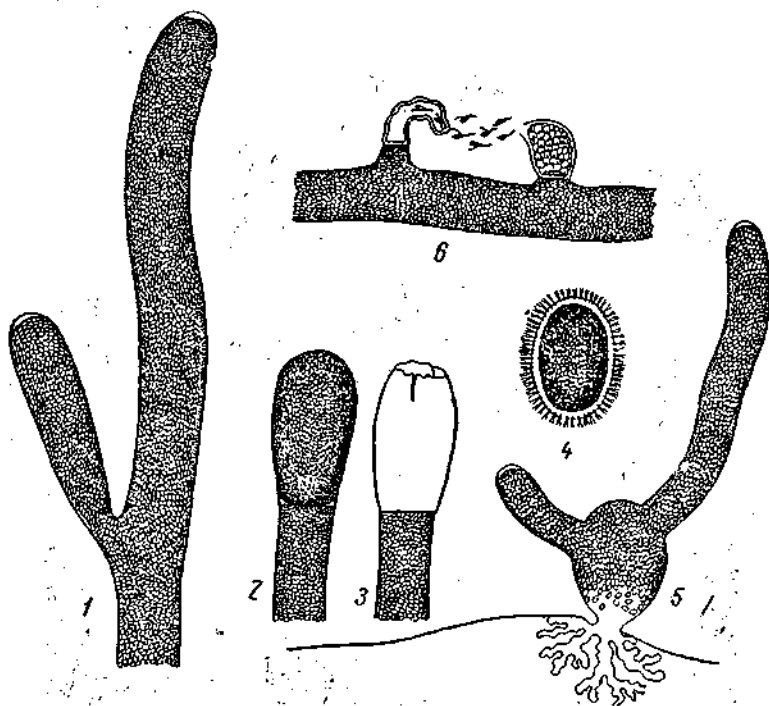


Рис. 97. Сифоновые водоросли (вошерия — *Vaucheria*):

1 — отрезок таллома, 2 — образование зооспорангия, 3 — зооспорангий после выхода зооспоры, 4 — многожгутиковая зооспора, 5 — прорастание ее в новый таллом, 6 — половые органы и сперматозоиды, вышедшие из антеридия (слева)

в виде отдельных зеленых зернышек или дисков, а глубже их — многочисленные мелкие ядра (рис. 97). Бесполое размножение вошерии осуществляется зооспорами, которые образуются на концах ветвей, предварительно отделившихся перегородкой от остальной полости нити. В каждом случае возникает одна крупная многоядерная и многожгутиковая зооспора, которая попадает в воду через разрыв в оболочке и прорастает в новую нить.

Половое размножение оогамное. Оогонии и антеридии развиваются на нити рядом, после чего те и другие отделяются перегородкой от нити. Оогоний имеет косоовальную форму и содержит одноядерную яйцеклет-

* По ряду признаков, особенно по количеству жгутиков у сперматозоида, вошерия в последнее время относят к классу желтозеленых водорослей, которые вместе с диатомовыми объединяются в отдел хризифитных водорослей.

ку. Антеридий изогнутый и по виду напоминает рог, содержащий мелкие двужгутиковые сперматозоиды. После оплодотворения образуется зигота, прорастающая в новую нить после периода покоя.

КЛАСС СЦЕПЛЯНКИ (CONJUGATAE)

Водоросли сцеплянки, одноклеточные и многоклеточные, характеризуются отсутствием жгутиковых стадий. Вместо образования зооспор клетка делится на две дочерние. Половой процесс происходит путем слияния содержимого двух вегетативных клеток и получил название конъюгации, что послужило поводом к наименованию класса Conjugatae. Одна из самых распространенных водорослей указанного класса — нитчатая спирогира (*Spirogyra*), дающая большие скопления тины в пресноводных водоемах.

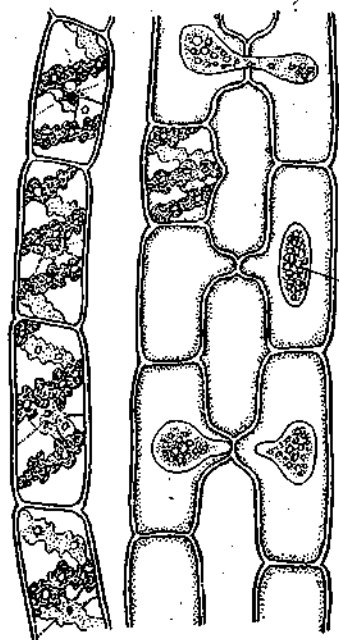


Рис. 98. Спирогира (*Spirogyra*). А — нить спирогиры (в клетках по одному хроматодору); В — лестничная конъюгация: 1 — зигота

Свободноплавающие нити спирогиры не ветвятся, но часто сплетаются, образуя космы яркого зеленого цвета. Нити состоят из крупных цилиндрических клеток, у которых за целлюлозной оболочкой расположена цитоплазма. В центре клетки большая вакуоль и ядро, поддерживаемое тяжами цитоплазмы. Отличительным признаком спирогиры являются ее хроматоды, имеющие вид спиральных лент, расположенных в постенном слое цитоплазмы (рис. 98). В них видны пиреноиды, окруженные крахмалом. Спирогира размножается вегетативным и половым путем (бесполое отсутствует). Нарастающая за счет деления клеток нить разрывается на части и таким образом осуществляет вегетативное размножение.

Половой процесс — конъюгация. Пара внешне сходных, но физиологически различных гетероталлических нитей, параллельно сближаясь, образует навстречу друг другу выросты, которые смыкаются, соединяя полости противоположных клеток и обеспечивая перетекание протопласта из клеток одной нити (мужской в клетки другой (женской)). После слияния протопластов развивается зигота, покрытая толстой оболочкой. При прорастании зигота делится редукционно, после чего только одна клетка из четырех дает начало новой особи. Много различных видов одноклеточных сцеплянок встречается на торфяных болотах.

КЛАСС ХАРОВЫЕ (CHARALES)

Наиболее высокоорганизованный класс среди зеленых водорослей. Дифференциация и внешнее расчленение их многоклеточного таллома привело к тому, что эти водоросли имеют форму ветвистых кустиков до полуметра длиной, у которых различают «стебелек» с мутовчато расположенными на нем «веточками» (рис. 99). Веточки растут своими верхушками. К субстрату таллом прикрепляется ризоидами. Крупные клетки харовых содержат постенную цитоплазму с многочисленными хроматофорами в виде отдельных зерен без пиреноидов. Харовые водоросли размножаются вегетативным и половым путем. Вегетативное

размножение осуществляется частями таллома, вырастающими из узлов, расположенных у почвы. В местах прикрепления таллома ризоидами к почве возникают новые «стебли». Половой процесс оогамный. Оогонии и антеридии развиваются на узлах веточек. Они многоклеточные в отличие от половых органов остальных водорослей. Одна крупная яйцеклетка покрыта пятью трубчатыми клетками, обвивающими яйцеклетку. Наверху к концам этих клеток прикрепляются пять клеток, образующих коронку. Многоклеточный антеридий расположен рядом. В нем развиваются несколько тысяч двужгутиковых, спирально закру-

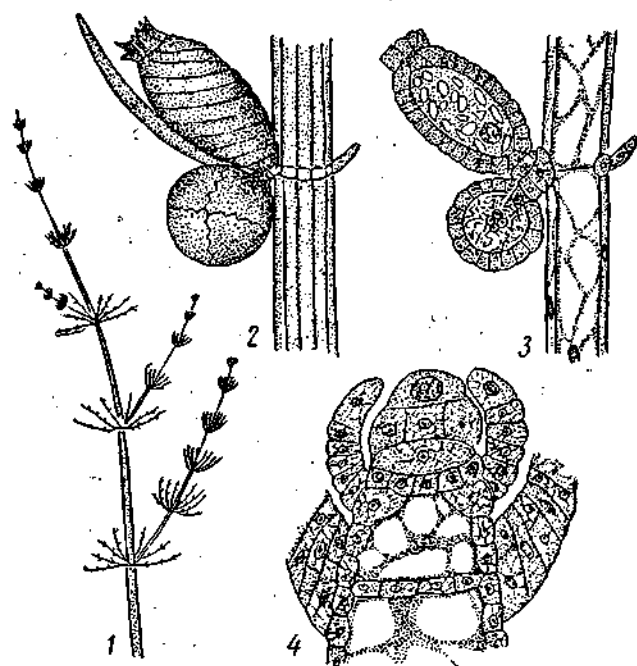


Рис. 99. Хара (*Chara*):

1 — часть растения, 2 — «стебелек» с оогонием и антеридием на «стеблевом узле», 3 — оогоний и антеридий в разрезе, 4 — верхушка растения в разрезе

ченных бесцветных сперматозоидов. Попад в воду, сперматозоиды проникают в яйцеклетку через отверстие в центре коронки. Образовавшаяся зигота (ооспора) одевается оболочкой и после периода покоя прорастает. Харовые водоросли растут на дне спокойных чистых пресных водоемов.

ОТДЕЛ РАЗНОЖГУТИКОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (HETEROCONTAE)

Отдел разножгутиковых объединяет сравнительно небольшое число видов. Развиваясь самостоятельно, по своей эволюции разножгутиковые во многом напоминают равножгутиковые водоросли. Среди них есть одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы. Имеются организмы подвижные в вегетативном состоянии, неподвижные, но размножающиеся подвижными зооспорами и, наконец, организмы, напоминающие неклеточным строением сифоновые водоросли.

Разножгутиковые отличаются различной формой двух своих жгутиков. Один короткий, гладкий, другой длинный, обычно перистый. В качестве представителя приведем только одну водоросль ботридиум (*Botrydium*), обитающую по краям луж и на сырой почве. Это пример водоросли со сложным расчленением одноклеточного тела (рис. 100). Ее тал-

лом напоминает зеленый пузырек до 2 мм в диаметре, прикрепленный к почве хорошо развитыми ризоидами. В надземной части в постенном слое находится под общей оболочкой цитоплазма с многочисленными ядрами и хроматофорами. Центральная часть пузырька заполнена клеточным соком. При бесполом размножении, которое совершается в то время, когда ботридиум заливается водой, образуются тысячи зооспор,

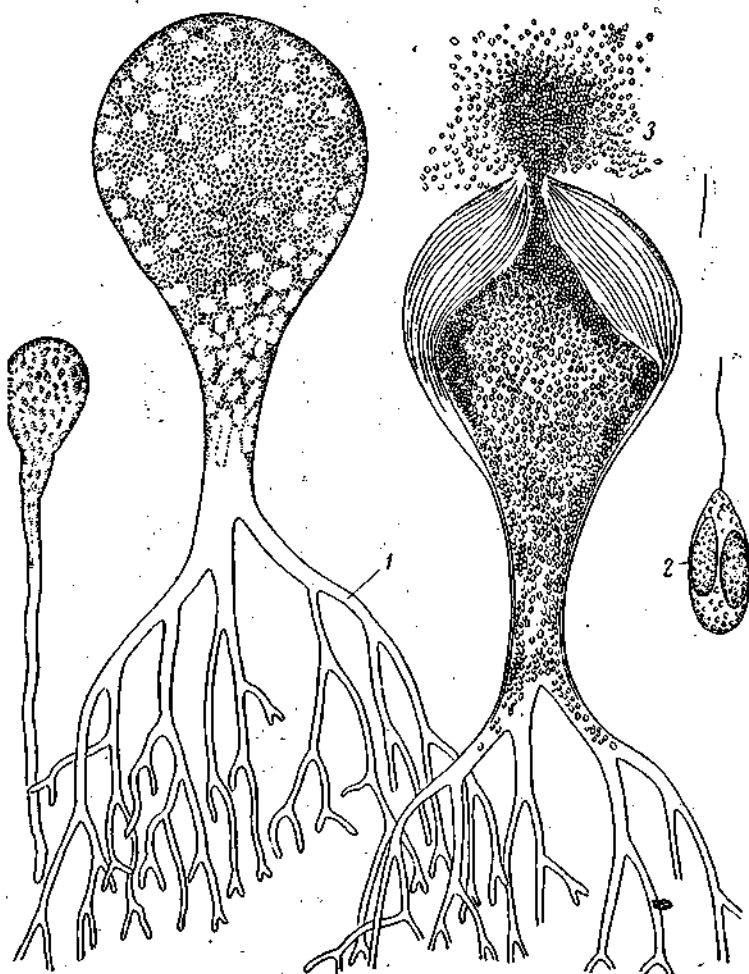


Рис. 100. Разножгутиковые водоросли (ботридий — *Botrydium*):
1 — ризоиды, 2 — зооспора, 3 — выход зооспор через отверстие в оболочке

которые прорастают в новые растения. При длительной засухе протопласт ботридиума из пузырька перемещается в ризоиды, находящиеся в земле, для защиты от засухи. Там протопласт распадается на отдельные шарики-цисты, которые покрываются толстой оболочкой и способны перезимовывать. Каждая циста развивает многочисленные зооспоры, прорастающие в новые организмы.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (DIATOMEAE)

Диатомовые, или кремнистые, водоросли объединяют более 8000 видов микроскопических одноклеточных организмов, живущих одиночно или колониями в морских и пресных водах. В морях они обычно состав-

ляют главную массу фитопланктона. Диатомовые водоросли представляют собой самостоятельную группу, связанную по своему происхождению со жгутиковыми. Они отличаются своеобразным строением клеточной оболочки. Внутренние слои ее состоят из пектиновых веществ, а наружные превращаются в твердый панцирь, пропитанный кремнеземом. В клетке, кроме ядра и цитоплазмы, имеются два хроматофора желтого цвета, содержащие, помимо хлорофилла, пигмент бурого цвета — диатомин. В качестве запасного продукта отмечается масло. Панцирь не сплошной, а образован двумя створками, которые насаживаются одна на другую, как крышка на коробочку. Створка-крышка получила название эпитеки, а створка-коробочка — гипотеки. Створки прорезаны вдоль узкими щелями, называемыми швами (рис. 101). Через них совершается газообмен, поступление веществ в клетку и, кроме того, перемещение клетки благодаря движению цитоплазмы и трению ее о частицы воды. Размножаются диатомовые водоросли своеобразным продольным делением клеток. После деления каждая дочерняя клетка получает одну створку от материнской клетки, а вторая достраивается сама, причем достраиваемая всегда вкладывается в старую, т. е. всегда является гипотекой. В результате при ряде следующих друг за другом делений клетки уменьшаются. Первоначальный размер клеток у диатомовых водорослей восстанавливается при половом размножении. Протопласты измельченных клеток сбрасывают створки и попарно сливаются, образуя зиготу, получившую название ауксоспоры (спора роста). Ауккоспора быстро растет до нормального размера, после чего выделяет на своей поверхности пектиновую и кремнистую оболочки в виде двух створок. После восстановления нормальной величины клетки снова происходит вегетативное размножение, связанное с ее измельчением. Быстрое размножение и стойкость панцирных оболочек диатомовых приводит после их отмирания к образованию в земной коре больших толщ трепела (диатомита). Типичным представителем диатомовых водорослей может служить пиннулярия (*Pinnularia*), встречающаяся на илистом дне прудов и рек.

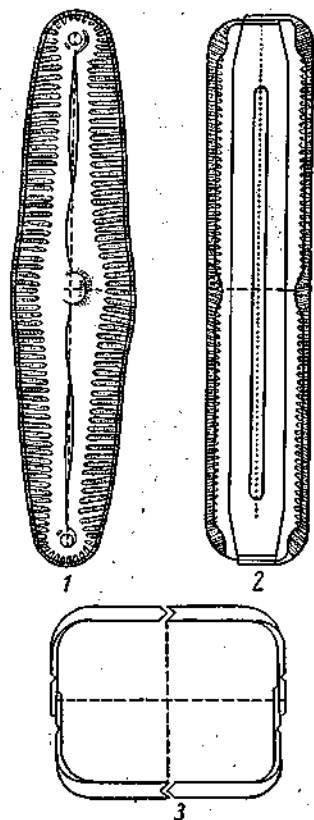


Рис. 101. Диатомовые водоросли (пиннулярия — *Pinnularia*):

1 — вид с поясна, 2 — вид со створки, 3 — в поперечном разрезе

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (RHAEORHUSACEAE)

Это очень древняя группа, известная еще из девонских и силурийских отложений. Происходит от жгутиковых. Бурый цвет их обусловлен пигментом фукоксантином, находящимся в хроматофорах, помимо хлорофилла. К этому типу относятся водоросли, преобладающие в бентосе морей и океанов, где они, прикрепляясь ко дну, образуют обширные заросли в прибрежной зоне. Это наиболее высокоорганизованные многоклеточные водоросли. У многих видов таллом дифференцирован на различные ткани и сложно расчленен. Продуктом фотосинтеза являются моносахариды и полисахарид ламинарин, растворимый в воде. Размножаются бурые водоросли вегетативно обрывками таллома, бесполом путем при помощи

зооспор, имеющих два жгутика, отходящих сбоку клетки и направленных один вперед, а другой назад. Половой процесс различный: наблюдается изогамия, гетерогамия и оогамия. Происходит смена поколений.

Одним из примитивных представителей бурых водорослей является эктокарпус (*Ectocarpus*) — сравнительно небольшая ветвящаяся нитчатая водоросль, распространенная в северных морях и Черном море. Нити состоят из одного ряда клеток, нарастающих у оснований ветвей (вставочный рост). Для бесполого размножения на концах ветвей раз-

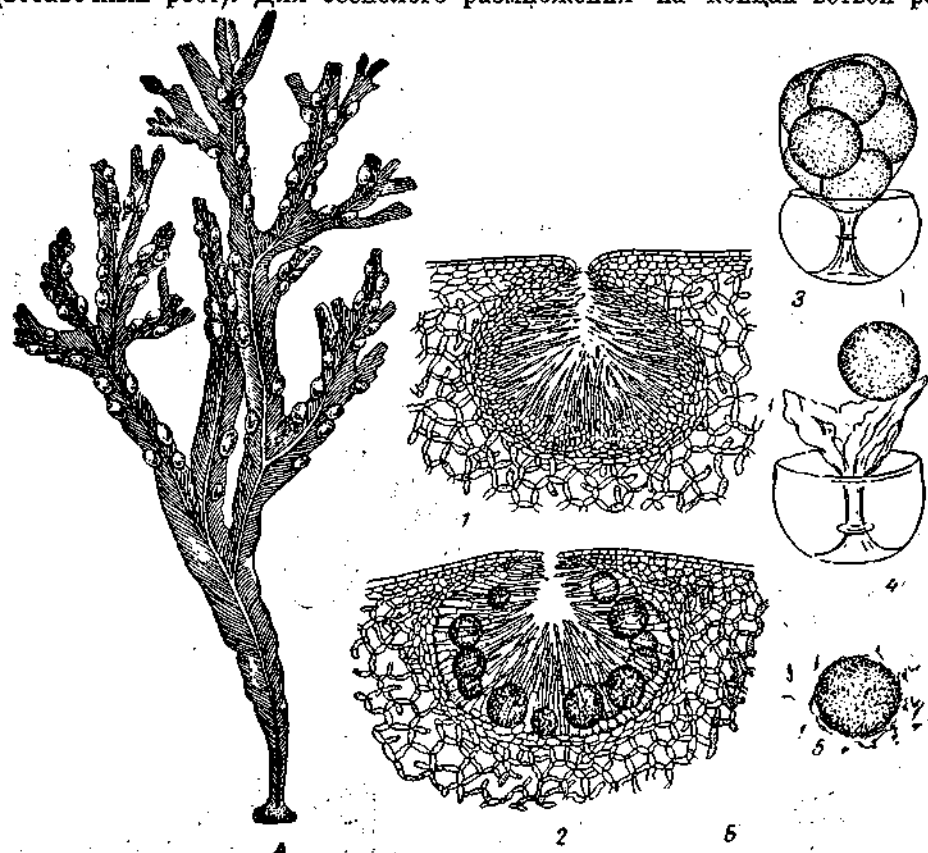


Рис. 102. Бурые водоросли. А — фукус (*Fucus*); Б — органы полового воспроизведения у фукуса:

1 — скафидий с антеридиями, 2 — скафидий с оогониями, 3 — созревшие яйцеклетки, 4 — выход яйцеклеток из материнской оболочки, 5 — яйцеклетка, окруженная сперматозоидами

вивается зооспорангий, в котором образуется много зооспор с двумя неравными жгутиками. Зооспора, кроме цитоплазмы, ядра и хроматифоров, имеет красный глазок. Поплавав некоторое время, она прикрепляется к субстрату и прорастает в новую особь. Половой процесс изогамный. Гаметы, сходного строения с зооспорами, развиваются в многоклеточных гаметангиях. Зиготы без периода покоя прорастают в новую нить. Среди бурых водорослей есть представители, по внешнему виду и размножению похожие на эктокарпус, но отличающиеся от него верхушечным ростом. От этих простых, нитчатых, выводятся более сложные представители бурых водорослей, с сильным расчленением и внутренней дифференциацией — одни с интеркалярным, другие с верхушечным ростом. Первую линию эволюции можно характеризовать представителями семейства ламинариевых, весьма распространенных в северных морях. Это крупные растения, достигающие у некоторых видов более 100 м в длину.

В качестве примера рассмотрим водоросль *Laminaria digitata*. Эта водоросль достигает более 1 м длины. Таллом ее состоит из листовидной пальчаторассеченной «пластинки» и цилиндрического «стебля». К подводным камням прикрепляется короткими крепкими ризоидами. У ламинарии наблюдается смена поколений. Сама ламинария — не что иное, как бесполое поколение. На ней развиваются только одногнездные зооспорангии. Из образовавшихся в них зооспор после их выхода вырастают микроскопические талломы в виде коротких ветвящихся нитей — так называемые заростки. На одних заростках появляются антеридии — клетки, в которых развивается по одному сперматозоиду, на других возникают оогонии, содержащие по одной яйцеклетке. После оплодотворения из зиготы вырастает новая ламинария. Таким образом, бесполое поколение сменяется половым. Бесполое поколение диплоидно и превосходит своими размерами и развитием половое, гаплоидное поколение. Редукционное деление происходит в зооспорангиях, и из гаплоидных зооспор развиваются гаплоидные заростки. Высшую ступень эволюции в ряду организмов с верхушечным ростом среди бурых водорослей можно продемонстрировать на примере фукуса (*Fucus*). Бурая водоросль фукус распространена в наших северных морях. Таллом ее имеет вид дихотомически ветвящейся пластинки до 0,5 м длины, прикрепляющейся ризоидами к субстрату (рис. 102). На концах разветвления таллома образуются особые шарообразные углубления, получившие название скафидий, в которых возникают половые органы, в одних скафидиях — антеридии, в других — оогонии. Иногда и мужские и женские половые органы образуются на одном растении, иногда на разных. В оогониях у фукуса формируется по 8 яйцеклеток, а в антеридиях по 64 сперматозоида. При образовании тех и других происходит редукционное деление. При созревании оогония, после разрыва его оболочки яйцеклетки попадают в скафидии, а затем через отверстие в воду, где их находят сперматозоиды и сливаются с ними. Зигота без периода покоя прорастает в новую особь. Бесполое размножение у фукуса отсутствует. У ламинарии при смене поколений диплоидная фаза (спорофит) преобладает над гаплоидной (гаметофитом). У фукуса же в цикле развития гаплоидной фазы как таковой нет, гаплоидны только половые элементы.

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (RHODOPHYCEAE)

Отдел красные, или багряные, водоросли объединяют около 2500 видов. Филогенетические связи их неясны. Они сходны с синезелеными водорослями по набору пигментов, но отличаются от них строением протопласта клеток. От других водорослей красные отличаются своей яркой окраской, отсутствием в цикле развития подвижных жгутиковых стадий (зооспор, сперматозоидов) и своеобразием полового процесса. Почти все красные водоросли бентосные, часто обитают на значительной глубине. Они очень разнообразны по строению, некоторые расчленены на «стебли» и «листо-стебельные» органы. В хроматофорах, кроме хлорофилла, содержится еще красный пигмент фикоэритрин и синий фикоциан. Количественные соотношения указанных пигментов обуславливают различный цвет водорослей: ярко-малиновый, желтоватый, синеватый, почти черный. Присутствием указанных пигментов объясняется способность красных водорослей лучше поглощать в процессе фотосинтеза синие и зеленые лучи спектра, которые проникают глубоко в толщу воды, в то время как красные и желтые лучи поглощаются водой и на большие глубины не проникают. В результате ассимиляции образуется особый углевод — багрянквый крахмал, окрашиваемый йодом в красно-бурый цвет. При бесполом размножении у красных водорослей вместо зооспор из содержимого спорангия развиваются голые, лишенные подвижности клетки.

Если они возникают по одной в каждом спорангии, их называют моноспорами, у большинства же представителей возникает по четыре клетки — так называемые тетра споры. Моно- и тетраспоры, попав в воду, прикрепляются к подводным предметам и прорастают в новые особи. Половой процесс оогамный (рис. 103). На талломе образуются половые органы: одноклеточные антеридии и оогонии. Антеридии дают начало только одной шарообразной, лишенной подвижности мужской

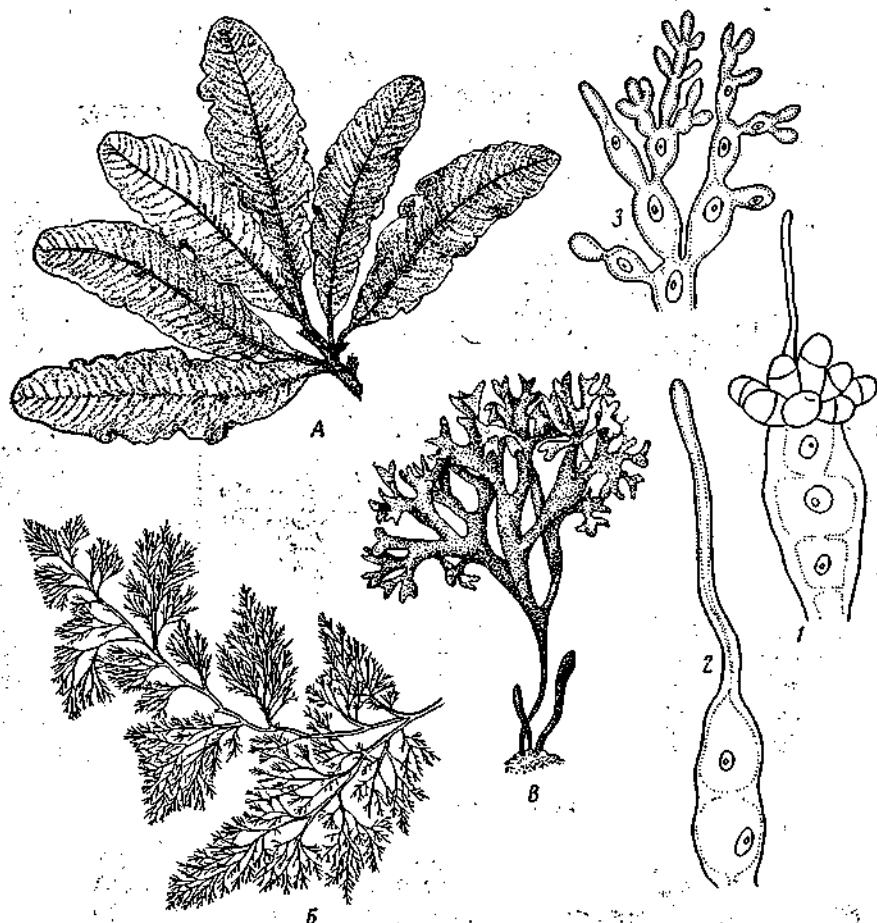


Рис. 103. Красные водоросли. А — делессерия (*Delissertia*); Б — полисифония (*Polysiphonia*); В — хондрус (*Chondrus*); Г — органы размножения немалион (*Nemalion*):

— карпоспоры, 2 — карпогон, 3 — антеридии

гамете, соответствующей сперматозоиду и называемой спермацием. Женский орган — карпогон имеет вид колбообразной клетки, состоящей из нижней расширенной части, содержащей яйцеклетку, и верхней, вытянутой, называемой трихогией. Движение спермация в воде пассивное. Принесенный течением спермаций прилипает к трихогине. После расслизнания места соприкосновения протопласт спермация переходит в карпогон и сливается с яйцеклеткой. После оплодотворения трихогина отмирает, а зигота путем многократного деления образует особые споры, называемые карпоспорами, которые затем прорастают в новые особи. Примером примитивного строения красных водорослей может служить моноспоровая водоросль батрахоспермум (*Batrachospermum*), встречающаяся в пресноводных водах.

У нее представлена только гаплоидная генерация: ядро карпотога делится редукционно, образуя гаплоидные карпоспоры. У высших тетра-споровых красных водорослей наблюдается смена полового и бесполого поколений, карпоспоры диплоидны. К ним относят калитамнион (*Callithamnion*), полисифонию (*Polysiphonia*), делессерию (*Delesseria*) и др.

ОТДЕЛ БАКТЕРИИ (BACTERIA)

Бактерии занимают особое положение в растительном мире. Их родственные связи с другими отделами не установлены. Несомненно, что бактерии, как и синезеленые водоросли, наиболее примитивные и наиболее древние организмы. Бактерии — мельчайшие просто устроенные растительные организмы, видимые только при больших увеличениях в микроскопе. Это одноклеточные, реже нитчатые колониальные организмы, часто подвижные в вегетативном состоянии благодаря жгутикам.

По форме различают бактерии: шаровидные — *к о к к и*, палочковидные прямые — *б а ц и л л ы*, палочковидные согнутые — *в и б р и о н ы*, спирально закрученные — *с п и р и л л ы*. Клетка их одета тонкой оболочкой из гемипеллюлозы и пектинов, а иногда из белковых веществ. Она легко ослизняется и образует на поверхности буферную капсулу или общий слизистый чехол, если клетки колониальные. Содержимое клетки состоит из бесцветной цитоплазмы. Оформленное клеточное ядро не обнаруживается, хотя бактерии содержат иногда до 80% нуклеопротеидов — типичного ядерного вещества. Есть, однако, указания на то, что у некоторых бактерий имеется оформленное ядро. Из запасных питательных веществ в клетках отмечается жир, гликоген и особое вещество волютин. Клетки большинства бактерий бесцветны, но у некоторых окрашены в красный или зеленый цвет. Окрашенные формы способны к фотосинтезу, но другого характера по сравнению с настоящими хлорофилльными растениями. Среди бактерий много подвижных форм, причем жгутиков у разных видов бактерий бывает различное количество. Они чрезвычайно тонки и не различимы под микроскопом без фиксации и окрашивания.

Многие палочковидные бактерии и некоторые шаровидные образуют споры, служащие не для размножения, а для сохранения вида. При этом протопласт клетки уплотняется и одевается плотной, труднопроницаемой оболочкой, благодаря чему спора приобретает стойкость к неблагоприятным условиям (высыханию, кипячению и пр.) и сохраняет жизнеспособность многие годы. При благоприятных условиях она превращается в обычную вегетативную клетку, которая вновь делится. Споры бактерий всегда насыщены атмосфера, почва, грунтовая вода, пища, жилье и пр.

По скорости размножения бактерии превосходят все другие организмы. Размножаются они делением клетки надвое. Процесс этот в благоприятных условиях может повторяться через каждые полчаса. После деления дочерние клетки расходятся, но у некоторых долгое время остаются соединенными в виде цепочки или пакетиков. Среди бактерий есть и более прочные нитчатые колониальные формы, как, например, трихобактерии, или тиобактерии.

Простейшие организмы бактерий отличаются большой активностью и разнообразием физиологических процессов и способов питания. Большинство бактерий как организмы, лишенные хлорофилла, питаются готовыми органическими веществами (гетеротрофно), растворимыми в воде, проникающими вместе с водой через оболочку. Огромная роль в питании бактерий принадлежит ферментам, вырабатываемым их клеткой. Многие сложные органические вещества, необходимые для питания бактерий, нерастворимы в воде, поэтому не могут проникнуть через оболочку. Усвоение таких веществ происходит с помощью ферментов,

выделяемых клеткой наружу. Под их действием органические вещества (белки, жиры, крахмал, клетчатка и т. д.) быстро разлагаются и превращаются в более простые растворимые вещества. Таким именно путем идет разложение трупов, пожнивных остатков, перепревание навоза и пр. Только небольшая часть веществ, образующихся при разложении, поступает внутрь бактерий, превращаясь в сложное органическое вещество тела бактерии, значительная же часть продуктов распада остается неиспользованной. Для некоторых бактерий необходим органический азот в виде белковых соединений, большинство же довольствуется аммонийным и нитратным азотом. Существует специальная группа азотфиксирующих бактерий, способных усваивать азот атмосферы. К ним относятся азотобактер (*Azotobacter*), распространенный в почве, и клубеньковые бактерии (*Rhizobium*), живущие в корнях бобовых, где образуются наросты в виде клубеньков. Азотфиксирующие бактерии играют огромную роль в повышении плодородия почвы.

Наряду с гетеротрофными бывают бактерии, усваивающие углерод из углекислоты, способные строить разнообразные вещества своего тела без притока готовых органических веществ. Это автотрофные бактерии, многие из которых, подобно хлорофиллоносным растениям, используют для этого энергию света (пурпурные и зеленые бактерии).

Другие бактерии ассимилируют углекислоту атмосферы за счет химической энергии окисления других веществ. Они получили название хемосинтетиков. Примером их могут служить нитрифицирующие бактерии, которые, окисляя аммиак до нитратов и нитритов, используют освобождающуюся при этом энергию на ассимиляцию углекислоты, а также серные бактерии, железобактерии и др.

По отношению к кислороду бактерии делятся на аэробные, развивающиеся только при свободном доступе воздуха, и анаэробные, существующие без кислорода воздуха. В естественных условиях анаэробные виды бактерий живут на дне водоема или в толще органического субстрата, куда кислород воздуха не проникает. Иногда окисление идет не до углекислоты, а до промежуточных продуктов. Процессы такого рода называются брожениями. Например, окисление этилового спирта уксуснокислыми бактериями до уксусной кислоты, превращение углеводов в этиловый спирт и др. При брожении образуется меньше тепла, чем при полном окислении.

Распространены бактерии в природе повсеместно благодаря микроскопическим размерам, разнообразию способов питания и способности приспособляться к различным условиям среды. Они находятся в почве, воде, воздухе, пищевых продуктах, на поверхности растений, в организме животных и человека. Широко распространены бактерии в пресных и соленых водоемах. Их особенно много там, где есть органические вещества или загрязнения в виде отходов, трупов животных и растений и т. д. Количество бактерий в почве зависит от характера последней. Перегнойные почвы содержат по несколько миллиардов бактерий в 1 г почвы, тощие песчаные почвы значительно беднее бактериями. Если принять вес пахотного слоя 1 га почвы в 3000 т, то живой вес бактерий на 1 га составит около 10 т. В 1 м³ воздуха в лесу содержится несколько сотен бактерий, а в 1 м³ воздуха жилых помещений число бактерий достигает нескольких тысяч.

Роль бактерий в природе и жизни человека огромна. Бактерии в природе совершают работу, без которой невозможна жизнь на земле. Разрушая органические соединения, они тем самым поддерживают круговорот веществ. Ежегодно в почвах и водоемах ими разлагается огромное количество органических веществ вплоть до полной минерализации. Это достигается в процессе гетеротрофного питания и выражается гниением, если разрушаются белковые вещества, и брожением, если разлагаются безазотистые органические соединения.

Процессы протекают под действием ферментов и проходят ряд последовательных этапов, дойдя в конце концов до полной минерализации сложных органических веществ. Полученные таким образом простые неорганические соединения — углекислый газ, вода, аммиак и другие — снова используются растениями для построения своего тела. Бактерии разрушают не только органические вещества, но и различные минералы и горные породы. Они часто служат причиной скопления на дне водоема гидрата окиси железа, солей кальция, залежей серы и т. п. Роль бактерий в круговороте веществ выяснена главным образом благодаря работам русских ученых С. Н. Виноградского, В. Л. Омелянского, В. И. Вернадского и др.

Бактерии играют огромную роль как в сельском хозяйстве, так и в различных отраслях промышленности. В сельском хозяйстве бактерии определяют плодородие почвы. Органические удобрения (навоз, компосты и пр.) прямо не используются зелеными растениями, а разлагаются бактериями посредством гниения и брожения. Органические вещества в процессе жизнедеятельности бактерий превращаются в необходимые для питания растений неорганические соединения — соли калия, фосфора, азота и др. Особенно важна роль бактерий, благодаря которым совершается круговорот азота в природе. Азот, освобожденный из органического вещества в процессе гниения в виде аммиака, образуя аммонийные соли, может поглощаться корнями растений. Хорошо усваиваются растениями нитраты. Аммиак в нитраты превращают нитрифицирующие бактерии. Большое значение для плодородия почвы имеют азотфиксирующие бактерии, способные улавливать газообразный азот воздуха и связывать его в органические соединения. При отмирании бактерии подвергаются гниению и освобождают азот в виде аммиака, повышая запасы азотной пищи в почве. Широко используются человеком различные брожения, производимые бактериями. Молочнокислое брожение заключается в образовании из сахара молочной кислоты и используется при переработке молочных продуктов, при силосовании кормов, квашении капусты, засолке огурцов и пр. Уксуснокислое брожение заключается в окислении спирта до уксусной кислоты, что дает возможность изготовлять уксус. Маслянокислое брожение заключается в получении из сахара масляной кислоты. Протекает оно в анаэробных условиях и имеет значение при изготовлении сыра.

Наряду с огромной положительной ролью бактерий процессы их жизнедеятельности могут оказаться вредными. Так, например, порча пищевых продуктов (мясо, рыба, овощи, фрукты и т. д.) обусловлена гниением. Для борьбы с указанным явлением человек создает условия, при которых развитие гнилостных бактерий подавляется (хранение при отрицательных температурах, сушка, копчение, квашение, консервирование и т. д.). Многие виды бактерий, которые называются патогенными, являются возбудителями инфекционных болезней человека, животных и растений (туберкулез, тиф, дизентерия, холера, бактериозы плодов, рак корней яблони и др.).

Русским ученым Д. И. Ивановским изучена болезнь растений табака, получившая название табачной мозаики. Оказалось, что возбудителем этой болезни являются не бактерии или другие микроорганизмы, а вирусы — мельчайшие организмы, находящиеся в виде растворов или кристаллов, имеющие заразные свойства. В настоящее время известны многие вирусы, возбуждающие различные болезни растений, животных и человека (бешенство, полиомиелит, грипп). Возбудители этих инфекционных заболеваний более мелки, чем многие известные микробы. Они проходят через бактериальные фильтры и поэтому называются фильтрующимися вирусами. Их не удается культивировать на обычных средах. Мельчайшие вирусы достигают размера обыкновен-

ной молекулы белка. Представлены они элементарными тельцами разнообразной формы и химического строения. Состоят из нуклеопротеидов, некоторые, кроме того, содержат липиды и ферменты. Они не теряют своих свойств при высушивании, нагревании до 100°, при действии на них спиртом, уксусом, формалином и другими реактивами, убивающими живые организмы.

Близок к вирусам бактериофаг (в переводе с греческого — пожиратель бактерий), открытый русским ученым Н. Ф. Гамалеем. Бактериофаги рассматриваются как паразиты, живущие в клетках бактерий и растворяющие их. Известны бактериофаги ряда видов бактерий (холерного вибриона, дизентерийной палочки, тифозного микроба и пр.). Вирусы и бактериофаги обнаруживают жизненные свойства, вызывая болезнь и проявляя рост во время инкубационного периода. С другой стороны, у них нет собственного обмена веществ и они могут существовать, только паразитируя внутри клеток. Сочетая в себе свойства вещества и существа, эти мельчайшие организмы занимают как бы промежуточное положение между живой и неживой природой.

ОТДЕЛ МИКСОМИЦЕТЫ, ИЛИ СЛИЗИСТЫЕ ГРИБЫ (МУХОМУСЕТЕС)

Миксомицеты представляют собой самостоятельную по своему происхождению небольшую (около 300 видов) группу бесхлорофилльных растений. Их филогенетические связи неясны, однако некоторые черты сближают их с простейшими жгутиковыми. Характерной особенностью миксомицетов является строение вегетативного тела, напоминающего слизь, отчего они и получили свое название. Большую часть жизни миксомицеты проводят в виде скопления многоядерной цитоплазматической массы, лишенной оболочки, получившей название плазмодия. По способу питания они бывают паразитами и сапрофитами. Сапрофитные слизевики обитают на пнях или в дуплах пней старого дерева. В течение вегетативной жизни, благодаря непрерывному движению цитоплазмы, плазмодий слизевика может перемещаться, но он обычно скрыт в толще субстрата, где имеется больше пищи и влаги. Позднее он выползает к освещенным местам, теряет подвижность, подсыхает и превращается в плодовое тело, в котором развиваются спорангии с толстой оболочкой (перидием). Спорангии образуются группами или, сливаясь, превращаются в крупные споровместилища. В них после редукционного деления ядер возникают многочисленные шаровидные споры, одетые толстой оболочкой. Рассеиванию спор после разрыва оболочки спорангия способствуют специальные гигроскопические неравномерно утолщенные нити (капиллиции), находящиеся между спорами в спорангиях. Попадая на влажный субстрат, споры прорастают в одножгутиковые зооспоры, которые размножаются делением. Затем зооспоры, втягивая жгутики, превращаются в амебообразные клетки, которые также способны делиться. Позднее амебообразные клетки попарно сливаются, образуя зиготы, которые, в свою очередь, сливаются уже без слияния ядер, образуя многоядерные плазмодии.

Представителями сапрофитных слизевиков могут служить трихия (*Trichia*) и фулиго (*Fuligo*), встречающиеся на старых пнях. Известны также миксомицеты-паразиты. Важнейшим из них является плазмодиофора (*Plasmodiophora brassicae*), пронизывающая корни капусты и других крестоцветных, вызывая болезнь под названием килы (рис. 104). Этот паразит был впервые открыт и изучен М. С. Ворониным. Плазмодиофора образует на корневой системе растения опухоли. В них при микроскопическом исследовании можно увидеть крупные клетки с густым содержимым, представляющим плазмодии паразита. Плазмодии распадаются на отдельные споры, которые после сгнивания

всей опухоли прорастают в почве. Из спор развиваются зооспоры, затем амебообразные клетки, которые, проникая в молодой корень, вызывают его разрастание в виде опухоли. Кила капусты — опасная болезнь. Зараженные ею растения не образуют кочана и увядают, а после сгнивания корней споры паразита прорастают и заражают новые растения

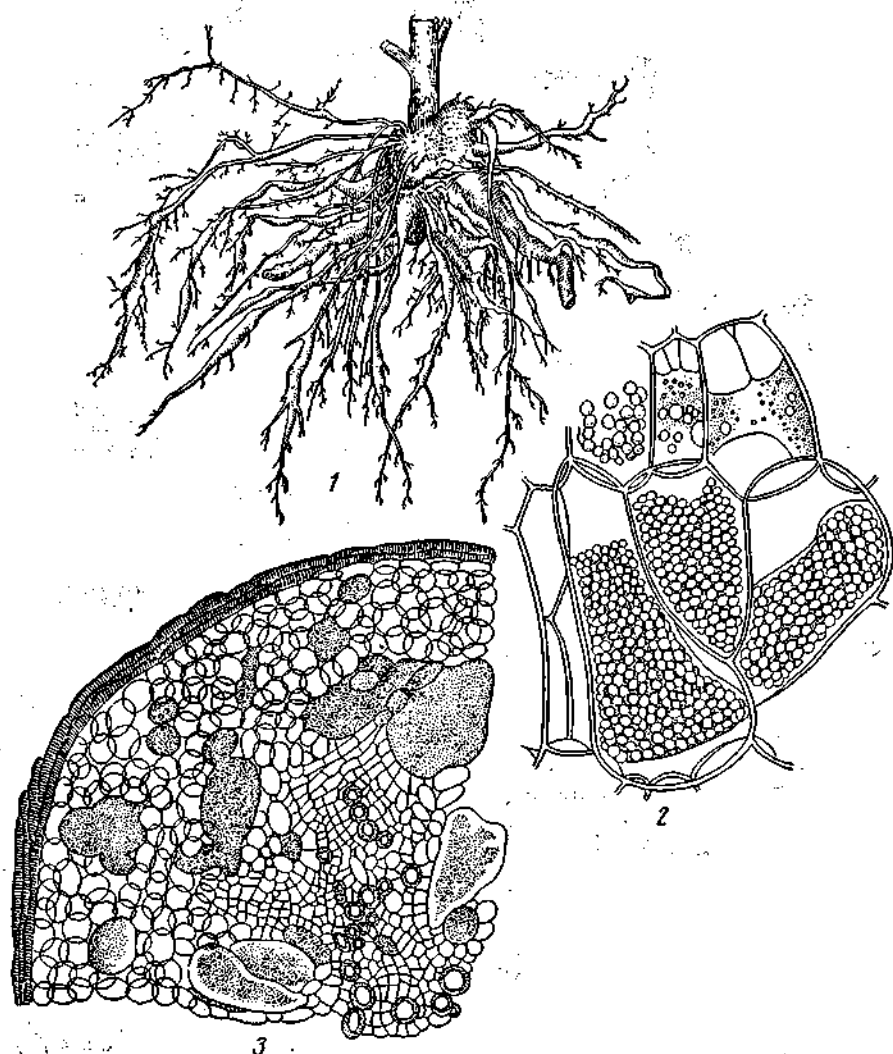


Рис. 104. Плазмидиофора (*Plasmodiophora brassicae*):

1 — корневая система капусты, пораженная киллой, 2 — плазмидии распадаются на споры, 3 — разрез через пораженный корень, крупные серые клетки содержат плазмидий

ОТДЕЛ ГРИБЫ (FUNGI)

Грибы — очень большая группа низших талломных растений, содержащая свыше 100 тыс. видов. Грибы — филогенетически самостоятельная ветвь. Они приспособились к питанию органической пищей и перешли к жизни на суше. В связи с изменением питания был потерян хлорофилл и способность к ассимиляции углерода, что, в свою очередь, привело к паразитическому или сапрофитному образу жизни.

В вопросе о происхождении грибов многое неясно и толкуется различными авторами по-разному. По мнению одних, разные группы грибов независимо друг от друга произошли от различных водорослей (зеленых,

красных). Другие рассматривают грибы как единую по происхождению группу. При этом некоторые исследователи выводят их из зеленых водорослей как вторичную, потерявшую хлорофилл, группу, а некоторые — из простейших одноклеточных организмов — жгутиковых.

Общая характеристика. Несмотря на большое разнообразие различных представителей грибов, большинство из них имеет характерные общие черты организации. Вегетативное тело грибов состоит из тонких ветвящихся бесцветных нитей — гиф, совокупность которых образует мицелий, или грибницу. Сильная расчлененность их тела на тонкие гифы связана с гетеротрофным питанием организма. Мицелий гриба обычно погружен в субстрат, из которого он высасывает органические и другие соединения, необходимые для питания. У низших грибов мицелий без перегородок и представляет собой большую, сильно разветвленную многоядерную клетку. У высших грибов мицелий многоклеточный и гифы разделены поперечными перегородками. Клетки грибов покрыты оболочкой, состоящей из целлюлозы и азотистых веществ, сходных с хитином животных. Клетки грибов часто многоядерны, ядра мелкие, пластиды отсутствуют. В качестве запасного продукта в клетках образуется метакроматин, гликоген, масло.

В отношении способов питания большинство грибов — сапрофиты, т. е. организмы, живущие на мертвых растительных остатках. Есть также немало паразитов и симбионтов. Паразиты живут за счет живой ткани другого организма и приводят его к гибели. При симбиозе компоненты извлекают из сожительства обоюдную пользу. Часто сапрофиты на одной из фаз своего развития становятся паразитами, и наоборот. У разных представителей эта способность выражена неодинаково.

Грибы бывают однолетние, двулетние и многолетние. Будучи паразитом, гриб нередко на всю жизнь связан с зараженным хозяином вплоть до его гибели. Многолетние сапрофиты развиваются в лесной подстилке, на пнях, остатках корней, в почве, на деревянных строениях и т. д. Они охотно поселяются в богатых перегнойных почвах, торфяных субстратах, где вместе с бактериями минерализуют органические соединения.

Мицелий у грибов может быть поверхностным (экзогенным), когда он развивается на субстрате снаружи, и внутренним (эндогенным), когда он развивается внутри субстрата. Внутреннее развитие грибницы встречается чаще, так как лучше обеспечивает питание и лучше предохраняет гриб от внешних воздействий. Благодаря внутреннему развитию мицелий способен существовать в качестве паразита или сапрофита долгие годы.

Размножение грибов. Грибы размножаются вегетативно, бесполом и половым путем.

Вегетативное размножение у грибов легко происходит частями мицелия. Часть мицелия, разрастаясь, восстанавливает целостный организм. У некоторых грибов гифы могут распадаться на отдельные клетки, из которых вырастает гриб. Иногда в гифах из клеток, покрывающихся твердой оболочкой, возникают хламидоспоры, устойчивые к морозам и сухости. Некоторые виды грибов сильно уплотняют гифы и образуют склероции, имеющие форму рожек, подушек и т. д. Склероции покрыты твердой темной оболочкой, содержат запасные вещества и устойчивы к морозам. Размножаются грибы также почкованием, при котором на мицелии или на отдельных клетках его развиваются боковые выросты, которые превращаются в клетки и отчленяются от мицелия.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, спорами и конидиями. Низшие представители, связанные с водной средой обитания, как и водоросли, образуют зооспоры. На концах гиф клетки превращаются в зооспорангии, в которых возникают способные к актив-

ному передвижению зооспоры. У низших наземных грибов зооспорангии заменены спорангиями, причем споры одеты оболочками, лишены активной подвижности и распространяются токами воздуха. У высших грибов споры формируются не внутри спорангиев, а на поверхности спорообразующего органа — конидиеносца. Эти споры, получившие название конидий, являются наружными, или экзогенными. Конидии образуются из конечной клетки конидиеносца и по созревании отпадают, а под ними формируются другие и т. д. Часто конидии развиваются не одиночно, а целыми группами, принимая форму цепочки.

Половое воспроизведение у низших и высших грибов значительно отличается друг от друга. Половой процесс у низших грибов напоминает половой процесс у зеленых водорослей и характеризуется тем, что продукт оплодотворения — зигота — непосредственно превращается в спору, покрытую толстой оболочкой и прорастающую только после периода покоя. Ядро зиготы при прорастании редукционно делится, а новые особи оказываются гаплоидными. Диплоидной фазой у низших грибов, как и у большинства водорослей, обладает только зигота. Благодаря этим характерным чертам полового процесса низшие грибы получили название грибов-водорослей. Формы полового процесса у низших грибов разнообразны. Имеется и слияние двух подвижных гамет, и оплодотворение неподвижного яйца подвижным сперматозоидом (оогамия), и зигогамия, т. е. слияние недифференцированных клеток, расположенных обычно на концах ветвей мицелия. У высших грибов в отличие от низших продукт оплодотворения не превращается сразу в спору, а предварительно разрастается и образует споры только в конце своего развития. Способ формирования этих спор у разных групп высших грибов различен. У одних они эндогенны и называются аскоспорами, у других экзогенны и называются базидиоспорами. Соответственно этому высшие грибы делятся на сумчатые и базидиальные.

Характер спороношения, в частности полового спороношения, очень важен для определения систематического положения грибов.

Значение грибов в природе и хозяйстве велико. Они участвуют в круговороте веществ и вместе с бактериями разрушают органические вещества, превращая их в минеральные. В 1 г почвы содержится до 100 тыс. грибных зародышей. Не удивительно, что при таком количестве, учитывая большую энергию роста и размножения, они являются важным фактором плодородия почвы. Грибы разрушают главным образом растительные остатки и среди них химически устойчивые соединения — целлюлозу и лигнин. Деятельность грибов как почвообразователей особенно незаменима в условиях кислой среды, в которой бактерии обычно не развиваются, например, в лесной и тундровой зонах. Большую роль играют грибы, участвуя в симбиозе с высшими растениями, образуя микоризу, которая улучшает условия корневого питания растений.

Некоторые грибы имеют пищевое значение. В СССР они потребляются в больших количествах (в среднем 6—7 кг свежих грибов на душу населения). За последнее время грибы приобрели важное значение в медицине. Сюда относятся виды, выделяющие антибиотические вещества: стрептомицин, пенициллин и т. д., убивающие другие организмы, в том числе патогенные бактерии. Некоторые грибы используются для получения лимонной кислоты. Использование пивных дрожжей при выпечке хлеба общеизвестно. Имеют значение также пищевые дрожжи, содержащие более 30% белков.

Отрицательное значение грибов в хозяйстве человека также велико. Среди грибов есть ядовитые виды, служащие причиной отравления животных и человека. Многие грибы, образуя плесень, портят продукты, разрушают древесину и деревянные постройки. Большой ущерб прино-

сят вызываемые грибами инфекционные болезни растений (зерновых, плодово-ягодных культур, овощей). Общая сумма ежегодных потерь мирового хозяйства от болезней растений составляет многие миллиарды рублей. Наконец, имеются грибы—возбудители инфекционных болезней животных и человека (парша, стригущий лишай, актиномикоз и др.).

Грибы делятся на следующие классы: архимицеты (Archimycetes), фикомицеты (Phycomycetes), аскомицеты (Ascomycetes), базидиомицеты (Basidiomycetes), несовершенные грибы (Fungi imperfecti).

Первые два класса объединяются в группу низших грибов, остальные — в группу высших грибов.

КЛАСС АРХИМИЦЕТЫ (ARCHIMYCETES)

Архимицеты — наиболее примитивные формы среди грибов. Их относят к наиболее древним грибам, которые могут быть сближены со жгутиковыми. Они характеризуются отсутствием или слабым развитием мицелия. Это микроскопические одноклеточные грибы, связанные с водной средой и размножающиеся зооспорами. Большинство их паразитирует на водорослях, грибах, инфузориях, а также на наземных растениях. В качестве представителя рассмотрим гриб-паразит ольпидиум (*Olpidium brassicae*), вызывающий болезнь «черная ножка» у капустной рассады. Он поражает корневую шейку всходов капусты, вследствие чего они погибают. В клетках пораженной ткани гриб находится в виде одноядерного голого протопласта. Позднее клетки гриба одеваются оболочкой и превращаются в зооспорангии. Прорастая, зооспорангий развивают длинную клетку, выходящую на поверхность пораженного растения. Одножгутиковые споры выходят наружу и в присутствии воды поражают новые всходы капусты. Грибок способен также давать покоящуюся толстостенную спору (цисту), которая на следующий год при благоприятных условиях развивается в зооспорангий. К грибам, развивающим зачаточный мицелий, относится род синхитриум (*Synchytrium*), один из видов которого (*S. endobioticum*) вызывает рак клубней картофеля. На клубнях появляются бугристые вздутия, наполненные цистами паразита. Пораженные клубни отмирают, отчего урожай значительно снижается. Болезнь распространена в Америке и Западной Европе. В СССР является строгим карантинным объектом.

КЛАСС ФИКОМИЦЕТЫ (PHYCOMYCETES)

Фикомицеты отличаются от других грибов хорошо развитым, не расчлененным перегородками многоядерным мицелием. Живут фикомицеты как в водной, так и в воздушной среде. Бесполое размножение у водных осуществляется зооспорами, а у наземных — спорами, покрытыми оболочкой. Половое размножение у одних оогамное, у других зигогамное. В соответствии с особенностями полового процесса класс фикомицетов делится на два подкласса: оомицеты (Oomycetes), с оогамным типом полового процесса, и зигомицеты (Zygomycetes), у которых половой процесс зигогамный. По ряду признаков устанавливается родство между фикомицетами и архимицетами. Эволюция пошла в направлении большего развития мицелия и образования на нем многочисленных органов размножения. Оомицеты сохранили водный образ жизни и связываются с архимицетами переходами. Их высокоорганизованные представители приспособились к наземным условиям, в связи с чем утратили зооспоры и размножаются спорами. Зигомицеты целиком приспособились к наземной жизни и в связи с этим не имеют зооспор. Появление зигогамии привело к развитию зиготы.

ПОДКЛАСС ООМИЦЕТЫ (ООМУСЕТЕС)

Многие виды оомицетов живут в воде и своим развитием напоминают водоросли. В качестве примера рассмотрим наземный представитель этого подкласса — фитифтору (*Phytophthora infestans*), поражающую клубни и ботву картофеля. Картофельный гриб принадлежит к наиболее опасным паразитам картофеля (рис. 105). Мицелий целиком погружен в ткани органов растения, где его гифы пронизывают межклетники и внедряются присосками в полость клеток, вызывая их гибель. У зараженных растений на листьях и стеблях появляются бурые пятна. В сырую погоду на пораженных частях листа заметен также белый налет, состоящий из ветвистых гиф гриба, выступающих из устьиц. Фи-

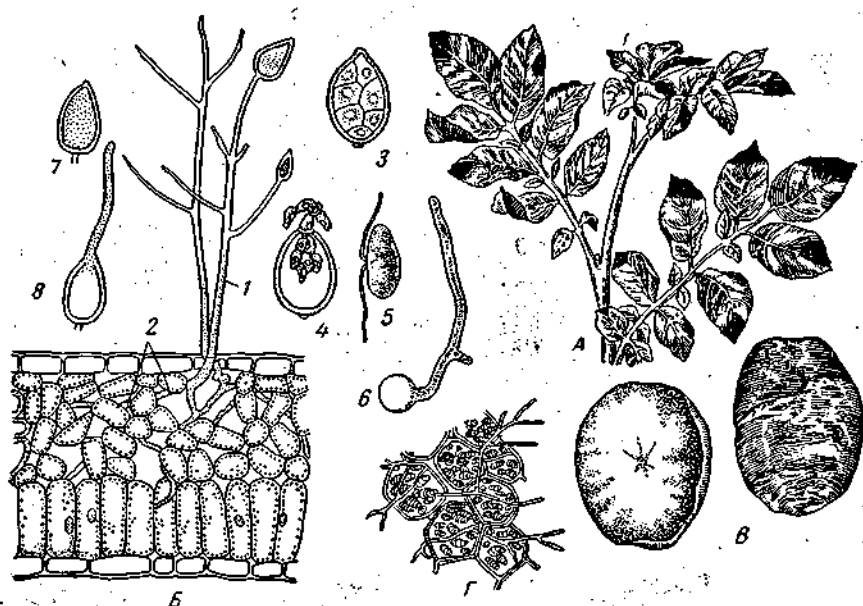


Рис. 105. Фитофтора (*Phytophthora infestans*) на картофеле. А — побег картофеля, пораженный фитофторой; Б — разрез через пораженный лист картофеля; В — клубни, пораженные фитофторой; Г — проникающие мицелии в ткани клубня:

1 — спорангиеносцы со спорангиями, 2 — мицелий, 3 — спорангий, 4 — выход зооспор, 5 — зооспора, 6 — прорастание зооспоры, 7-8 — конидиоспора и ее прорастание

тофтора размножается бесполым путем, и выступающие гифы являются спорангиеносцами, на концах которых развиваются спорангии лимонно-образной формы с сосцевидным выростом на вершине. Опадая, спорангии переносятся на другой лист и в присутствии влаги вскрываются, на месте их появляются новые. В спорангиях развиваются жгутиковые зооспоры, которые выходят наружу и прорастают в новую гифу, внедряясь в ткани пораженного растения. При недостатке влаги спорангии без образования зооспор целиком прорастают наподобие спор, формируя мицелий. Половых органов картофельный гриб, находясь на зеленом растении, не образует. Однако он может развиваться сапрофитно на гниющих листьях и в этих условиях образовывать оогонии и антеридии. После полового процесса зигота (ооспора) сохраняется в течение зимы и весной прорастает в мицелий. Источником заражения служат также пораженные грибом картофельные клубни.

Другой важный паразит — плазмопара (*Plasmopara viticola*) — вызывает болезнь виноградной лозы, известную под именем «милдью».

Развивается и размножается гриб так же, как и фитифтора, но формирует ооспоры в глубине ткани питающего растения, которые освобождаются после гнивания ее следующей весной.

ПОДКЛАСС ЗИГОМИЦЕТЫ (ZYGOMYCETES)

Зигомицеты — преимущественно наземные сапрофитные грибы. Отличаются от оомицетов тем, что зооспор не образуют. Не формируют они и половых органов и половой процесс у них зигогамный. К числу зигомицетов относится головчатая плесень (*Mucor*). Это гриб-сапрофит, развивающийся на растительных продуктах, на навозе и пр. Он имеет

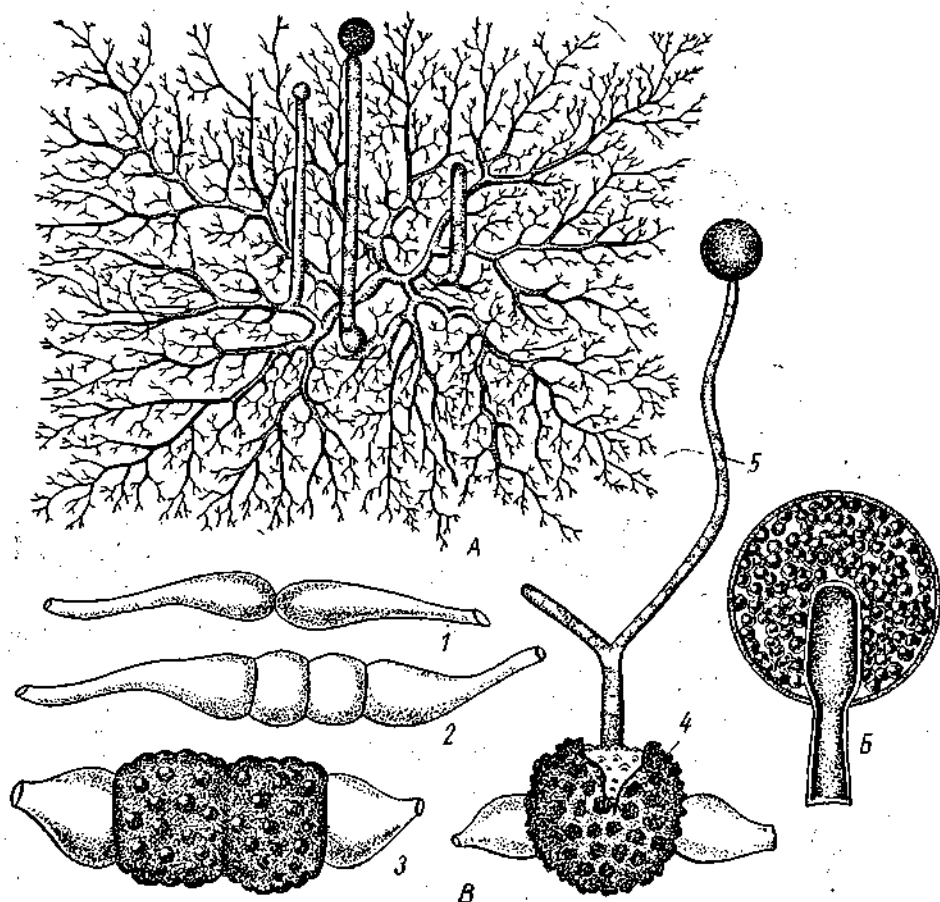


Рис. 106. Мукор (*Mucor mucedo*). А — мицелий гриба и развитие спорангиев; Б — зрелый спорангий; В — отдельные моменты образования зиготы;

1—3 — половой процесс и развитие зиготы, 4 — зигота, 5 — прорастание зиготы

нечленистый, сильно расчлененный многоядерный мицелий, распространяющий свои гифы как в субстрате, так и на его поверхности (рис. 106).

На белой плесени даже невооруженным глазом можно увидеть небольшие черные шарики — органы бесполого спороношения. От мицелия вверх приподнимаются спорангиеносцы, которые вздуваются на конце в шаровидные спорангии, содержащие большое количество спор. От спорангиеносца спорангии отделяются перегородкой, которая выпячивается внутри него, образуя колонку. Многоядерное содержимое спорангия распадается на споры, одетые оболочкой. После разрыва оболочки спорангия споры освобождаются и разносятся ветром, после чего прорастают при благоприятных условиях. Характерно поло-

вое воспроизведение. Две гифы от разных мицелиев (плюс- и минус-мицелии) приходят в соприкосновение друг с другом. Каждая на своем конце при помощи перегородки отделяет многоядерную клетку. В месте соприкосновения оболочка расслизывается и протопласты выростов попарно сливаются. Образовавшаяся клетка покрывается толстой шиповатой оболочкой и превращается в зиготу, которая после некоторого периода покоя прорастает. При прорастании зиготы возникает спорангий, в котором в результате редукционного деления формируются споры. Из спор, в свою очередь, вырастает гаплоидный мицелий. Мукор может также размножаться путем образования оидий и хламидоспор. Мукор ветвистый (*Mucor racemosus*), отличающийся ветвистыми спорангиями, вызывает алкогольное брожение сахаристых жидкостей, почему и носит название «мукоровые дрожжи».

КЛАСС АСКОМИЦЕТЫ, ИЛИ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ (ASCOMYCETES)

Аскомицеты полностью приспособлены к жизни вне воды. Они сходны с зигомикетами по форме полового процесса и по развитию сумки прямо из зиготы. Эволюция аскомицетов шла в направлении увеличения числа сумок и развития плодового тела, а также приспособления к рассеиванию спор.

Сумчатые грибы относятся к высшим грибам, их мицелий многоклеточный (членистый), а клетки чаще всего многоядерные. Свое название эти грибы получили от способа образования спор внутри особых клеток — аск, или сумок. Формированию сумок предшествует половой процесс. Класс аскомицетов насчитывает более 20 тыс. видов, среди которых большое количество злостных паразитов культурных растений. Размножаются аскомицеты спорами различного происхождения. При бесполом размножении экзогенные споры — конидии свободно отчлениваются на концах гиф или от особых конидиеносцев. Половое спороношение является следствием полового процесса, который у аскомицетов имеет различное выражение. У многих образуются половые органы — антеридии и оогонии, у других наблюдается редукция полового процесса: половые органы не формируются, а сливается содержимое двух рядом расположенных клеток одного мицелия. У простейших представителей аскомицетов после слияния двух клеток мицелия

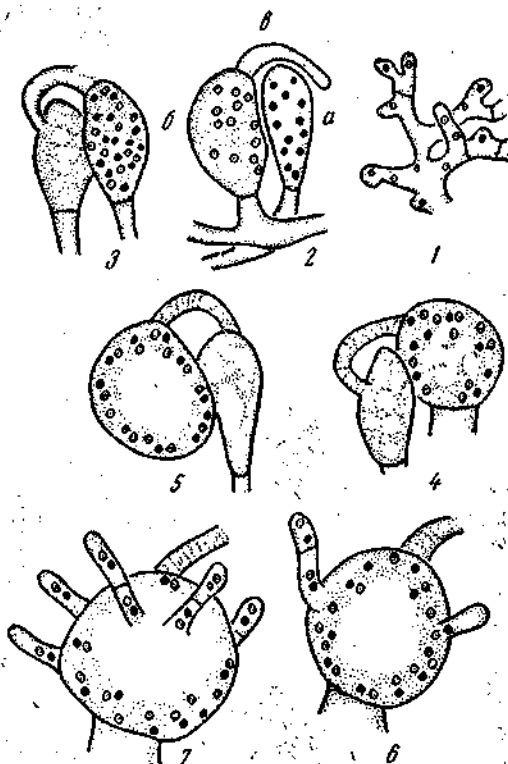


Рис. 107. Развитие сумчатого гриба пиронемы (*Pyronema confluens*):

1 — мицелий, 2 — половые органы, 3, 4 — срастание трихогины с антеридием и переход мужского многоядерного протопласта в аскогон, 5 — образование дикарионов в аскогоне и отмирание антеридия, 6 — начало роста аскогенных гиф, 7 — дальнейший рост аскогенных гиф с дикарионами, 8 — антеридий, б — аскогон архикарпа, в — трихогина

зигота превращается в сумку. У большинства же из зиготы путем разрастания образуется много сумок. Подробнее половой процесс можно проследить на примере пиромы (*Pyronema confluens*) (рис. 107).

На мицелии группами появляются половые органы. Женский орган называется архикарпом, состоит из нижней расширенной части — аскогона и верхней трубчатой — трихогигии. Антеридии цилиндрической формы развиваются рядом с архикарпами. При соприкосновении их между собой трихогигия вырастает в антеридий, который переливает свое содержимое в аскогон. Полного слияния не происходит, сливается только цитоплазма, а ядра попарно сближаются, образуя дикарионы. После этого аскогон начинает прорастать и формирует аскогенные гифы. В это время делятся ядра, увеличивая число дикарионов, направляющихся во все окончания ветвящихся гиф. После некоторых изменений дифференцируются двухъядерные клетки, в которых, наконец, сливаются ядра. Клетка превращается в аск, или сумку. Слившееся ядро делится сначала редукционно, затем два раза митотически, в результате чего в сумке образуется восемь гаплоидных ядер. После деления у каждого ядра обособляется участок цитоплазмы, покрывающийся оболочкой. В каждой сумке формируется восемь аскоспор. Таким образом, один оплодотворенный карпогон после разрастания развивает большое число сумок. Одновременно с образованием аскогенных гиф, содержащих дикарионы, растут и вегетативные гаплоидные гифы. Возникает плотное сплетение гиф, в котором сконцентрированы аскогенные гифы и сумки со спорами, получившее название плодового тела. Верхний слой, в котором размещены сумки, называется гимением. Споры из сумок освобождаются или пассивно — после разрушения оболочки, или активно — путем выбрасывания спор из сумок в результате высокого осмотического давления, разрывающего верхушку сумки. Строение плодового тела и сумок имеет большое значение для классификации сумчатых грибов. Для них характерны три основных типа плодовых тел: клейстокарпий — плодовое тело закрыто, сумки внутри и освобождаются после разрыва оболочки плодового тела; перитеций — полузамкнутое плодовое тело с узким отверстием наверху; апотеций — открытое блюдцевидное плодовое тело, у которого гимениальный слой с сумками располагается сверху, открыто.

Класс аскомицеты делится на два подкласса: голосумчатые (*Gymnoasci*) — плодовых тел нет, сумки развиваются на мицелии; плодосумчатые (*Carpogasci*), развивающие плодовые тела.

ПОДКЛАСС ГОЛОСУМЧАТЫЕ (*Gymnoasci*)

Голосумчатые содержат два порядка. Очень важны представители порядка первично сумчатых (*Protascales*), из которых наибольшее значение имеют дрожжевые грибы (рис. 108). У большинства их мицелий легко распадается на отдельные одноядерные клетки. Размножаются клетки почкованием. Кроме вегетативного способа, они могут размножаться также аскоспорами. Сумки развиваются после слияния содержимого двух клеток, в результате чего зигота превращается в сумку с восемью спорами. Часто сумки формируются без полового процесса из клетки путем двукратного деления протопласта с образованием четы-

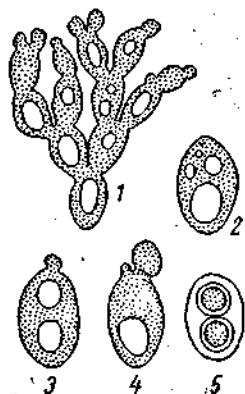


Рис. 108. Дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*):

1 — почкующиеся дрожжи, 2, 3, 4 — почкование отдельной клетки, 5 — образование сумкоспор

реж спор. Дрожжевые грибы имеют большое практическое значение и широко используются в народном хозяйстве. Развиваясь как сапрофиты на сахаристых средах, они вызывают алкогольное брожение. При этом сахар разлагается на этиловый спирт и углекислый газ. В пивоварении, винокурении и хлебопечении используются пивные или хлебные дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*). При хлебопечении крахмал переходит в сахар, который сбраживается дрожжами с выделением углекислого газа, поднимающего тесто. В виноделии используют винные дрожжи (*S. ellipsoideus*). Предел крепости натурального виноградного вина — 14% спирта. Спирты более высокой дозы отравляют дрожжи и брожение прекращается.

ПОДКЛАСС ПЛОДСУМЧАТЫЕ (CARPOASCI)

Плодосумчатые грибы включают 6 порядков, из которых мы рассмотрим плектасковые (Plectascales), периспориевые (Perisporiales), пиреномицеты (Pyrenomycetales) и дискомицеты (Discomycetales).

Порядок плектасковые (Plectascales)

Виды порядка известны как почвенные грибы и как плесени. Из плесеней широко распространены пеницилл (*Penicillium*) и аспергилл (*Aspergillus*). Они поселяются на сочных плодах и различных пищевых

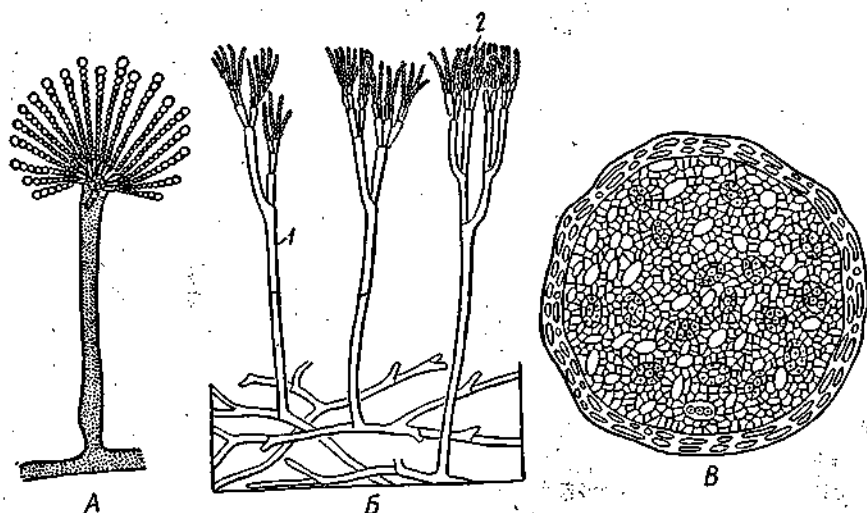


Рис. 109. Сумчатые грибы. А — аспергилл (*Aspergillus*); Б — пеницилл (*Penicillium*); В — разрез клейстокарпия;
1 — конидиеносец, 2 — конидии

продуктах, оказываясь причиной их порчи. Членистый мицелий их проникает внутрь субстрата или располагается на поверхности в виде войлочных пятен (рис. 109). Бесполое размножение происходит конидиями. На мицелии пеницилла вырастают многоклеточные ветвящиеся конидиеносцы, конечные клетки которых отшнуровывают конидии. У аспергилла одиночный конидиеносец шаровидно вздут на верхнем конце, и цепочки конидий на нем располагаются веерообразно.

При половом размножении на мицелиях указанных грибов развиваются женские и мужские половые органы. Сумчатое спороношение развивается на мицелии у самого субстрата в виде замкнутых клейстокарпиев — шариков меньше 1 мм в диаметре, внутри которых беспоря-

дочно располагаются округлые сумки. Некоторые виды пеницилла используются для получения антибиотика пенициллина, широко применяемого при лечении инфекционных заболеваний.

Порядок периспориевые (Perisporiales)

К порядку относятся грибы из семейства мучнисторосеяных (*Erysiphaceae*), паразитирующие на листьях, стеблях, соцветиях и плодах многих растений, вызывая болезнь под названием мучнистой росы (рис. 110). Мицелий в виде белой паутины стелется по поверхности поврежденного органа, внедряя свои присоски в клетки эпидермиса. Размножаются главным образом конидиями, которые развиваются целыми цепочками на коротких неразветвленных конидиеносцах. Разносясь ветром, конидии попадают на другие растения, вызывая новые заражения. Значительная часть конидий опадает на месте, образуя характерный мучнистый налет. Существует и половое спороношение. Антеридии и оогонии (аскогов) форми-

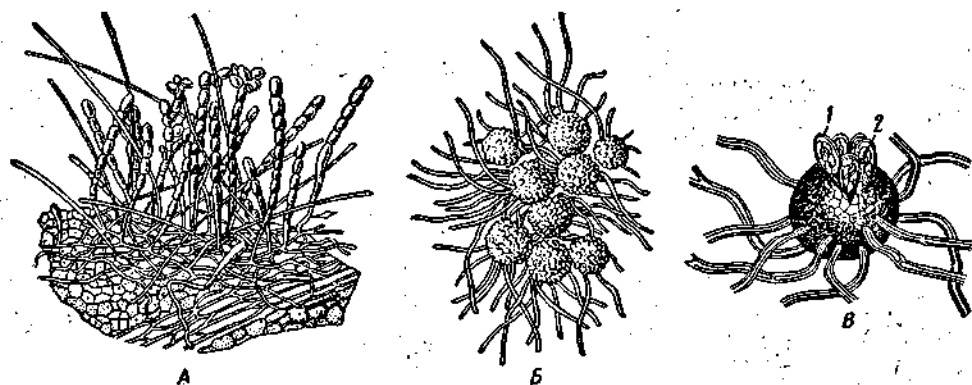


Рис. 110. Мучнистая роса. А — цепочки конидий и мицелий на поверхности листа; Б — клейстокарпии; В — прорастание клейстокарпии
1 — сумма, 2 — сумкоспоры

руются на гифах мицелия. После оплодотворения появляются клейстокарпии в виде заметных черных шариков, содержащих одну или несколько сумок, расположенных пучком. Клейстокарпии снабжены характерными придатками различной формы. Клейстокарпии опадают и зимуют, а весной из сумок освобождаются аскоспоры, которые поражают новые молодые растения. Мучнисторосеяные грибы широко распространены и приносят значительный вред. Из наиболее важных грибов следует отметить сферотеку (*Sphaerotheca mors uvae*), паразитирующую на крыжовнике. Другие мучнисторосеяные грибы поражают листья дуба и многие другие древесные растения, а также злаки, виноград.

Одним из наиболее распространенных паразитов на культурных и диких злаках является мучнистая роса злаков (*Erysiphe graminis*). Несмотря на внешнее сходство, гриб узкоспециализирован и каждая из его форм поражает определенный злак. Источником заражения служат опавшие осенью листья с клейстокарпиями. На озимой пшенице проросшие аскоспоры образуют зимующую грибницу, имеющую вид плотных бурых подушек, располагающихся на нижних листьях. Весной паразит продолжает развиваться на озимых, а затем заражает конидиями яровую пшеницу.

Порядок пиреномицеты (Pyrenomycetales)

Крупный порядок, объединяющий более 10 тыс. видов, среди которых известны и паразиты, и сапрофиты. Для пиреномицетов характерно строение плодового тела — перитеция. Он представляет собой полое тело округлой формы с небольшим отверстием наверху. Рассмотрим

широкоизвестный паразит злаков — спорынья (*Claviceps purpurea*). В конце лета на пораженных колосьях ржи можно наблюдать длинные, слегка изогнутые темно-фиолетовые рожки, называемые склероциями (рис. 111). Это затвердевшее тело гриба, состоящее из плотного сплетения гиф, приспособленных к перезимовке.

Весной на склероциях развиваются несколько красных головок на длинных ножках, которые представляют собой стромы гриба; в них на периферии развиваются перитеции. До возникновения перитециев в головках на гифах образуются половые органы (аскогон и антеридий), происходит оплодотворение, а затем формирование перитециев. В каждой сумке появляется восемь игловидных спор. По мере созревания, что совпадает с началом цветения ржи, споры высвобождаются из сумок и разносятся ветром на цветки злака, где вырастающий из них мицелий проникает в завязь, разрывает ее стенки и развивает на конидиеносцах

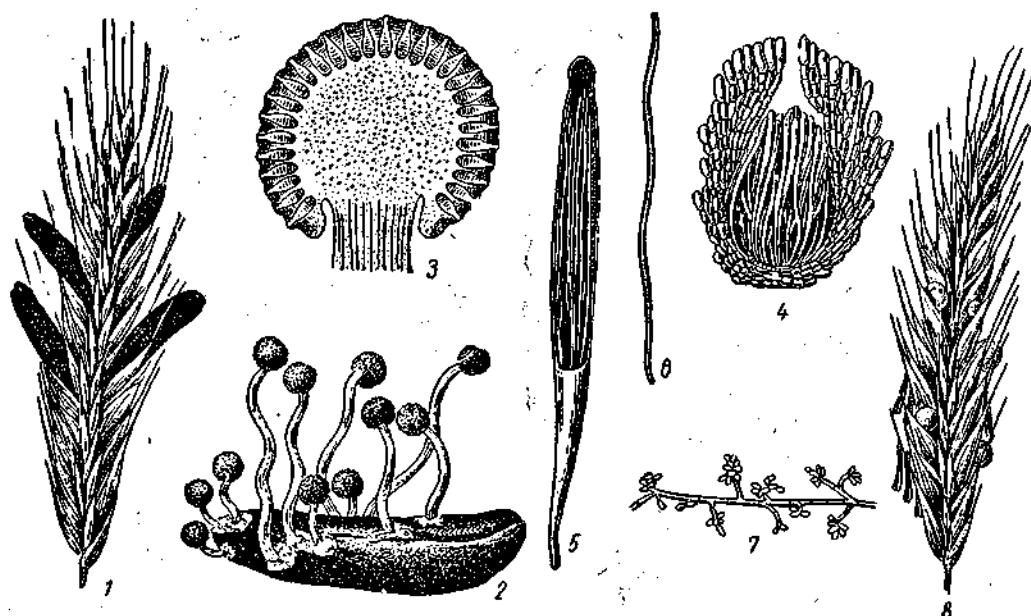


Рис. 111. Спорынья (*Claviceps purpurea*):

1 — колос ржи со склероциями, 2 — проросший склероций с плодовыми телами, 3 — продольный разрез через головку плодового тела, 4 — перитеций с сумками, 5 — сумка с восемью игловидными спорами, 6 — сумкоспора, 7 — конидиальное оплодотворение, 8 — медвяная роса на цветущем колосе

множество конидий. Мицелии в это время выделяют сахаристую жидкость (медвяную росу), привлекающую насекомых, которые разносят конидии и заражают новые растения. К концу лета гифы плотно сплетаются, уплотняются и образуют на месте завязи склероций.

Склероции спорыньи содержат ядовитое вещество эрготин, вызывающее судорожное сокращение мышц.

Порядок дискомицеты (Discomycetales)

Обширный порядок, включающий до 4000 видов, среди которых имеются паразиты и сапрофиты. Виды этого порядка в отличие от других аскомицетов характеризуются открытыми плодовыми телами блюдцевидной формы, называемыми апотециями. На верхней вогнутой стороне апотеция расположен гимениальный слой, состоящий из цилиндрических сумок, окруженных бесплодными нитями — парфизамами.

Из сапрофитных грибов, встречающихся на почве, можно указать на пиронему, половой процесс которой описан на стр. 178, и пецицу (*Peziza*).

Склеротиния (*Sclerotinia*) паразитирует на плодах яблони и сливы, вызывая плодовую гниль. Заражаются молодые плоды с поврежденной кожицей. Мицелий гриба, проникнув внутрь плода, распространяется в его мякоти, которая буреет и отмирает. На поверхности зараженного плода мицелий гриба образует в виде подушечек сплетения ветвящихся конидиеносцев с цепочками крупных овальных конидий, разносимых ветром и насекомыми. Пораженные плоды сохнут и сморщиваются, опадая или зимую на дереве. Мицелий гриба переплетается и, уплотняясь, превращается в склероций, сохраняющий свою жизнедеятельность. Весной на склероции развиваются новые конидии, заражающие молодые плоды. Иногда после зимовки склероции развивают особые апотеции на длинных ножках.

К дискомицетам относятся также распространенные в лесах некоторые съедобные грибы. Это почвенные сапрофиты, сморчки и строчки (*Morchella*, *Helvella*). Плодовое тело их похоже на шляпочный гриб, но отличается от него тем, что их полый пенек переходит непосредственно в шляпку, волосистая поверхность которой покрыта гимением, содержащим сумки с парафизами.

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ (BASIDIOMYCETES)

Базидиальные грибы, как и сумчатые, относятся к высшим грибам и также выводятся из зигомицетов. Однако они значительно уклонились в сторону, и связи здесь менее ясны. Происходит полная утрата половых органов, апогамическое слияние клеток и развитие диплоидного мицелия.

Базидиальные грибы имеют членистый мицелий. Класс насчитывает более 20 тыс. видов, среди которых много съедобных и большое количество паразитов, приносящих огромный вред сельскому хозяйству.

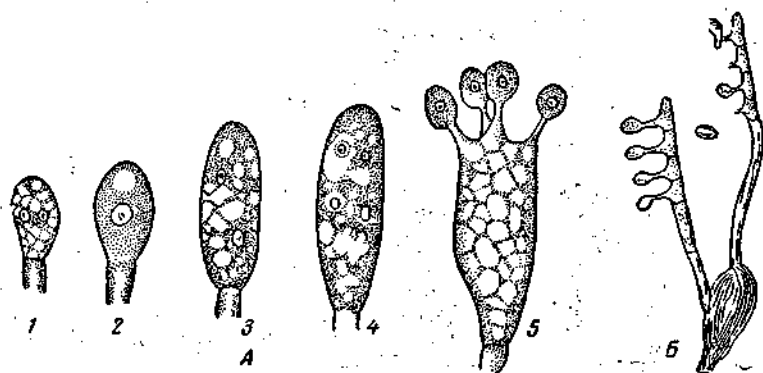


Рис. 112. Базидии. А — холобазидия и ее развитие; Б — фрагмобазидия:

— дикарион, 2 — слияние ядер, 3 — первое редукционное деление, 4 — второе деление, 5 — холобазидия с четырьмя базидиоспорами

Свое название они получили вследствие того, что органом полового спороношения в отличие от сумчатых грибов у них служит не сумка с внутренними аскоспорами, а базидии, образующие наружные базидиоспоры. Цикл развития сумчатых и базидиальных грибов имеет много общего. Базидиоспоры, прорастая, формируют гаплоидные мицелии. На них специальных половых органов не бывает. Однако их мицелии гетероталлические (раздельнополые), хотя и внешне одинаковы. При встрече двух гаплоидных гетероталлических мицелиев две вегетативные клетки соединяются и ядро из одной переходит в другую, образуя дикарион. Путем

многократного деления из двухъядерной клетки развивается диплоидный мицелий, состоящий из дикарионов. Диплоидный мицелий базидиомицетов соответствует аскогенным гифам аскомицетов, но различие заключается в том, что у базидиомицетов диплоидный мицелий растет самостоятельно и является основным в жизненном цикле гриба, в то время как у аскомицетов стадия дикариона (аскогенные гифы) кратковременная. Позднее из двухъядерных клеток образуются базидии, по своей роли аналогичные сумке (рис. 112).

Развитие как базидии, так и сумки начинается с двухъядерной клетки, в которой ядра сливаются, а зигота затем делится с редукцией числа хромосом. При этом клетка разрастается и принимает вид продолговатого мешка, получившего название **б а з и д и и**, на которой формируются экзогенные споры, большей частью в числе четырех. На поверхности базидии появляются четыре тонких выроста, называемые **с т е р и г м а м и**, которые на концах шаровидно вздуваются. В эти шаровидные окончания переходят четыре ядра, полученные после деления зиготы, и таким образом на базидиях возникают экзогенные базидиоспоры. Попадая на почву или на иной субстрат, базидиоспоры прорастают в гетероталлические гаплоидные мицелии. У большинства базидиомицетов базидии одноклеточные и называются **х о л о б а з и д и я м и**.

Есть также грибы, у которых вслед за делением ядра (зиготы) происходит деление клетки базидии, в результате чего получается четырехклеточная базидия, или **ф р а г м о б а з и д и я**, несущая по одной споре на каждой клетке. Одни базидиомицеты развивают базидии прямо на мицелии, у большинства же образуются плодовые тела в виде шляпки с ножкой, копытообразных наростов, пленки и пр. В отличие от аскомицетов последние образуют сплетения гиф только диплоидного мицелия.

Соответственно двум типам базидий класс базидиомицетов делится на два подкласса: холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetes*) — базидии одноклеточные, у большинства образуется плодовое тело; фрагмобазидиомицеты (*Phragmobasidiomycetes*) — базидии большей частью из четырех клеток.

ПОДКЛАСС ХОЛОБАЗИДИОМИЦЕТЫ (HOLOBASIDIOMYCETES)

К холобазидиомицетам относятся несколько порядков, из которых рассмотрим два: порядок гименомицеты (*Hymenomycetales*) и порядок гастеромицеты (*Gasteromycetales*).

Порядок гименомицеты (*Hymenomycetales*)

Этот порядок наиболее крупный и содержит до 12 тыс. видов, развивающихся как сапрофиты в почве и на различных растительных остатках. У простейших представителей этого порядка плодовые тела слабо развиты и имеют вид пленочки или корочки, на верхней стороне которых в гимениальном слое расположены базидии. Большинство же видов образует крупные плодовые тела, в них на нижней или внутренней поверхности формируется плотная основа из сплетения гиф, называемая гименофором, на котором расположен гимений, состоящий из базидий и чередующихся с ними бесплодных нитей — **п а р а ф и з**. Общая поверхность гименофора увеличивается за счет различных выростов, трубочек или пластинок. По форме гименофора порядок гименомицеты делится на семейства трутовиковые и пластинниковые.

Сем. трутовиковые (*Polypogaseae*). У представителей семейства плодовое тело с трубчатым гименофором. Базидиоспоры после созревания выбрасываются в полость трубочки, а затем выпадают оттуда вниз, рассеиваясь ветром. Плодовое тело однолетнее или многолетнее в виде копы-

та или раковины, или шляпки с ножкой. Мицелий этих видов развивается в живой или мертвой древесине, а также на лесных почвах, вынося плодовое тело на поверхность. Примером гриба с просто устроенным плодовым телом в виде прижатой к субстрату пластинки с поверхностным гимением может служить домовый гриб (*Merulius lacrymans*) — разрушитель древесины. Гриб встречается на деревянных частях построек, приводя их в негодность. Настоящие трутовики (*Fomes*) — многолетники с деревянистым копытообразным плодовым телом. На верхней стороне плодового тела гриб образует множество конидий. Они распространены в лесу, где поселяются на стволах деревьев многих лиственных и хвойных пород (рис. 113). Развиваясь как паразиты и проникая в древесину, они очень быстро ее разрушают. На отмершем стволе они продолжают существовать как сапрофиты. Трутовики ежегодно заражают другие



Рис. 113. Трутовик (*Polyporus*) на стволе дерева

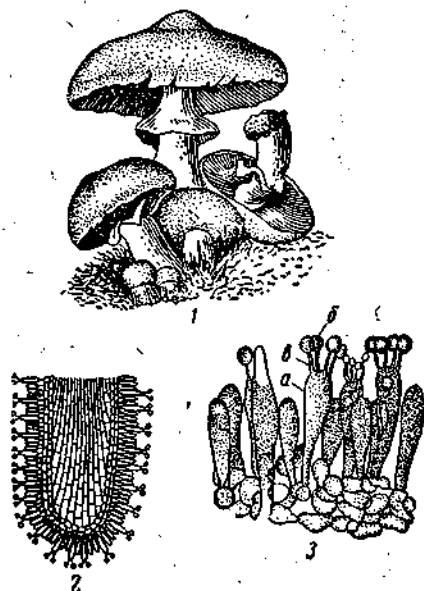


Рис. 114. Шампиньон (*Psalliota campestris*) — базидиальный пластинчатый гриб:

1 — внешний вид гриба, 2 — поперечный разрез через пластинку, 3 — край пластинки (сильно увеличенный); а — базидия, б — базидиоспоры, в — стеригма

деревья, подвергая их гибели. Вред, причиняемый этими грибами, колоссален, иногда степень повреждения деревьев достигает 30%, у некоторых пород — 90%. К семейству трутовиковых принадлежат также грибы с однолетним мясистым плодовым телом, состоящим из ножки и шляпки. Трубчатый гименофор развивается на нижней стороне шляпки. Их мицелий находится в земле и образует микоризу. К ним относятся важнейшие съедобные грибы: белый гриб (*Boletus edulis*), подберезовик (*B. scaber*), подосиновик (*B. versipellis*) и др.

Сем. пластинниковые (Agaricaceae). Большое семейство, насчитывающее около 7000 видов, главным образом почвенные сапрофиты. Отличается от трутовиковых пластинчатым гименофором. Плодовое тело мясистое, с центральным пеньком и шляпкой, на нижней стороне которой расположены радиально расходящиеся пластинки гименофора с гимением. Базидиоспоры выпадают в промежутки между пластинками. На первых стадиях развития шляпка гриба краями прижата к пеньку и прикрыта особым покрывалом. Позже растущая шляпка разрывает

покрывало, обнажая гименофор, после чего базидии начинают отчленять базидиоспоры. Типичными представителями являются шампиньон *Psalliota campestris* (рис. 114), груздь (*Lactarius resimus*), рыжик (*Lactarius deliciosus*), опенок (*Armillaria mellea*). Последний разрушает древесину как и трутовик, и, вместе с тем, съедобен. Встречаются ядовитые грибы: красный мухомор (*Amanita muscaria*), бледная поганка (*Amanita phalloides*).

Многие шляпочные грибы вступают в симбиоз с древесными породами, образуя микоризу: масленок — с сосной, подберезовик — с березой и т. д.

Порядок гастеромицеты (*Gasteromycetales*)

Сапрофитные грибы, развивающие мицелий в перегнойной лесной и луговой почвах. Для гастеромицетов характерны замкнутые плодовые тела, внутри которых развивается гимений и отчленяются базидиоспоры. Плодовые тела чаще шаровидные, состоят из толстого плотного покрова и белой рыхлой массы внутри, разделенной на многочисленные камеры, в которых находятся базидии. Базидиоспоры освобождаются после разрушения и разрыва наружной оболочки плодового тела. Примером гастеромицетов служит широко распространенный дождевик (*Lycoperdon*), съедобный в молодом состоянии.

ПОДКЛАСС ФРАГМОБАЗИДИОМИЦЕТЫ (*PHRAGMOBASIDIOMYCETES*)

Для фрагмобазидиомицетов характерны базидии, состоящие чаще всего из четырех клеток, несущих по одной базидиоспоре.

Порядок головневые (*Ustilaginales*)

Головневых грибов около 900 видов, широко распространенных во всех частях света. Все они паразитируют на высших растениях, вызывая заболевание, известное под названием головни (рис. 115). Особенно большой вред наносят головневые грибы хлебным злакам. Различные виды грибов приспособлены к паразитизму на определенных видах растений, поэтому их называют головней пшеницы, головней проса и т. д. Чаще всего злаковые растения заражаются при прорастании зерна в почве. Споры гриба попадают на семена при молотье или других сельскохозяйственных работах. При посеве таких семян споры прорастают одновременно с ними, и мицелий проникает в почку проростка, не вызывая внешних изменений молодого растения. К времени цветения злака мицелий гриба достигает соцветия и разрушает его ткани. К этому моменту грибок сильно разрастается и затем делит гифы частыми перегородками. Оболочки новых клеток ослизняются, а их содержимое покрывается темными, часто шиповатыми и сетчатыми оболочками. Таким образом, мицелий распадается на споры, которые по способу образования являются хламидоспорами, называемыми в данном случае головневыми спорами. Разрушенные соцветия с огромным количеством черных головневых спор кажутся обугленными; отсюда и произошло название головни. К указанному типу развития относятся: головня проса, овса, твердая головня пшеницы и многие другие.

Существуют и другие типы заражения. Так, например, пыльной головней пшеницы и ячменя растения заражаются во время цветения. Головневые споры, разносимые ветром, заражают завязь цветка, которая, не погибая, развивает семена, содержащие мицелий гриба. Прорастая

на следующий год, то же зерно развивает головневые растения. Грибница пронизывает все растение и, разрастаясь в тканях колоса, разрушает их. К цветению мицелий распадается на головневые споры, которые заражают цветущие здоровые растения.

Наконец, некоторые виды головни, как, например, пузырчатая головня кукурузы, поражают молодые ткани растения в течение вегетационного периода. Мицелий вызывает местное разрастание зараженных тканей, образуя опухоли размером в кулак и больше. Позже мицелий распадается на головневые споры. При формировании головневые опоры (хламидоспоры) двуждерны, затем оба ядра сливаются. При прорастании диплоидное ядро делится два раза, образуя четыре гаплоидных ядра, переходящих в базидию, которая делится на клетки, превращаясь в фрагмобазидию с базидиоспорами. Имеются также представители с недоразвитыми базидиями. Находясь на базидиях, базидиоспоры могут почковаться, особенно после опадения базидиев, в почве, в навозной жиже и т. д. Почкующиеся клетки, как и базидиоспоры, гаплоидны и гетероталличны (плюс и минус).



Рис. 115. Головневые грибы:

1 — пыльная головня пшеницы (*Ustilago tritici*), 2 — пузырчатая головня кукурузы (*Ustilago zeae*), 3 — твердая головня пшеницы (*Tilletia tritici*), 4 — споры пыльной головни и их прорастание

Половой процесс головневых состоит из копуляции двух базидиоспор или отпочковавшихся от них клеток, когда они приходят в соприкосновение. Содержимое одной споры переходит в другую, но ядра не сливаются, образуя дикарион. Из двухъядерной клетки в результате последующих делений развивается диплоидный двухъядерный мицелий, который является паразитом и заражает растения. Из диплоидного мицелия позже развиваются головневые споры.

Важнейшими представителями головневых грибов — злостных вредителей зерновых культур являются: пыльная головня овса (*Ustilago avenae*), пыльная головня пшеницы (*Ustilago tritici*), пыльная головня ячменя (*Ustilago nuda*), головня проса (*Ustilago panici millacei*), пузырчатая головня кукурузы (*Ustilago zeae*), стеблевая головня ржи (*Uro-*

cystis occulta), твердая, или вонючая, головня пшеницы (*Tilletia tritici*). Борьба с вредителями сводится в основном к протравливанию посевного материала.

Порядок ржавчинные (Uredinales)

Порядок содержит несколько тысяч видов грибов, являющихся злостными паразитами различных растений и вызывающих болезнь, называемую ржавчиной (рис. 116). Ржавчина обладает сложным циклом развития: имеет несколько типов мицелия, различные формы спороношения, многие из которых для своего размножения нуждаются в смене растений-хозяев.

Для рассмотрения общего цикла развития ржавчинных грибов в качестве примера возьмем широкораспространенную на культурных и диких злаках линейную ржавчину (*Puccinia graminis*). Полный цикл развития она проходит на двух различных растениях. Весной на моло-

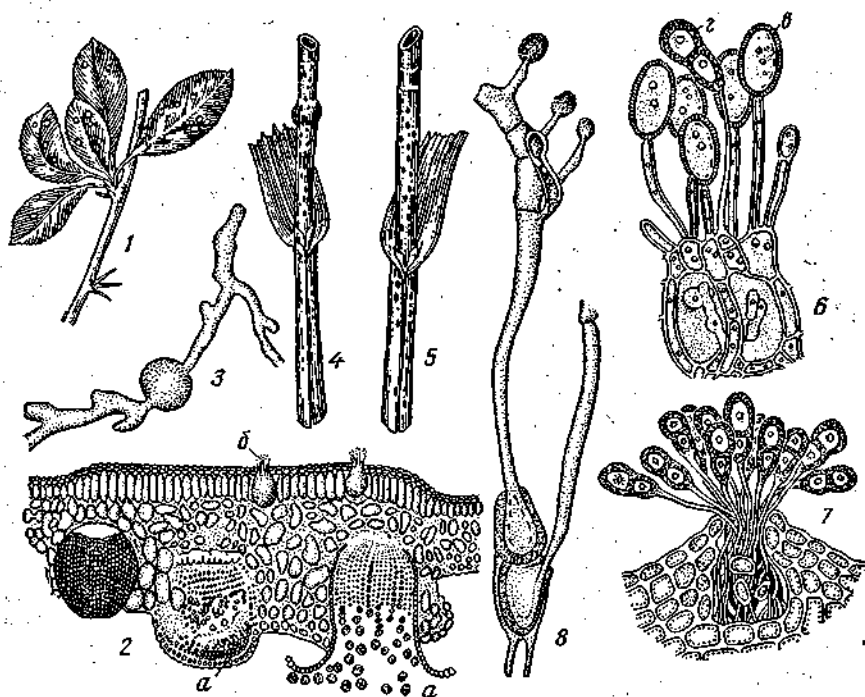


Рис. 116. Линейная ржавчина злаков (*Puccinia graminis*):

1 — листья барбариса, пораженные ржавчиной, 2 — поперечный разрез листа барбариса: эпидермис (а) на нижней стороне, пикниды на верхней (б), 3 — прорастающие эцидиоспоры, 4 — ржавые «подушечки» с уредоспорами на стебле и влагалище листа злаков, 5 — черные «подушечки» с телетоспорами, 6 — кучка уредоспор (е) и одна телетоспора (з), 7 — кучка телетоспор, 8 — прорастание телетоспор и образование базидиоспор

дых листьях барбариса (*Berberis vulgaris*) можно видеть поражения в виде оранжевых пятен. Одноядерный (гаплоидный) мицелий гриба распространен по межклетникам мезофилла листа, причем присоски внедряются в клетки. Мицелий развивает два вида спороношения: ближе к верхней стороне листа — пикниды, или спермогонии, а ближе к нижней стороне — эцидии. Те и другие формируются в межклетниках из сплетения гиф, образуя округлые или кувшинообразные полые тела, в полости которых вырастают короткие спороносцы, отчленяющие споры. Спермогонии, разрастаясь, разрывают эпидермис листа, спороносцы

отчлениют очень мелкие одноядерные конидии, называемые пикноспорами, или спермациями, которые вместе с сахаристой жидкостью выступают наружу и разносятся насекомыми. Однако заражать новые растения они не могут. Эцидии начинают развиваться аналогично спермогониям на нижней стороне листа. Они формируются из сплетения гиф двух разнозначных мицелиев или при перенесении насекомыми пикноспоры мицелия с одного злака на мицелий другого злака. Из одноклеточного мицелия в результате соединения двух соседних одноядерных клеток, принадлежащих двум разнозначным мицелиям (плюс и минус), возникает слой двухъядерных цилиндрических клеток, отшнуровывающих цепочки двухъядерных эцидиоспор. Снаружи эцидии покрыты слоем толстостенных клеток — перидием.

После разрыва эпидермиса листа лопаются перидий, и эцидиоспоры выпадают наружу, разносясь ветром. Попадая на лист или стебель злака, эцидиоспоры развивают в межклетниках диплоидный (из двухъядерных клеток) мицелий. На этом мицелии под эпидермисом возникает на множестве ножек кучка спор, называемых летними, или уредоспорами. После разрыва эпидермиса двухъядерные уредоспоры высыпаются и переносятся ветром на здоровые растения или на незараженные места того же растения. Прорастая, они снова образуют уредоспоры, которые, распространяясь, вновь заражают растения. Линейная ржавчина получила свое название от того, что уредоспоры окраской напоминают ржавчину и располагаются линиями вдоль органа. К осени на том же мицелии появляются зимние двухклеточные споры — телейтоспоры, покрытые толстой, почти черного цвета оболочкой. Они также сидят на ножках и содержат в своих клетках по два ядра. Споры приспособлены к перезимовке и прорастают только весной. При этом дикарионы ядер каждой клетки споры сливаются, и диплоидные ядра переходят в две развивающиеся ростовые трубочки, где претерпевают редукционное деление. При этом делятся и сами трубочки, образуя четырехклеточные фрагмобазидии, несущие на каждой клетке по одной гаплоидной базидиоспоре. Базидиоспоры переносятся ветром и продолжают свое развитие на ветвях и листьях барбариса, прорастая в гаплоидный (из одноядерных клеток) мицелий.

Таким образом, оба мицелия паразитные и развиваются на различных растениях: гаплоидный — на барбарисе, диплоидный — на злаке. Наряду с видами, проходящими цикл развития на разных хозяевах, известно немало видов, проходящих полный цикл развития на одном растении, например ржавчина подсолнечника (*Puccinia helianthi*). Ржавчинные грибы приносят огромный вред сельскому хозяйству.

НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ (FUNGI IMPERFECTI)

Огромная группа высших грибов с многоклеточным мицелием, насчитывающая 25 тыс. видов, размножающихся только конидиями. Половое спороношение (сумчатое и базидиальное) не обнаружено. Эта группа недостаточно изучена. Несовершенные грибы чрезвычайно распространены в природе: они живут как сапрофиты и как паразиты, причем многие из них — возбудители серьезных болезней высших растений. К ним относятся такие распространенные заболевания, как антракноз (антракноз фасоли, винограда, смородины), парша клубней картофеля, фузариоз (фузариозы злаков, льна, хлопчатника), пятнистость на листьях и стеблях. Многие несовершенные грибы (актиномицеты) живут в почве, где играют большую роль в круговороте веществ, разлагая растительные остатки. Некоторые несовершенные грибы продуцируют антибиотики, используемые в медицине.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ (LICHENES)

Лишайники — большая группа низших растений, тело которых состоит из гриба и водоросли. Известны лишайники, в состав тела которых входит еще и азотобактер. Насчитывается более 16 тыс. видов, широко распространенных в природе, растущих на почве, коре деревьев, камнях и других субстратах. Как одна из форм симбиоза лишайники не могут

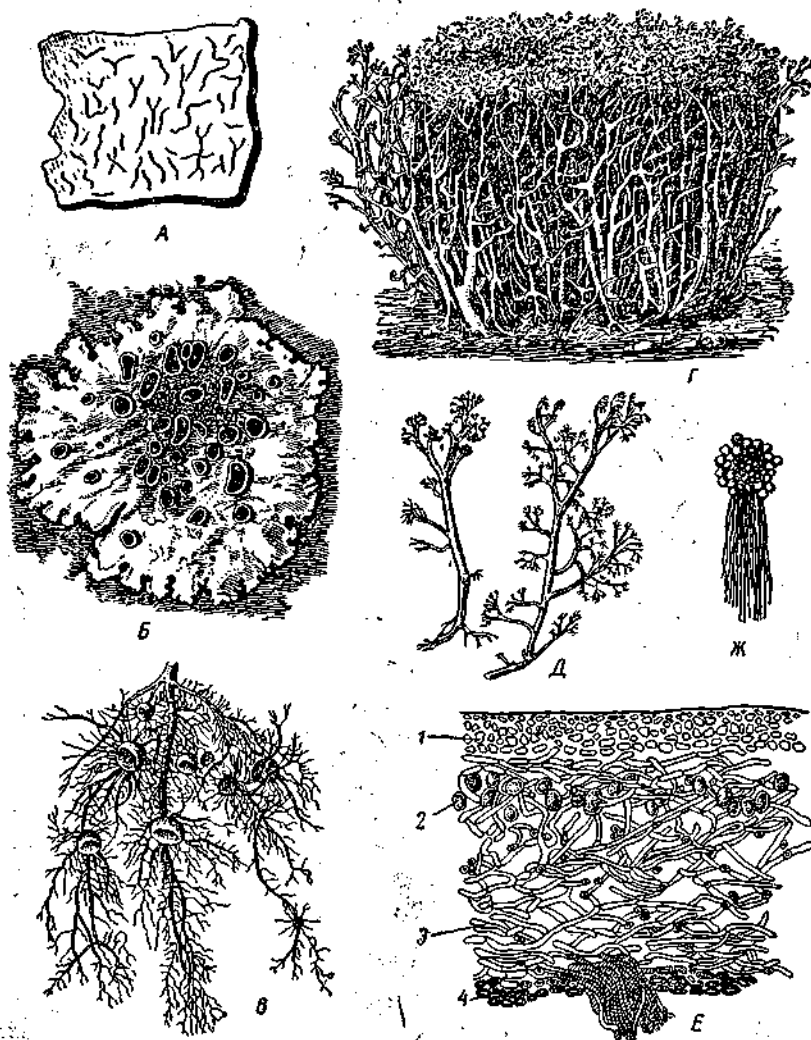


Рис. 117. Лишайники (Lichenes). А — письменный лишайник на камне (*Graphis scripta*); В — листоватый лишайник — пармелия (*Parmelia*); В — бородачатый лишайник (*Usnea barbata*); Г — олений лишайник — ягель (*Cladonia rangiferina*); Д — отдельные талломы ягеля; Е — разрез таллома пармелии; Ж — соредии
1 — верхний корковый слой, 2 — гонициальный слой, 3 — сердцевинный слой, 4 — нижний корковый слой

рассматриваться в качестве самостоятельной по своему происхождению группы. В системе растительного мира она стоит особо и прошла свою собственную эволюцию (рис. 117). В состав тела лишайника из грибов входят сумчатые и редко базидиальные, а из водорослей — зеленые и синезеленые. Грибы обеспечивают организм водой с растворенными в

ней минеральными веществами, водоросль — углеводами, а азотобактер — связанным азотом. Однако полезное сожительство нередко выявляет элемент паразитизма гриба на водоросли, способного в определенные периоды развития питаться за счет водорослей.

По форме слоевища лишайники бывают накипными, листоватыми и кустистыми. У накипных, или корковых, лишайников окрашенное слоевище в виде корочки, плотно приросшей к субстрату. Листоватые лишайники имеют вид листовидных пластинок, прикрепленных к субстрату нижней поверхностью при помощи ризоидоподобных грибных гиф. У кустистых лишайников слоевище в виде ветвистых «стебельков», поднимающихся в виде кустиков, соединенных с субстратом только основанием или свисающих с деревьев вниз.

Снаружи лишайники покрыты сухим корковым слоем из тесно сплетенных гиф гриба. Накипные лишайники на нижней стороне таллома коркового слоя не имеют. Внутренняя часть слоевища состоит из рыхлого сплетения гиф и клеток водорослей, называемых гонидиями. По внутреннему строению различают гетеромерные и гомеомерные лишайники. Если водоросли располагаются под коркой, образуя определенный слой (гонидиальный), лишайники называются гетеромерными. Если же клетки водорослей рассеяны по всей внутренней части слоевища, лишайники именуются гомеомерными.

Лишайники вырабатывают полисахарид лихенин, входящий у большинства их в состав клеточных оболочек. На поверхности коркового слоя отлагаются особые нерастворимые в воде лишайниковые кислоты различных цветов, придающие таллосу ту или иную характерную для них окраску. Размножаются лишайники вегетативно — обломками слоевища или особыми соредиями и изидиями.

Соредии образуются внутри слоевища и состоят из одной или нескольких клеток водоросли, оплетенных грибными гифами. После разрыва коркового слоя они выпадают и в виде пыли разносятся ветром. Изидии являются выростами на поверхности слоевища и тоже состоят из гриба и водоросли. Они обламываются и разносятся ветром, прорастая в новый таллом на подходящем субстрате.

Водоросли внутри слоевища лишайника размножаются делением клеток. Гриб способен размножаться самостоятельно и в соответствии с принадлежностью к тому или иному порядку образует плодовые тела — апотеции и перитеции. Споры выпадают наружу и, прорастая, формируют гифы, которые, встретив водоросль, оплетают ее, после чего развивается таллом лишайника. Природа лишайников впервые была установлена русскими ботаниками А. С. Фаминцыным и О. В. Баранецким, которые установили, что при искусственном расторжении симбиоза водоросль способна существовать самостоятельно, гриб же чаще всего погибает. Растут лишайники очень медленно (от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в год). Способность к конкуренции с другими растениями у них незначительная, поэтому они занимают места и субстраты, которые не заселяются другими организмами. Лишайники распространены на голых скалах, на коре деревьев, в пустынях, лесах, тундрах и пр.

Значение лишайников в природе определяется их способностью первыми поселяться на горных породах. Разрушая их, они участвуют в почвообразовательном процессе и создают условия для поселения других растений. Занимая огромные пространства в тундре, лишайники имеют большое значение в качестве корма для северных оленей в зимний период, когда они добывают его из-под снега. Наиболее важным является олений мох (виды *Cladonia*). Некоторые лишайники, как, например, дубовый мох (*Evernia prunastra*), употребляются в парфюмерии, давая ценные эфирные масла. Из некоторых видов (*Roccella*) добывается лакмус. Используют их и в медицине.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ (Cormophyta)

Для всех высших растений в отличие от низших характерно расчленение тела на стебель и листья и наличие стелы. Большинство высших растений имеют также корни. Только обширный отдел мохообразных не имеет корней и стелы. Нет корней и у многих псилофитообразных. Высшие растения называют листостебельными растениями, или *кормофитами*, в противоположность низшим — *слоевцовым*, или *талломным*, растениям. Для всех высших растений, кроме покрытосеменных, характерен многоклеточный сложный женский половой орган — архегоний — вместо одноклеточного оогония низших растений. В эволюционном отношении высшие растения более молодая группа, произошедшая от низших. Предками высших растений были водоросли. Переход от водных условий существования к наземным послужил началом возникновения новых типов растений, приспособленных к сухопутному образу жизни. В процессе исторического развития сложилась разнообразная и богатая флора сухопутных растений, населяющих сушу. Высших растений насчитывается более 300 тыс. видов. Современная классификация делит высшие растения на следующие отделы: мохообразные (Bryopsida), псилофитообразные (Psilopsida), плаунообразные (Lycoporida), клинолистообразные (Sphenopsida), или членистые (Articulatae), папоротникообразные (Pteropsida), голосеменные (Gymnospermae), покрытосеменные, или цветковые (Angiospermae).

ОТДЕЛ МОХООБРАЗНЫЕ (BRYOPSIDA)

Среди высших растений мохообразные наиболее просто устроены. Простейшие мохообразные являются талломными растениями, а у более сложноорганизованных мохообразных тело расчленено на стебель и листья. В отличие от остальных высших растений мохообразные лишены корней и имеют лишь многоклеточные ризоиды. Кроме того, у мхов ясно выражена смена поколений и в цикле развития преобладает половое поколение (гаметофит). Бесполое поколение (спорофит) развито слабо и всегда соединено с половым. Половой процесс осуществляется при помощи половых органов — архегониев (женских) и антеридиев (мужских).

Архегоний — колбовидной формы орган со вздутой нижней частью (брюшко), в которой скрыта яйцеклетка и бесплодная, так называемая брюшная канальцевая клетка. Выше нее, в узком горлышке архегония (шейке), расположены в один ряд шейковые канальцевые клетки. Антеридии — овальные или шарообразные тельца на коротких ножках. Внутри их имеются кубические клетки (спермагенная ткань), каждая из которых образует два подвижных двужгутиковых сперматозоида. Оплодотворение совершается лишь в присутствии воды, необходимой для передвижения сперматозоидов. Вегетативное тело мхов с половыми органами и половыми клетками представляет собой половое поколение, или гаметофит. После оплодотворения возникает зигота, из которой вырастает спорогоний на ножке, имеющий вид коробочки, содержащей споры. В спорангиях споры формируются в результате редукционного деления клеток спорогонной ткани. Каждая клетка дает четыре споры, рассеивающиеся после вскрытия коробочки. Споры, прорастая, образуют протонеум, имеющую подобно водорослям нитчатое строение, из которой развивается половое поколение мха (гаметофит).

Оба поколения правильно чередуются друг с другом: гаметофит (от прорастания споры до появления гамет) сменяется спорофитом (от прорастания зиготы до появления спор). Спорофит тесно связан с гаметофитом и зависит от него. Спорофит имеет в ядрах клеток 2х хромосом, гаметофит — х; редукция совершается при возникновении спор. Мхи

размножаются и вегетативно — подземными побегами и выводковыми почками.

Мхи широко распространены по всему земному шару, встречаясь от тропиков до полярных стран. Они играют существенную роль в растительном покрове, особенно тундры, болот и лесов. Мохообразные произошли от водорослей (зеленых, бурых или красных), имеющих правильную смену поколений, и представляют одну из начальных, но слепую ветвь эволюции, не открывшую путь эволюции высшим растениям, с которыми они связаны только через водоросли. Мохообразные объединяют свыше 30 тыс. видов и разделяются на два класса: печеночники (*Hepaticeae*) и листовые мхи (*Musci*).

КЛАСС ПЕЧЕНОЧНИКИ (HEPATICEAE)

Большинство печеночников — слоевищные (талломные) растения. Их слоевище, являющееся гаметофитом, имеет вид зеленой пластинки, дихотомически разветвленной на широкие лопасти, прижатой к почве. Только у высших представителей класса таллом расчленен на стебель и листья. У всех печеночников таллом отличается дорзовентральным строением: его верхняя сторона всегда построена иначе, чем нижняя. Печеночники делятся на порядки: маршанциевые (*Marchantiales*), антоцеротовые (*Anthocerotales*), юнгерманиевые (*Jungermanniales*). Представители указанных порядков различаются строением спорогония (сидячие или на ножках), способами вскрывания коробочки (зубчиками, створками) и другими признаками.

Печеночники распространены от экватора до полярных стран и особенно многочисленны во влажных тропических и субтропических лесах. Растут они на сырой почве, на коре деревьев, немногие — в воде. Практического значения не имеют.

Характерным представителем печеночных мхов может служить маршанция (*Marchantia polymorpha*). Это небольшое растение, широко распространенное в сырых и тенистых лесах (рис. 118). Таллом ее темно-зеленый, лентовидной формы, до 12 см длины и 2—3 см ширины, стелющийся по земле. Дихотомически ветвясь, таллом образует выемки, где находятся точки роста. К почве он прикрепляется тонкими бесцветными одноклеточными ризоидами. Кроме ризоидов, на нижней стороне таллома развиваются многочисленные брюшные темно-фиолетовые чешуйки, или амфигастрии — зачаточные листья, способные удерживать воду в засушливое время. Таллом имеет дорзовентральное строение. Сверху под эпидермисом в один слой размещены ромбические полости (воздушные камеры), в которых параллельно располагаются короткие ветвистые нити, состоящие из хлорофиллоносных клеток (ассимиляторы). Каждая камера сообщается с внешней средой через особо построенные устьица. Под воздушными камерами находится многослойная ткань из бесцветных вытянутых клеток, в которых откладываются запасные вещества — крахмал и жирное масло. Снизу таллом покрыт эпидермисом, от которого отходят ризоиды и амфигастрии.

Маршанция размножается вегетативно. На верхней стороне слоевища появляются особые выводковые корзинки, на дне которых образуются двулопастные тельца — выводковые почки, разносящиеся потоками воды и прорастающие в новый таллом. Являясь гаметофитом, маршанция на особых подставках своего таллома развивает половые органы. Одни особи ее формируют архегонии, другие — антеридии. Мужская подставка на ножке имеет форму диска с неровными краями. На верхней стороне диска образуются полости, сообщающиеся отверстиями с внешней средой. В каждой полости появляется на короткой ножке антеридий, заполненный мелкими сперматогенными клетками. Каждая клетка образует два сперматозоида, снабженных двумя жгутиками для передвижения в воде.

Женские половые органы (архегонии) также развиваются на подставках, состоящих из тонкой ножки и многолучевой звезды, с нижней стороны которой группами формируются многоклеточные колбовидные архегонии, свисающие вниз своими шейками и окруженные особым покровом — перихецием. Сперматозоиды попадают на архегоний в присутствии воды. Оплодотворенная яйцеклетка делится, и из нее развивается спорогоний — бесполое поколение, или спорофит. Спорогоний представляет собой овальную коробочку, прикрепленную короткой ножкой к женской подставке. В коробочке из спорогонной ткани после редукционного деления возникают споры и пружинки (элатеры), способствующие рассеиванию спор. Попадая на сырую почву, спора прорастает в короткую нить (протонему), которая переходит в пластиночку и превращается в таллом. Таким образом, в цикле развития маршанции сменяются два поколения. Сама маршанция, ее таллом является гаплоидным половым поколением и несет на себе половые органы — антеридии и архегонии. Спорофит (бесполое поколение), возникающий после поло-



Рис. 118. Маршанция (*Marchantia*). А — мужской таллом; Б — женский таллом; В — спорогоний:

1 — часть мужской подставки в разрезе, 2 — антеридий, 3 — часть женской подставки в разрезе, 4 — архегоний, 5 — споры

вого процесса, диплоидный, образующий элементы бесполого размножения — гаплоидные споры.

Гаметофит — доминирующее поколение, спорофит развит слабее и зависит от гаметофита.

КЛАСС ЛИСТВЕННЫЕ МХИ (MUSCI)

Лиственные мхи — обширная группа, насчитывающая до 25 тыс. видов, распространенных от тропиков до Крайнего Севера. В отличие от печеночников все они имеют круглый стебель, густо покрытый мелкими листьями, расположенными по спирали и собранными на верхушке побега в виде почки. Лиственные мхи делятся на порядки, главными из которых являются зеленые мхи (*Bryales*) и сфагновые, или торфиновые, или белые мхи (*Sphagnales*).

Порядок зеленые мхи (*Bryales*)

К порядку *Bryales* относится огромное большинство лиственных мхов, обитающих на сырых и влажных территориях. Особенно много их в сырых хвойных лесах, лесотундре и тундре, где они образуют нередко сплошные ковры на почве. Некоторые виды зеленых мхов встречаются на сухих местах и способны выдерживать длительное высыхание.

В качестве примера рассмотрим обычный в нашей флоре мох — кукушкин лен (*Polytrichum commune*) (рис. 119). Это относительно крупный (до 20 см высоты) мох с прямыми ветвящимися стеблями, переходящими снизу в подземную часть — корневище, стелющееся в почве. Корней, как и у всех остальных мхов, у него нет. От корневища отходят многочисленные ризоиды, снабжающие растение водой и минеральными солями. Стебель покрыт эпидермисом, за которым следует кора и в центре примитивный проводящий пучок, элементы которого обнаруживают некоторое сходство в строении с ситовидными трубками и трахеидами. В стебле есть также механическая ткань. Листья линейноланцетные, пластинка их почти на всем протяжении многослойна и состоит в общем из тех же

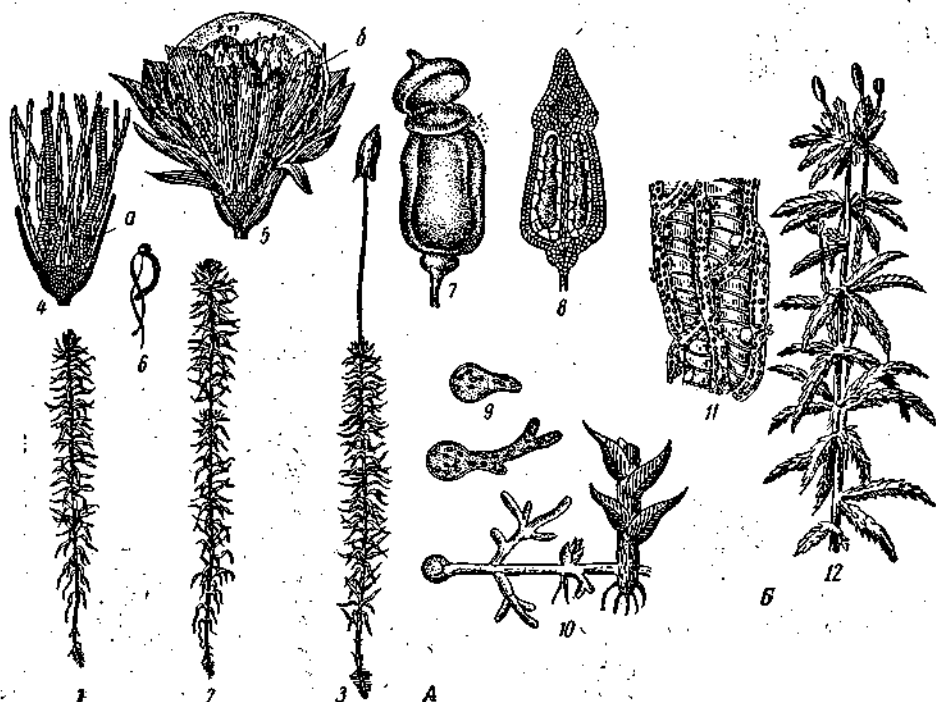


Рис. 119. Мхи (*Musci*). А — кукушкин лен (*Polytrichum commune*); Б — сфагнум (*Sphagnum*):

1 — женское растение, 2 — мужское растение, 3 — женское растение со спорогонием, 4 — верхушка женского растения с архегониями (а), 5 — верхушка мужского растения с антеридиями (б), 6 — сперматозоид, 7 — спорогоний, 8 — спорогоний на продольном разрезе, 9 — прорастающие споры, 10 — протонема и основание стебелька, 11 — ассимилирующие и мертвые водоносные клетки сфагнума, 12 — общий вид сфагнума

элементов, что и стебель. На верхней стороне листа имеются пластинчатые выросты, составленные рядом клеток, содержащих хлорофилловые зерна (ассимиляторы). Кукушкин лен — растение двудомное, развивающее мужские и женские особи. Весной на вершине стеблей появляются половые органы: на одних экземплярах — антеридии, на других — архегонии. Те и другие располагаются группами и окружены листочками. Между половыми органами наблюдаются особые нити из однорядных клеток — п а р а ф и з ы. Мужские особи по внешнему виду отличаются от женских красноватым цветом листочков, окружающих антеридии, верхушка женских экземпляров напоминает ростовую почку. Половые органы построены по тому же типу, что и у печеночников. Оплодотворение происходит рано весной, только в присутствии воды. После вскрытия антеридия сперматозоиды, попав в воду, достигают архегония и, проникнув к яйцеклетке, оплодотворяют ее. После оплодотворения мужские экземпляры продолжают свой рост, а на женских особях опло-

дотворенная яйцеклетка, многократно делясь, дает начало спорогонию, состоящему из длинной ножки и сидящей на ней коробочки. Ножка спорогония вверху расширяется в апофизу, являющуюся основанием коробочки, которая состоит из урны и крышечки. Внутри урны от апофизы поднимается колонка, расширяющаяся в дисковидную эпифрагму, закрывающую полость урны сверху. Выше ее находится крышечка, прикрытая, в свою очередь, колпачком. Этот колпачок представляет собой разросшуюся часть архегония, которая отрывается при развитии спорогония. Вокруг колонки в полости урны помещается цилиндрический мешок — спорангий, прикрепляющийся к колонке и стенке урны тонкими нитями. В спорангии из спорогенной ткани образуются споры. После созревания колпачок и крышечка отпадают, но урна еще закрыта эпифрагмой. По краю урны имеется ряд зубчиков, так называемый перистом. Зубцы перистомы обладают гигроскопичностью и в сухую погоду, отгибаясь наружу, открывают выход спорам. Благодаря перистому рассеивание спор происходит при благоприятных условиях. Споры разносятся ветром и, прорастая, образуют предросток (протонему). Протонема сформирована ветвистыми нитями, состоящими из клеток, содержащих хлорофилл. На отдельных местах протонемы возникают почки, которые вырастают в обычные листостебельные побеги. Кроме того, размножение при помощи ризоидов и ветвления подземных стеблей приводит к формированию целой дернины. Протонема мха напоминает ничтожную зеленую водоросль. Таким образом, в своем онтогенезе мох воспроизводит более простой тип растений, который и является родоначальником мхов, — тип зеленых водорослей.

В цикле развития листовенных мхов половое поколение — гаметофит — чередуется с бесполом — спорофитом, связанным и зависящим от гаметофита. Клетки гаметофита гаплоидны, клетки спорофита диплоидны, редукция совершается при возникновении спор. Лиственные мхи играют значительную роль в природе. Образую моховые ковры, они изменяют свойства почвы и приводят к заболачиванию и развитию анаэробных процессов, ухудшающих аэрацию. Поселяясь на лугах, листовенные мхи ухудшают их качество. В быту они служат подстилкой для скота, употребляются на конопатку бревенчатых стен.

Порядок сфагновые, или белые, мхи (Sphagnales)

К этому порядку относится одно семейство Sphagnaceae с одним родом *Sphagnum*, содержащим около 320 видов. Гаметофит представлен слабым сильноветвистым стеблем, покрытым мелкими листьями. Строение стебля проще, чем у листовенных мхов, — в нем нет проводящего пучка. Стебель все время нарастает верхушкой, а нижние части отмирают. Ризоидов сфагновые мхи не образуют. Листья состоят из одного слоя клеток и не имеют средней жилки. Клетки листа двух родов: узкие, длинные, содержащие хлорофилловые зерна, и широкие, прозрачные, лишенные протопласта, с порами и спиральными утолщениями. Первые соединены концами, напоминая расположением сетку, вторые расположены в ячейках сети между узкими, зелеными. Хлорофиллоносные клетки являются ассимилирующими, а крупные мертвые — своеобразными емкостями для воды, называемыми галейновыми клетками. Они легко впитывают воду и долгое время удерживают ее. Вес поглощенной воды может в 25 раз превышать вес сухого вещества сфагнума (см. рис. 119). Половые органы — антеридии и архегонии — располагаются на концах ветвей. Мужские веточки выделяются окрашенными в бурый или желтый цвет листьями, окружающими антеридии, сидящие на длинных ножках. Архегонии помещаются на вершине женских веточек. После оплодотворения из яйцеклетки развивается спорогоний, состоящий из короткой ножки и шарообразной коробочки. Внутри

коробочки находится спорангий, в котором развиваются споры. Из споры вырастает пластинчатая протонема, на которой образуются стебельки с листьями сфагнома. Цикл развития сфагновых мхов не отличается от цикла развития зеленых мхов.

Сфагновые мхи играют большую роль в природе и хозяйстве человека. В связи со способностью впитывать большое количество воды эти мхи заболачивают леса, луга и тундру. Наслаивание новых покровов мха на отмершие старые приводит к образованию мощных рыхлых торфяников. Торф широко используется как ценное топливо и удобрение.

Распространение и экология мхов

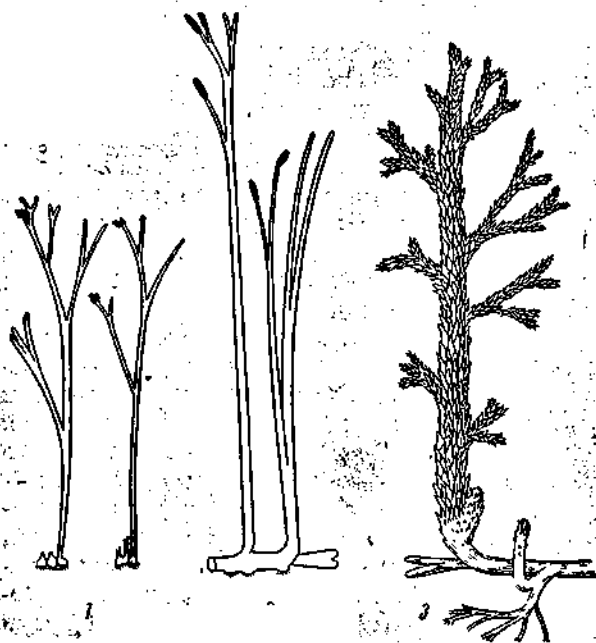
Обитая преимущественно в сырых и влажных местах умеренной и холодной зоны, мхи встречаются также высоко в горах на камнях и скалах, на сухих песках. Имеются и водные формы, живущие в текучих и стоячих водах. В тундрах и северных лесах мхи образуют сплошные ковры, одевающие почву. Огромную роль играют листовенные мхи на моховых болотах, где формируют сплошной плотный покров. Несмотря на широкую распространенность и некоторую экологическую пластичность, развитие мохообразных оказалось весьма ограниченным, и они не дали новых отделов высших растений. Преобладание в цикле развития гаметофита над спорофитом, зависимость последнего от гаметофита, связанного с влажными местообитаниями, в условиях суши оказались бесперспективными.

ОТДЕЛ ПСИЛОФИТООБРАЗНЫЕ (PSILOPSIDA)

К этому отделу относятся древнейшие, наиболее примитивные представители высших растений, давшие начало сосудистым растениям. Появившись в ранний период палеозойской эры, большинство их вымерло уже к каменноугольному периоду. Впервые у псилофитообразных (в отличие от таллома слоевковых) развивается стела.

Отдел делится на два класса: псилофиты (*Psilophytineae*) и псилоты (*Psilotineae*).

КЛАСС ПСИЛОФИТЫ (PSILOPHITINEAE)



Псилофиты — вымершие растения, которые одни из первых поселились на суше, их остатки найдены в различных частях света, что указывает на широкое распространение их в прошлом. Наиболее характерными являются представители родов риния (*Rhynia*), хорнеа (*Hornea*) и астероксилон (*Asteroxylon*) (рис. 120).

Виды ринии (*Rhynia*) росли по болотам и представляли собой неболь-

Рис. 120. Псилофиты:

1 — хорнеа (*Hornea*), 2 — риния (*Rhynia*), 3 — астероксилон — *Asteroxylon* (надземная часть покрыта чешуйчатыми выростами, выполняющими функцию листьев)

шие растения, высотой 30 см и толщиной 5 мм, с горизонтальным корневищем, от которого вниз отходили ризоиды, а вверх — дихотомически разветвленные наземные побеги. Листья и корни отсутствовали. В стебле имелась стела (протостела) с древесиной, состоявшей из кольчатых трахейд в центре, окруженной со всех сторон флоэмой. За ней следовала кора из паренхимных клеток, покрытая снаружи эпидермисом, в котором находились устьица. Спорангии были крупные и располагались на концах разветвленного стебля. Все споры равны. Гаметофит не был найден.

Хорнса (*Hornea*) — растение, произраставшее в тех же условиях вместе с ринией. Ее внешнее и анатомическое строение сходно со строением ринии и отличается от нее наличием колонки внутри спорангия.

Астероксилон (*Asteroxylon*) характеризуется более крупными размерами и более сложным строением. Надземные части растения отходили от разветвленного корневища без ризоидов. Надземные побеги прямые, с боковыми ветвями, дихотомически разветвленными. Все надземные части густо покрыты мелкими шиповатыми листьями. В центре стебля — проводящая система (стель), состоящая из ксилемы в виде четырехлучевой звезды со спиральными и кольчатыми трахеидами, окруженной со всех сторон флоэмой. Далее следовала кора и за ней снаружи эпидермис с устьицами. На концах особых веточек помещались спорангии.

Изучение псилофитов представляет интерес для выяснения путей эволюции растительного мира. Псилофиты считаются исходной группой для развития всех высокоорганизованных наземных растений (папоротникообразных, членистых, плаунообразных и др.). Однако роль их как родоначальной группы растений преувеличивалась. С помощью ископаемых находок, сделанных в последнее время, установлено, что плауновые и хвощевидные существовали наряду с псилофитами уже с самого начала палеозойской эры.

КЛАСС ПСИЛОТЫ (PSILOPHITAE)

Класс псилоты содержит одно семейство, включающее два рода: тмезиптерис (*Tmesipteris*) и псилот (*Psilotum*). Первый род состоит из одного вида *T. tannensis*, встречающегося в Австралии, Новой Зеландии, на островах Полинезии, второй содержит два вида, распространенных по всей тропической и субтропической зоне обоих полушарий.

Это небольшие растения, обитающие как эпифиты или на перегнойной почве во влажных тропиках и субтропиках. У псилотов наблюдается чередование отдельно живущих гаметофита и спорофита. На ранних стадиях развития спорофит и гаметофит внешне неотличимы друг от друга. Спорофит вначале имеет вид безлистного подземного дихотомически разветвленного корневища, от которого берут начало надземные воздушные побеги с небольшими листьями и особыми образованиями, несущими спорангии. Корней нет. Мицелий гриба образует с корневищами псилота микоризу. В пазухах листьев верхней части ветвей сидят сросшиеся по два-три спорангии. Из спор развивается микотрофный подземный веретеновидный дихотомически ветвящийся заросток — гаметофит, на котором в большом числе формируются архегонии и антеридии. Сперматозонды многожгутиковые. Проводящая система побегов построена по типу протостелы или сифностелы. В последнем случае в центре пучка расположена паренхима, концентрическими кольцами вокруг нее — ксилема, а снаружи — флоэма. Развита эндодерма, за которой лежит рыхлая паренхима коры, покрытая снаружи эпидермисом с устьицами.

T. tannensis имеет ребристый стебель, покрытый жесткими лопастными листьями, и несет крупные двойные спорангии. *Psilotum* на надземных побегах развивает мелкие листья в виде небольших лопастных придатков; крупные спорангии разделены на 3 гнезда.

ОТДЕЛ ПЛАУНООБРАЗНЫЕ (LYCOPSIDA)

В прошлом плаунообразные были широко представлены крупными древовидными и травянистыми видами. Еще в каменноугольном периоде большинство вымерло, образовав огромные пласты каменного угля. До нас дошли только немногие травянистые представители. Характерной чертой плаунообразных является мелколистность (микрофилия). Стебель несет тесно, спирально расположенные листья, в которые входит проводящий пучок, ответвляющийся от стелы стебля и не образующий листового прорыва. Растения с настоящими корнями. Спорангии по одному расположены в пазухе листа или на верхней стороне листа.

Отдел плаунообразные состоит из трех классов: плауновидные (Lycopodiineae), чешуедревовидные, или лепидодендроны (Lepidodendri-neae), полушниковидные (Isoëtineae).

КЛАСС ПЛАУНОВИДНЫЕ (LYCOPODINEAE)

Этот класс состоит из двух порядков травянистых растений: плауновые (Lycopodiales) и селлагинелловые (Selaginellales).

Порядок плауновые (Lycopodiales)

К порядку относятся травянистые растения, принадлежащие к одному семейству Lycopodiaceae, в котором два рода. Широко распространены виды рода плаун (*Lycopodium*). Из 100 видов этого рода в СССР

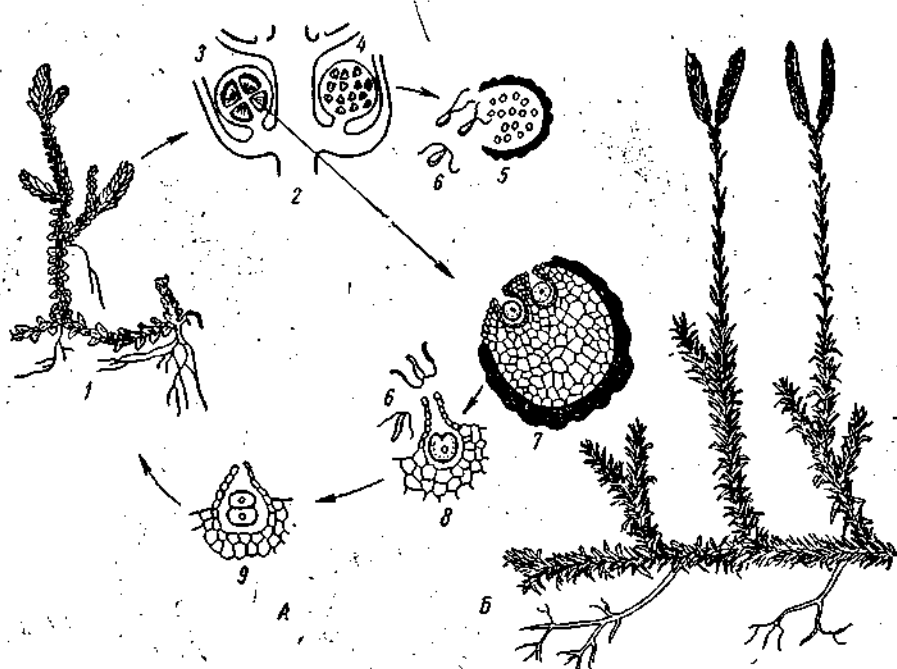


Рис. 121. Плауновидные (Lycopodiineae). А — схема цикла развития селлагинеллы (*Selaginella*); Б — плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*) (спорофит):

1 — спорофит, 2 — часть колоска в разрезе, 3 — микроспорангий с четырьмя микроспорами, 4 — микроспорангий с микроспорами, 5 — мужской заросток с одним антеридием, 6 — сперматозоиды, 7 — женский заросток с архегонием, 8 — архегоний с яйцеклеткой, 9 — деление зиготы

встречается 14. Наибольшее распространение и значение имеет плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*). Он произрастает зарослями в хвойных лесах. Это травянистое многолетнее растение со стелющимся

по земле стеблем до 1—3 м длины, от которого отходят приподнимающиеся вверх дихотомически ветвящиеся веточки, заканчивающиеся спороносными колосками или верхушечными почками. Ползучий стебель покрыт спирально расположенными мелкими чешуевидными зелеными листьями (рис. 121). От стебля отходят вильчато разветвленные настоящие придаточные корни. Спороносные колоски линейноцилиндрической формы. Спорофиллы (споролистники) черепитчато прикрывают ось колоса. В их основании с верхней стороны развивается крупный спорангий, в котором из спорогенной ткани образуется много спор. Все споры одинаковы, тетраэдрической формы. В них, кроме цитоплазмы и ядра, содержатся пластиды и около 50% невысыхающего масла. Осыпаясь, споры прорастают, формируя половое поколение, или гаметофит. Это маленький бесцветный кубаревидной формы заросток 2—3 мм в диаметре, снабженный многочисленными ризоидами. Внутрь заростка врастают гифы гриба, образуя микоризу. На верхней стороне заростка возникают половые органы — антеридии и архегонии. Заросток живет в почве до 20 лет, а половые органы появляются на 12—15-м году. Оплодотворение совершается в присутствии воды. Зародыш развивается из зиготы, питаясь за счет заростка, а затем превращается в вышеописанное многолетнее зеленое растение, которое является спорофитом плауна.

Таким образом, в цикле развития плауна, как и у мхов, наблюдается правильная смена поколений. В отличие от мхов у плаунов доминирует не половое, а бесполое поколение. Само растение плаун есть его спорофит, а гаметофит представлен небольшим подземным заростком. Вегетативное размножение спорофита происходит частями ползучего стебля. Споры плауна используются в металлургической промышленности для обсыпания стенок моделей при литье, в медицине для обсыпки пилюль, а также для изготовления фейерверков.

Порядок селлагинелловые (Selaginellales)

К порядку относится одно семейство селлагинелловые (Selaginellaceae), содержащее один род *Selaginella*, большинство видов которого (около 600) распространено в тропической зоне. В СССР найдено 8 видов.

Selaginella — небольшое (до 0,5 м) травянистое растение с разветвленным стеблем, стелющимся по земле, верхушки которого приподнимаются (рис. 121). Стебли густо покрыты мелкими супротивно расположенными листьями. Пары листьев, размещенных на верхней стороне лежащего побега, у многих видов отличаются по величине и форме от листьев, размещенных с боков побега (анизофилия). К почве *Selaginella* прикрепляется тонкими корнями. На стеблях, ниже мест разветвления, экзогенно образуются особые безлистные цилиндрические выросты, поддерживающие стебель на некоторой высоте от почвы. Их называют корневыми подставками, или ризофорами. На нижних концах ризофор эндогенно возникают придаточные корни. Анатомическое строение стебля характеризуется относительно слабо развитой стелой, расположенной в центре стебля и окруженной перидермой и затем эндодермой. Ксилема окружена флоэмой, а стела — воздушной полостью, через которую от пучка к коре проходят нити из хлорофиллоносных клеток, поддерживающие стелу в центре полости. Главную массу стебля составляет коровая паренхима, одетая снаружи эпидермисом. Лист имеет одну среднюю жилку и многочисленные устьица. В клетках мезофилла листа хлорофилловых зерен нет, они заменены зелеными пластинчатыми хроматофорами. На концах ветвей образуются спороносные колоски, состоящие из оси, на которой расположены, тесно налегая друг на друга, спорофиллы (споролистники). На верхней стороне спорофиллов, у основания, находятся спорангии, причем двух видов: микроспорангии и мегаспорангии. В микроспорангии развивается много мелких спор, называемых мик-

роспорами, а в мегаспорангии — только четыре крупные мегаспоры. Те и другие после созревания высыпаются из спорангия и прорастают. Из микроспоры формируется мужской заросток — сильно редуцированный гаметофит, который состоит из одного антеридия и

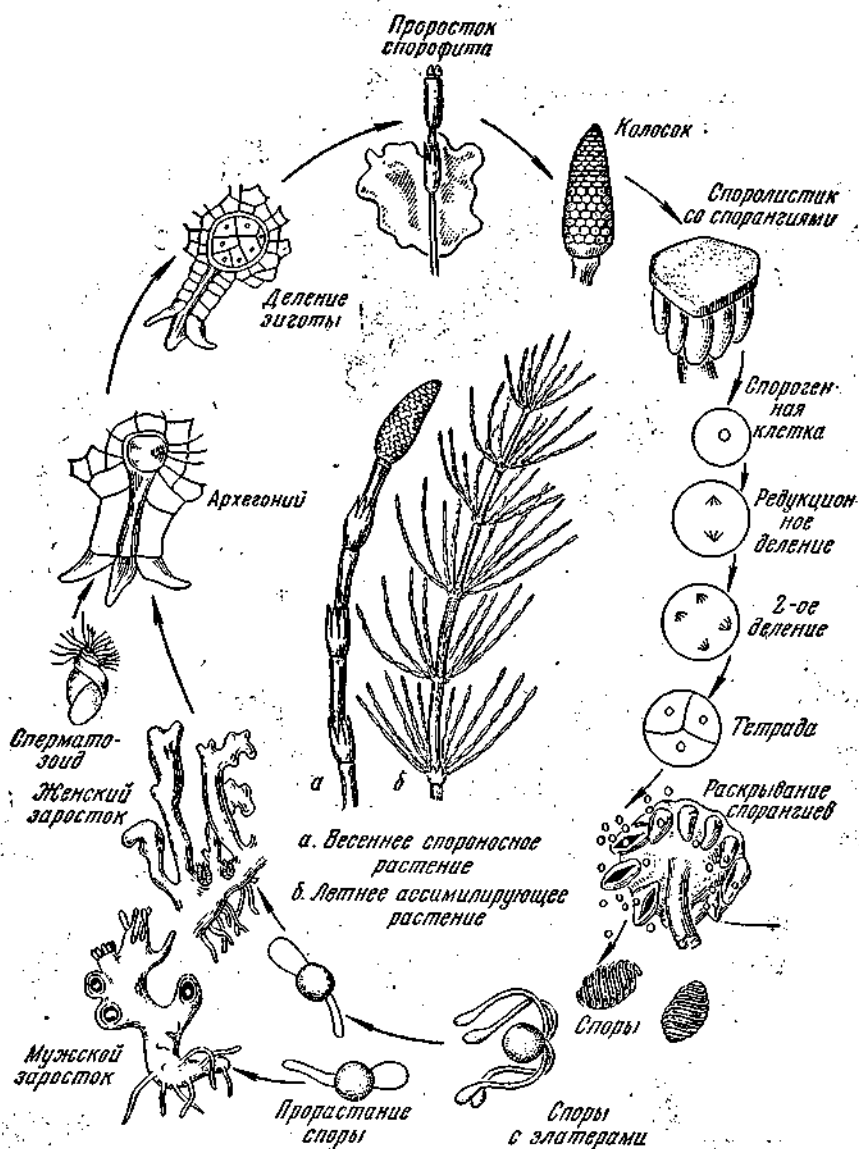


Рис. 122. Чередование поколений у хвоща полевого (*Equisetum arvense*)

одной вегетативной ризоидальной клетки. Спермагенные клетки антеридия образуют двужгутиковые сперматозоиды. Мегаспоры прорастают в женские заростки. Они крупнее мужских и содержат ткань из ассимилирующих клеток, которая возникает внутри оболочки мегаспоры, разрывая ее трещиной и выходя только отчасти из нее. На верхушке заростка развиваются архегонии, погруженные в ткань заростка. После оплодотворения, которое совершается в присутствии воды, из зиготы формируется зародыш, который снова прорастает в спорофит. Следует подчеркнуть, что развитие селлагинеллы характеризуется разноспоровостью,

дающей начало женским и мужским заросткам, и сильной редукцией гаметофита.

В эволюции высших растений разнospоровость и редукция заростков у архегонияльных растений получает дальнейшее развитие.

КЛАСС ЧЕШУЕДРЕВОВИДНЫЕ (LEPIDODENDRINEAE)

К этому классу относятся вымершие древесные растения, которые принадлежат к семействам лепидодендроновые (Lepidodendraceae) и сигилляриевые (Sigillariaceae). Это были крупные деревья, достигавшие 30 м в высоту и 2 м в диаметре. Прямой ствол их вверху был дихотомически разветвлен, имел ветви, густо покрытые мелкими шиловидноланцетными листьями. Стебли и корни обладали вторичным ростом за счет камбия. Большинство растений были разнospоровыми и развитие их шло, как у современной *Selaginella*. Однако у некоторых лепидодендронов прорастание макроспор, формирование заростка, оплодотворение и развитие зародыша происходило на материнском растении (спорофите) внутри макроспорангия, и наблюдались образования, напоминающие семена. Следовательно, лепидодендроны и сигиллярии являются высокодифференцированными формами, напоминающими высшие семенные растения. Они стоят выше современных плауновых, дошедших до нас в виде остатков когда-то пышно развитого класса, который играл важнейшую роль в растительности земного шара, образуя целые леса, послужившие материалом для образования высококачественного каменного угля.

КЛАСС ПОЛУШНИКОВИДНЫЕ (ISOÉTINEAE)

К классу принадлежит одно семейство, включающее около 60 видов. Имея в развитии много общего с *Selaginella*, полушниковидные довольно резко отличаются от нее строением сперматозоидов, анатомическим строением стебля, спорангиев и всем своим обликом. Поэтому принадлежность полушниковидных к *Lycopsidea* сомнительна.

ОТДЕЛ КЛИНОЛИСТООБРАЗНЫЕ (SPHENOPSIDA), ИЛИ ЧЛЕНИСТЫЕ (ARTICULATAE)

Для представителей членистых характерны расчлененность стебля на узлы и междоузлия, мутовчатое расположение мелких листьев и спорофиллов. В современной флоре отдел представлен одним только травянистым родом хвощ (*Equisetum*). В эпоху палеозоя существовало много древовидных форм, теперь вымерших, но занимавших господствующее положение среди растений каменноугольного периода. Отдел разделяется на три класса: хвощевидные (Equisetineae), клинолистовидные (Sphenophyllineae), гиениевидные (Huetiineae). Из них будет рассмотрен класс хвощевидные.

(КЛАСС ХВОЩЕВИДНЫЕ (EQUISETINEAE))

К классу хвощевидные относятся два семейства: хвощевые (Equisetaceae), ныне живущие растения, и каламитовые (Calamariaceae), известные только в ископаемом состоянии.

Сем. хвощевые состоит из одного рода хвощ (*Equisetum*), насчитывающего около 25 видов, широко распространенных на всех континентах, кроме Австралии. У нас хвощи встречаются на болотах (*E. palustre*), в лесах (*E. silvaticum*), на лугах и пашнях (*E. pratense*, *E. arvense*). Характерным представителем семейства может служить хвощ полевой (*Equisetum arvense*). Он развивает в почве горизонтально расположенные

ветвящиеся корневища, от которых в узлах отходят тонкие корни. Надземные побеги, растущие вертикально вверх, несут мутовки сильнонерудированных листьев, объединенных в трубчатое влагалище, прикрепленное основанием к узлу. Ассимилирующий стебель имеет ветви, возникающие мутовками в узлах стеблей. Стебли ребристые, внутри полые.

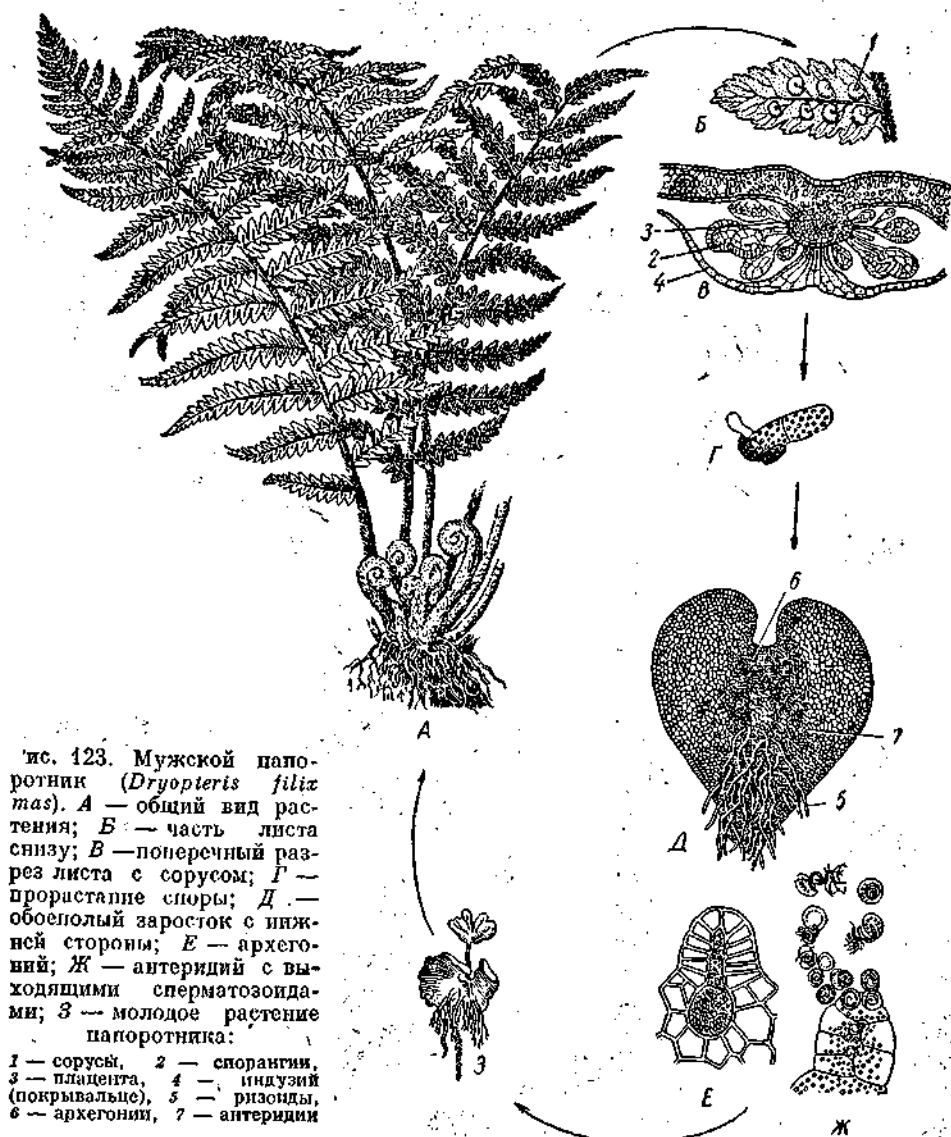


рис. 123. Мужской папоротник (*Dryopteris filix mas*). А — общий вид растения; Б — часть листа снизу; В — поперечный разрез листа с сорусом; Г — прорастание споры; Д — обоеполый заросток с нижней стороны; Е — архегоний; Ж — антеридий с выходящими сперматозоидами; З — молодое растение папоротника.

1 — сорусы, 2 — спорангии, 3 — плацента, 4 — индустрий (покрывальце), 5 — ризониды, 6 — архегонии, 7 — антеридии

и заполнены тканью только в узлах. Они состоят из отдельных члеников, вставленных друг в друга, что послужило поводом для названия хвощевых членистыми (рис. 122).

Ранней весной на корневищах полевого хвоща появляются буроватые неветвящиеся прямые стебли, заканчивающиеся спороносным колоском (стробилом) веретеновидной формы. Он состоит из оси, которая несет щитки, или спорофиллы, собранные мутовками. Спорофиллы снабжены ножкой, на которой сверху прикреплены шестиугольной формы пластинки, несущие на нижней стороне по 6—8 спорангиев. Внутри последних развиваются споры одинаковой величины и формы. Шарообразные темно-зеленые споры одеты толстой оболочкой, окруженной двумя спирально

завитыми лентами, называемыми элатерами, способными к гигроскопическим движениям — раскручиванию и закручиванию в зависимости от степени влажности воздуха. Сцепляясь при помощи элатер, споры хвоща образуют рыхлые комочки, переносимые ветром и водой. Прорастая, они дают начало гаметофитам (заросткам). Внешне все споры одинаковы, но физиологически различны: одни прорастают в мужские заростки, другие — в женские. Заросток представляет собой небольшую зеленую пластинку, рассеченную на длинные листовидные лопасти. Мужские заростки меньше женских и имеют на концах лопастей антеридии округлой формы. Из мелких сперматогенных клеток антеридии образуются штопорообразные скрученные сперматозоиды, снабженные на конце пучком жгутиков. Женские заростки в средней многослойной части развивают архегонии обычного строения. Оплодотворение осуществляется в сырую погоду. После этого яйцеклетка архегония формирует зародыш, который, первоначально питаясь за счет заростка, дает начало новому растению хвоща — его спорофиту, или бесполому поколению.

К хвощевым относится также вымершее семейство каламитовых (*Calamariaceae*). Это были мощные деревья с мутовчатым расположением ветвей и листьев. Стебель обладал вторичным ростом. Споролистники были собраны в верхушечные колоски, как у хвощей.

Практическое значение хвощей невелико. Благодаря жесткости побегов, обусловленной обильным отложением кремнезема в стенках клеток, их употребляют для полировки дерева, для чистки металлической посуды и т. д. В эволюционном отношении *Sphenopsida* представляет самостоятельную мелколистную ветвь эволюции, простейшие представители которой тесно примыкают к псилофитообразным.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ (PTEROPSIDA)

Папоротникообразные, так же как *Sphenopsida* и *Lycopsida*, происходят от псилофитообразных и составляют третью крупнолистную ветвь эволюции. Для них характерны крупнолистность, которая имеет стеблевое происхождение, отсутствие специальных колосков со споролистниками и образование листовых прорывов в проводящей системе, в местах отхождения сосудистых пучков в листья.

Отдел папоротникообразные состоит из четырех классов: первичные папоротники (*Primofilicineae*), ужовниковые папоротники (*Ophioglossineae*), мараттиевидные (*Marattiineae*), папоротниковидные, или настоящие папоротники (*Filicineae*). Первичные папоротники вымерли и известны только в ископаемом состоянии. Это были наиболее древние и примитивные представители папоротникообразных, явившихся, очевидно, предками современных папоротников.

КЛАСС НАСТОЯЩИЕ ПАПОРОТНИКИ (FILICINEAE)

Класс делится на два порядка: собственно папоротники, или равноспоровые папоротники (*Filicales*), и водные, или разноспоровые, папоротники (*Hydropteridales*).

Порядок папоротники (*Filicales*)

Большой порядок, объединяющий свыше 8600 видов. Среди них есть формы, измеряемые миллиметрами, с другой стороны — деревья, достигающие 25 м в высоту. Распространены они по всему земному шару,

являясь типичными представителями лесов субтропической и умеренной полосы.

Обычными папоротниками нашей флоры, широко распространенными в тенистых и влажных лесах, являются лесной папоротник, или щитовник мужской (*Dryopteris filix mas*), орляк (*Pteridium aquilinum*), страусник (*Struthiopteris filicastrum*) и др. Рассмотрим более подробно один из видов настоящих папоротников — щитовник мужской (*Dryopteris filix mas*). Это многолетнее травянистое растение с коротким стеблем (корневищем), растущим горизонтально под землей. С нижней стороны от корневища отходят придаточные корни, а листья развиваются из вершины корневища (рис. 123). Ежегодно на нем в почве закладывается группа листьев, которые появляются на поверхности лишь на третий год весной. Молодые листья, свернутые в виде улитки, называемые вайями, густо покрыты коричневыми чешуйчатыми пленками. Крупные двоякоперисторассеченные листья стеблевого происхождения. Верхушечный рост и расчлененность листа позволили установить их происхождение от псилофитовых предков в результате утолщения ветвей. Стебель построен из паренхиматической ткани, в которой расположены сосудистые пучки. Пучки концентрического типа: в центре ксилема, окруженная флоэмой, за которой следует перидикл и за ним эндодерма. Вдоль стебля сосудистые пучки, расходясь и соединяясь друг с другом, образуют связную проводящую систему в виде цилиндрической сетки с крупными ячейками ромбической формы (диктиостелия). От краев ячеек в каждый лист отходят сосудистые пучки (листовые следы). У папоротников большое разнообразие стебельных типов, от простых протостел до эустел. Не имея камбия, папоротник не обладает вторичным ростом.

Летом на нижней стороне листа кучками образуются спорангии; кучки, называемые с о р у с а м и, прикрыты тонким покрывальцем — и н д у з и е м. Место в виде выроста на листе, от которого отходят спорангии, называется п л а ц е н т о й. Спорангии линзообразной формы, сидят на ножках и состоят из одного слоя тонкостенных клеток, среди которых выделяется полукольцо клеток с подковообразно утолщенными оболочками, служащими для разрыва спорангия и рассеивания спор при высыхании. Внутри спорангия из спорогенной ткани возникают споры с толстой бугристой оболочкой. Зрелые споры, как и весь сорус, становятся коричневыми. Прорастая, они дают начало заростку, или гаметофиту. Он имеет вид зеленой сердцевидной пластинки размером в поперечнике до 1 см, с нижней стороны которого отходят многочисленные ризоиды, прикрепляющие заросток к земле. Половые органы — антеридии и архегонии — возникают на нижней стороне: вблизи выемки заростка образуются архегонии, а в средней части, между ризоидами, — антеридии. После раскрытия антеридия сперматозоиды выходят в воду, которая удерживается под заростком во время дождя или росы. Штопорообразно завитые и несущие на переднем конце пучок ресничек, подвижные сперматозоиды, доплыв до архегонии, проникают в него и сливаются с яйцеклеткой. После оплодотворения из яйцеклетки формируется зародыш, который сразу же прорастает. Корешок углубляется в почву, появляется и стебелек с листьями. Первое время зародыш питается за счет ткани заростка, но вскоре переходит на самостоятельное питание и со временем из него развивается мощный спорофит.

Таким образом, сам папоротник — бесполое поколение — спорофит, образующий споры, а заросток — половое поколение — гаметофит, несущий половые органы — антеридии и архегонии. Спорофит является типичным сухопутным растением, гаметофит же связан с влагой, так как оплодотворение у него осуществляется только в присутствии воды. Редукция числа хромосом происходит во время возникновения спор, а удвоение их — во время оплодотворения.

Порядок водные, или разноспоровые, папоротники (Hydropteridales)

Для водных папоротников характерны, во-первых, разноспоровость и, во-вторых, сильная редукция полового поколения. Типичным представителем этих папоротников является сальвиния (*Salvinia natans*) — небольшое растение, плавающее на поверхности воды (рис. 124). Оно имеет разветвленный тонкий горизонтальный стебель, на котором сидят листья двух родов: одни надводные, ассимилирующие, с яйцевидной пластинкой, прикрепленной к стеблю коротким черешком, другие — подводные, бурого цвета, похожие на корни, рассеченные на длинные нитевидные доли, покрытые густыми короткими волосками. В основании подводных листьев, внутри шарообразных сорусов, получивших

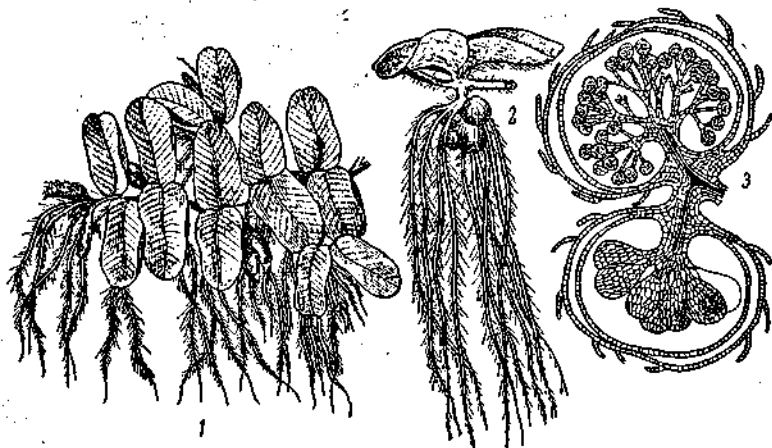


Рис. 124. Сальвиния (*Salvinia natans*):

1 — общий вид, 2 — отдельный узел с листьями и спорокарпиями, 3 — продольный разрез соруса с микроспорангиями (вверху) и мегаспорангиями (внизу)

название спорокарпиев, формируются микро- и мегаспорангии. Спорокарпий сидит на ножке, которая входит в его полость и вздувается в виде булавки, образуя плаценту. На этой булавовидной головке и развиваются микро- и мегаспорангии. В одних спорокарпиях на длинных ножках образуются мелкие микроспорангии, содержащие много мелких микроспор, в других возникают более крупные мегаспорангии с одной крупной мегаспорой. Спорокарпии отделяются от материнского растения и зимуют на дне водоема. Весной спорангии освобождаются от оболочки спорокарпия, всплывают на поверхность воды, где споры прорастают в заростки внутри спорангиев, после чего выходят наружу. Мужской заросток сильно редуцирован и состоит из двух вегетативных клеток и двух антеридиальных, содержащих по четыре сперматозоида каждая. Внутри мегаспоры формируется женский заросток, имеющий вид треугольной пластинки. Заросток многоклеточный, зеленый, крупнее мужского. На нем образуются архегонии обычного строения. После оплодотворения из яйцеклетки развивается спорофит — новое растение сальвинии.

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ (GYMNOSPERMAE)

Голосеменные открывают новый этап эволюционного развития растительного мира. Само название — голосеменные — свидетельствует о размножении семенами, не заключенными в плоды, что и является характерным для растений указанного типа. Семена образуются из видоизме-

ненных мегаспорангиев, открыто лежащих на мегаспоролистиках. Голосеменные представлены только древесными и кустарниковыми формами, широко распространенными по всему земному шару. Многие представители и целые классы голосеменных вымерли.

Голосеменные разделяются на три класса: саговниковидные (*Cycadophytineae*), шишконосные (*Coniferophytineae*), покровосеменные (*Chlamydospermatophytineae*).

КЛАСС САГОВНИКОВИДНЫЕ (CYCADOPHYTINEAE)

Класс саговниковидные характеризуется крупнолистностью. В его состав входят следующие порядки: семенные папоротники (*Cycadofilicales*, или *Pteridospermae*) — известные только в ископаемом состоянии, саговники (*Cycadales*) и беннеттиты (*Bennettitales*), также известные только в ископаемом состоянии.

Порядок семенные папоротники (*Cycadofilicales*)

Семенные папоротники представляют большой интерес в филогенетическом отношении как связующее звено между папоротниками и голосеменными. Это вымершие растения, известные с палеозоя, широко распространенные в каменноугольном периоде. По внешнему виду они имели сходство с современными древовидными папоротниками, но отличались от них разносторонностью и размножением при помощи семян. У них были крупные перистые листья, часть из которых являлась спороносной. На спорофиллах находились микроспорангии, собранные и сросшиеся в группы (синангии), и мегаспорангии, превращенные в семяпочки. Мегаспоры прорастали внутри мегаспорангия в женский заросток. После оплодотворения семяпочка развивалась в семя, заключенное в особый вырост — плюску, наподобие плюски лесного ореха. Анатомическое строение стебля семенных папоротников показывает, что у них наблюдался вторичный рост, была сильно развита сердцевина и коллатеральные пучки ответвлялись в листья (листовые следы). Корни придаточные.

Порядок саговники (*Cycadales*)

Саговники имеют много общего с семенными папоротниками. Начало расцвета их относится ко времени упадка палеозойских семенных папоротников. Саговники растут в тропиках и субтропиках обоих полушарий и в настоящее время представлены примерно 90 видами. Области наибольшего их распространения — Южная Америка (роды *Dioon*, *Ceratozamia*, *Zamia*, *Microcycas*) и Австралия (роды *Macrozamia*, *Bowenia*). Род *Cycas* от Австралии через острова Зондского архипелага и Южный Китай доходит до южной части Японии.

У саговников стволы обычно клубнеобразной или редькообразной формы, частично скрыты под землей. Для некоторых характерен простой колоннообразный ствол до 20 м высоты, на вершине которого формируется крона крупных (до 3 м длины) перистых кожистых листьев. При опадении листьев часть их черепков остается на стволе, образуя своеобразный чешуйчатый панцирь. На вершине ствола саговники развивают микро- и мегаспорангии, напоминающие обычные вегетативные листья. У большинства же саговников спорофиллы образуют женские и мужские шишки (стробилы). Все растения двудомны и, следовательно, несут или женские, или мужские шишки. Женские шишки крупнее мужских и на каждом спорофилле имеют два оранжево-красных мегаспорангия (семяпочки).

Мегаспоры развиваются по одной в каждой семязпочке. Готовая к оплодотворению семязпочка состоит из покрова, или интегумента, за ним ковшнутри следует мелкоклеточная ткань нуцеллус, а центр занят эндоспермом, или заростком. На вершине семязпочки через покров про-



Рис. 125. Саговник

ходит узкий канал — пыльцевход, или микропиле, ведущий к нуцеллусу, в котором над пыльцевходом находится полость — пыльцевая камера, заполненная сахаристой жидкостью. Спора прорастает в заросток (эндосперм), на вершине которого находятся редуцированные архегонии.

Микроспорофиллы тоже собраны в шишки и имеют вид чешуек, на нижней поверхности которых группами (сорусами) располагаются

микроспорангии, где формируется большое количество микроспор. Микроспоры, или пылинки, представляют собой округлые клетки, покрытые двумя оболочками. Прорастая, они превращаются в заростки, состоящие из вегетативной клетки, антеридиальной, дающей начало сперматозоидам, и третьей клетки, образующей пыльцевую трубку. Опыляются саговники при помощи ветра. Пыльца, т. е. мужской гаметофит, переносится на семязчатку и попадает в пыльцевую камеру. Пылинка прорастает в пыльцевую трубку, по которой сперматозоиды попадают в жидкость пыльцевой камеры и затем к архегониям, где они сливаются с яйцеклеткой.

В результате оплодотворения развивается зародыш с двумя семядолями и мегаспорангий превращается в семя. Ткань заростка (эндосперм) служит пищей для зародыша. Таким образом, редукция гаметофита у саговников достигла высокой степени. Представителем порядка может служить род *Succas* — саговник, по типу которого протекает цикл развития у всех саговников (рис. 125).

Порядок беннеттиты (Bennettitales)

Этот порядок, широко распространенный в юрском периоде, известен только по ископаемым находкам. Он близок к семенным папоротникам и имеет много сходного с саговниками как по внешнему облику, так и

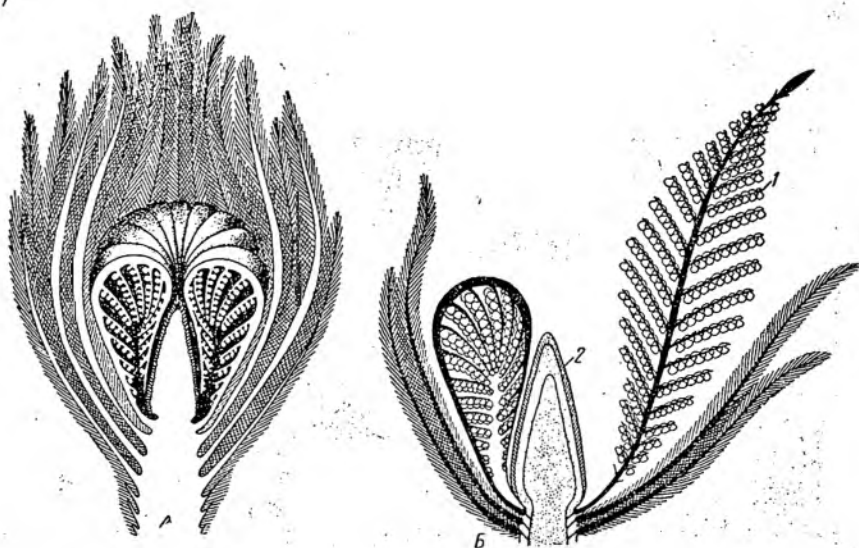


Рис. 126. Беннеттиты. А — разрез через пораспустившуюся шишку; Б — полураспустившаяся шишка: — микроспорофилл, 2 — мегаспорофилл

по внутреннему строению. От саговников они отличались разнospоровым стробилом (обоеполые шишки) и паличием одного мегаспорангия на споролистике. Шишки, находящиеся в пазухе листьев или на стебле, были построены наподобие «цветков» с одним наружным покровом. За покровом следовали микроспорофиллы, у одних похожие на листья папоротника, у других напоминающие тычинки с пыльцевыми мешками, расположенными в два ряда (рис. 126). Пыльцевые мешки, в свою очередь, напоминали группы сросшихся спорангиев (синангии). В центре находились мегаспорофиллы — плодущие и стерильные. На верхушке мегаспорофиллов помещались семязчатки с одной мегаспорой. В мегаспоре после ее прорастания, образования заростка и затем оплодотворения в конце цикла развития формировался зародыш, и семязчатки превраща-

лись в семена. Органы размножения представителей этого порядка, занимающие как бы промежуточное место между шишками саговниковых и цветком цветковых растений, послужили поводом для некоторых исследователей считать беннеттитовые родоначальниками покрытосеменных растений. В настоящее время такое мнение не признается правильным.

КЛАСС ШИШКОНОСНЫЕ (CONIFEROPHYTES)

Происхождение класса окончательно не выяснено. Некоторые исследователи считают предками шишконосных древнейшую группу голосеменных из верхнего девона, от которых произошли кордаиты, а от них — последующие порядки шишконосных. Другие исследователи связывают шишконосные с плауновидными и видят в них завершение мелколистной линии эволюции. Класс шишконосные, отличающийся микрофилией, имеет следующие порядки: кордаиты (Cordaitales), гинкговые (Ginkgoales), хвойные (Coniferales).

Порядок кордаиты (Cordaitales)

Это вымершие растения, которые существовали в палеозойскую эру и составляли вместе с древовидными плаунообразными и хвощевидными леса, давшие основную толщу слоев каменного угля. Кордаиты — тонкостольные (до 30 м высоты) деревья с моноподиальным ветвлением и крупными узколистными простыми листьями. Они были однодомными и двудомными растениями с однополыми шишками, собранными в «соцветия», прикрепленные простой или разветвленной осью к стволу в междоузлиях. В мужских шишках в пазухах чешуй находились микроспорангии на длинных ножках. В женских шишках в пазухе чешуй помещались побеги, несущие листочки, и на их окончаниях — мегаспорангии, или семязачатки с таким же строением, как у саговников. После образования гаметофитов и оплодотворения развивалось семя, весьма напоминающее семена папоротников (Pteridospermae).

Порядок гинкговые (Ginkgoales)

Гинкговые в своем развитии отошли от кордаитов в пермский период. Широко распространенный в мезозое порядок в настоящее время представлен одним только видом (*Ginkgo biloba*), произрастающим в диком виде лишь на юго-западе Китая и известным как культурное растение, разводимое главным образом в ботанических садах. *Ginkgo* представляет собой высокое дерево (до 40 м) с пирамидальной кроной и опадающей на зиму листвой. Листья черешковые, с трехугольной или веерообразной пластинкой, с выемкой по середине верхнего края и дихотомическим жилкованием. Анатомическое строение ствола сходно с хвойными. Цикл развития у *Ginkgo* сходен с циклом развития Cycadales, по строению же вегетативных органов и «соцветий» приближается к ископаемым кордаитам и современным хвойным.

Порядок хвойные (Coniferales)

Наибольшее распространение и наибольшее значение среди голосеменных имеют хвойные. Они распространены по всему земному шару и особенно в умеренной и холодной зонах, образуя обширные леса. Порядок хвойные насчитывает свыше 400 видов. Расцвет современных хвойных объясняется тем, что они оказались наиболее приспособленными

к условиям существования вследствие высокого ксероморфного строения, позволяющего экономно регулировать и сокращать водный баланс, особенно в зимнее время.

Крупнолистная линия эволюции высших растений могла успешно развиваться в мезозойской эре, но в кайнозойской в связи с изменением климата перевес получила мелколистная линия. Хвойные близко стоят к кордаитам, от которых они, видимо, и получили свое начало. Представителем порядка хвойных служит обыкновенная сосна (*Pinus silvestris*). Это стройное крупное дерево с моноподиальным ветвлением, достигающее 40 м в высоту. Листья мелкие, игловидные (хвоя), расположены на сильноукороченных побегах. Растение вечнозеленое. Анатомическое строение стебля сосны характерно, но в основном не отличается от дре-

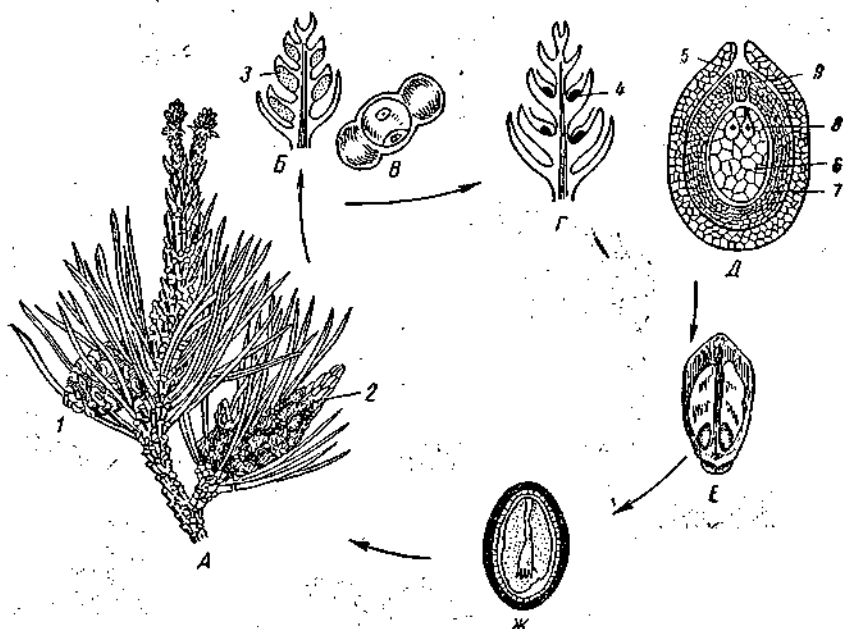


Рис. 127. Схема цикла развития сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*). А — общий вид сосны; Б — продольный разрез мужской шишки; В — пыльца; Г — продольный разрез женской шишки; Д — продольный разрез семяпочки; Е — семенная чешуйка с двумя семенами; Ж — семя в разрезе:

1 — женские шишки, 2 — мужские шишки в колосовидном «соцветии», 3 — микро-
спорангии, 4 — семяпочки, 5 — покров семяпочки, 6 — эндосперм, 7 — нуцеллус,
8 — архегонии, 9 — пыльцевая трубка

весных покрытосеменных растений. Проводящая система древесины состоит только из трахеид, сосудов не имеет, кроме того, в ней всегда имеются смоляные ходы.

Сосна — однодомное растение, развивающее мужские и женские шишки. Мужские шишки собраны в группы («соцветия»), помещающиеся у основания удлиненных молодых побегов. Мужская шишка состоит из оси, на которой сидят чешуйчатые микроспорофиллы («тычинки»). Каждый из них на нижней стороне несет по два микроспорангия («пыльнички»), в которых формируются многочисленные микроспоры, или пылинки. Микроспоры одеты двумя оболочками: наружной — экзиной и тонкой внутренней — интиной. Экзина в двух местах отходит от интины и образует по сторонам микроспоры два воздушных пузыря, благодаря которым она легко переносится ветром (рис. 127). Женские шишки отличаются красноватым оттенком, возникают они по одной или по две на верхушках молодых побегов. На оси женской шишки есть два рода че-

шуй: маленькие, так называемые кроющие чешуйки, позже одревесневающие, и крупные, с утолщенным верхним краем — плодущие, или семенные, на верхней стороне которых у основания расположены два мегаспорангия (семяпочки). Семяпочка состоит из нуцеллуса и покрова (интегумента). На вершине покрова образуют пыльцевход (микропиле). В ткани развивающейся семяпочки одна из клеток становится исходной для образования мегаспор. Она подвергается редукционному делению, в результате чего возникают четыре клетки — мегаспоры, из которых три верхние дегенерируют, а одна сохраняется и прорастает, формируя женский многоклеточный заросток, называемый эндоспермом. На стороне, обращенной к микропиле, образуются два архегония. Каждый архегоний состоит из крупной яйцеклетки, над которой лежит рано исчезающая маленькая капальцевая клетка, и две-четыре маленькие шейковые клетки. Прорастание микроспоры начинается еще внутри микроспорангия, до его раскрытия. При делении ядра микроспоры возникают антеридиальная и вегетативная клетки, после чего спорангии вскрываются, и пыльца разносится ветром. Попадая через микропиле на нуцеллус семяпочки, пыльца прорастает. Вегетативная клетка ее вытягивается в длинную пыльцевую трубку, которая направляется к архегонию. В это время антеридиальная клетка разделяется на две — генеративную и базальную. Обе клетки попадают в пыльцевую трубку, где генеративная клетка делится, образуя два спермия (генеративные половые клетки). Трубка, достигнув яйцеклетки, лопается, и один из спермиев, проникнув к яйцеклетке, оплодотворяет ее. Из оплодотворенной яйцеклетки формируется зародыш семени. Вначале появляется длинный подвесок, который выдвигает зародыш в эндосперм, где он заканчивает свое формирование. Покров семяпочки превращается в покров семени, а эндосперм заполняется запасными веществами, за счет которых позже развивается молодое растение. Из всей семяпочки образуется семя. Семена сосны снабжены прозрачной крылаткой, служащей для лучшего рассеивания семян. Семена у сосны созревают в конце второго года. Женская шишка при этом сильно разрастается, становится зеленой, чешуи плотно прижаты друг к другу. Зрелая шишка буреет, чешуи расходятся и семена высыплются.

Смена поколений у сосны такая же, как и у саговников. Однако здесь уже нет пыльцевой камеры, как у саговников, и половой процесс не связан с водной средой. Оплодотворение у сосны совершается не оплодотворительными спермиями, а пыльцевая трубка является их проводником к яйцеклетке. Оплодотворение у хвойных было открыто И. Н. Горожанкиным в 1880 г. Порядок Coniferales включает несколько семейств.

Сем. тиссовые (Taxaceae). Деревья или кустарники с очередными плоскими линейными листьями. Растения двудомны или однодомны, настоящих шишек не образуют. Мегаспоролистки мясистые, вздутые, несут по одной прямостоячей семяпочке, окруженной мясистым присемянником. Наибольшее значение имеет род тисс (*Taxus*). Это деревья или кустарники с красивой крепкой древесиной. В СССР в диком виде в лесах Кавказа, Крыма и на Карпатах встречается тисс обыкновенный (*Taxus baccata*). Известны деревья в возрасте нескольких тысяч лет. На Дальнем Востоке в хвойных лесах встречается «негной-дерево» — тисс восточный (*Taxus cuspidata*).

Сем. араукариевые (Araucariaceae). Красивые деревья, обитающие в настоящее время только в тропическом и субтропическом поясе. Сохранилось два рода: араукария (*Araucaria*) и агатис (*Agathis*). Известны 11 видов араукарий, образующих обширные леса в Южной Америке, из которых отметим араукарию бразильскую (*A. brasiliensis* — дерево до 50 м высоты, культивируемое в Сухуми и Батуми; араукарию

чилийскую (*A. araucana*) — красивое декоративное дерево. В комнатной культуре встречается *A. excelsa*.

Сем. сосновые (*Pinaceae*). Обширное семейство, представленное на всех континентах, состоящее из 9 родов, обитающих преимущественно в Северном полушарии. Характерным представителем семейства является род *сосна* (*Pinus*), в составе которого свыше 80 видов. Из них отметим сосну обыкновенную (*P. silvestris*), широкораспространенную в естественных лесных массивах и лесных насаждениях СССР. В лесах Крыма на горных склонах растет сосна крымская (*P. palassiana*). Большое распространение в Сибири имеет сибирская сосна или сибирский «кедр» (*P. sibirica*), в Карпатских горах — сосна горная (*P. montana*) и др.

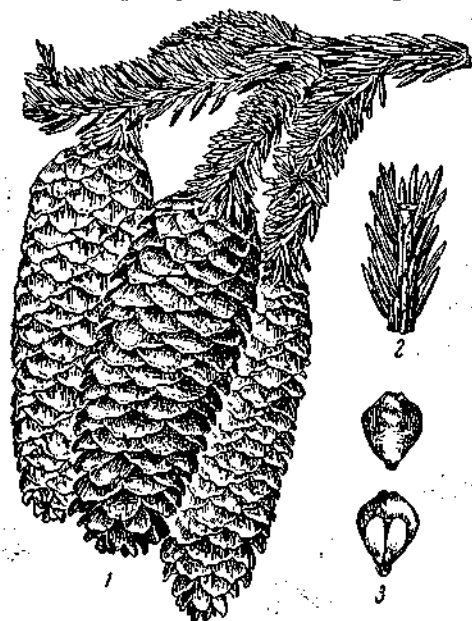


Рис. 128. Ель европейская (*Picea excelsa*): 1 — ветвь с женскими шишками, 2 — часть побега, 3 — чешуй с двух сторон

К семейству сосновых принадлежит также род *ель* (*Picea*), к которому относятся около 40 видов. Это дерево с пирамидальной кроной, достигающее 50 м высоты и 2 м в диаметре. Имеет только удлиненные побеги, на которых спирально расположена короткая четырехгранная хвоя. Шишки крупные, длинные, висячие (рис. 128). Ель обыкновенная (*P. excelsa*) — одна из основных пород лесов европейской части СССР, ель сибирская (*P. obovata*) — лесов Сибири. В Восточной Сибири распространена ель аянская (*P. ajanensis*). Важной лесообразующей породой являются виды рода *лиственницы* (*Larix*). Они отличаются мягкой, ежегодно опадающей хвоей. Шишки небольшие. Древесина обладает высокими техническими качествами.

Важное значение имеют лиственница сибирская (*Larix sibirica*), образующая леса в Западной Сибири, и лиственница даурская (*L. dahurica*), распространенная в лесных массивах на востоке Сибири.

В состав лесов часто входит пихта, внешне похожая на ель. Род *пихта* (*Abies*) состоит из 40 видов. Отличается пихта от ели плоской хвоей, тупой на конце, с двумя полосками воскового налета на нижней стороне. Зрелые шишки прямостоячие, рассыпающиеся при созревании. Наиболее важными представителями являются пихта сибирская (*A. sibirica*), встречающаяся в составе сибирской тайги, пихта европейская (*A. alba*) и пихта кавказская (*A. nordmanniana*). Внешне сходен с лиственницей настоящий кедр (*Cedrus*). В отличие от нее хвоя его не опадает, шишки после созревания распадаются. Кедр — крупное красивое дерево, распространенное в Малой Азии и Средиземноморье (кедр ливанский — *C. libani*), а также в горах Гималаев (*C. deodara*). В СССР кедры разводят как декоративные деревья в Крыму и на Кавказе. Все хвойные очень важны в практическом отношении. Они дают прекрасный строительный материал, целый ряд продуктов: смолы, деготь, терпены, канифоль, масло и др. В хвойных лесах обитают ценнейшие пушные звери.

Сем. таксодиевые (*Taxodiaceae*). Деревья и кустарники с листьями, расположенными спирально. Так же спирально расположены 2—9 се-

мяпочек на плодущих чешуях. Наиболее известны представители семейства, являющиеся исполинами растительного мира, — мамонтово дерево (*Sequoia gigantea*), обитающее в горах Сьерра-Невада в Калифорнии. Это гигантские деревья, достигающие 150 м высоты и более 40 м в окружности. По литературным данным, возраст отдельных экземпляров секвойи достигает свыше 5 000 лет.

Сем. кипарисовые (*Cupressaceae*). Деревья и кустарники с супротивными или мутовчатыми листьями, большей частью чешуйчатыми, иногда игловидными. Наиболее распространенными и важными родами являются кипарис (*Cupressus*), можжевельник (*Juniperus*) и туя (*Thuja*), разводимая в парках и садах. Кипарис (*Cupressus sempervirens*) — красивое дерево с густой пирамидальной кроной, высотой до 25 м. Культивируется в Крыму и на Кавказе, дико растет в Иране, Малой Азии (рис. 129).

Можжевельник (*Juniperus*) включает вечнозеленые деревья и кустарники с мясистыми шишками, принимающими характер ягоды. Насчитывает более 60 видов, многие из которых широко распространены в европейской части СССР, на Кавказе и в Сибири. В лесах европейской части и Сибири встречается можжевельник обыкновенный (*J. communis*) — кустарник, реже небольшое дерево. В Крыму и на Кавказе распространен красивый можжевельник (*J. oxycedrus*) с прочной древесиной, идущей на изготовление карандашей. В горах Средней Азии и Казахстана известен можжевельник зеравшанский (*J. seravschanica*), образующий заросли — арчовники.

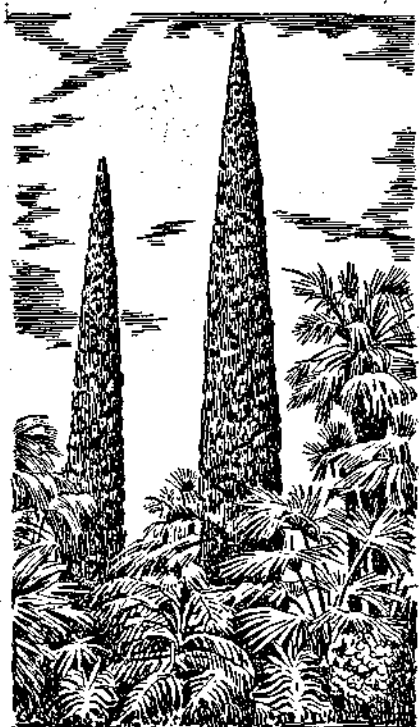


Рис. 129. Пирамидальный кипарис (*Cupressus sempervirens*)

КЛАСС ПОКРОВОСЕМЕННЫЕ (Gymnosperms)

Класс характеризуется однодомными или двудомными растениями с супротивным расположением листьев. Вторичная древесина имеет настоящие сосуды, смоляные ходы отсутствуют. Мужские и женские шишки собраны в сложные «соцветия». Внутренний покров семяпочки образует длинные микропиларные трубки, зародыши двусемядольные. Класс покровосеменных занимает обособленное положение среди других голосеменных. Он распадается на три, не связанных близко друг с другом порядка, содержащих по одному семейству и роду: эфедровые (*Ephedrales*), гнетовые (*Gnetales*) и вельвичиевые (*Welwitschiales*).

Порядок эфедровые (*Ephedrales*)

В порядке одно семейство эфедровые (*Ephedraceae*), состоящее из рода эфедра (*Ephedra*). Это в большинстве случаев кустарники с сильноветвистыми ассимилирующими стеблями и сильноредуцирован-

ными до буроватых чешуек листьями, расположенными супротивно или мутовками. Растения двудомные, реже однодомные. Микроспорофиллы (тычинки) и мегаспорангии (семяпочки) сидят в пазухах чешуй, образуя подобие цветка. Они собраны в сложные мужские и женские шишки — «соцветия». Интегумент семяпочки вытянут в микропилярную трубку. Из семяпочки развивается семя, одетое снаружи сочным, окрашенным в ярко-красный цвет покровом, имеющее вид ягоды. В СССР *Ephedra* встречается на Нижней Волге, в Крыму, на Кавказе, в Сибири, Средней Азии. В степях европейской и азиатской части СССР распространена «кузмищева трава» (*Ephedra distachya*). Алкалоид эфедрин, содержащийся в растениях эфедры, употребляется в медицине.

Порядок гнетовые (Gnetales)

В порядке одно семейство гнетовых (Gnetaceae) с одним родом гнетум (*Gnetum*). Растения распространены в тропиках. Это деревья и кустарники, часто лианы с супротивными широкими листьями. Растения двудомные, с семенами, имеющими вид ягоды.

Порядок вельвичиевые (Welwitschiales)

Состоит из одного семейства вельвичиевые (Welwitschiaceae) с одним родом и одним видом вельвичия (*Welwitschia mirabilis*). Встречается только в прибрежных пустынях Юго-Западной Африки. Растение оригинальное: обладает коротким и толстым (до 4 м в окружности) редькообразным стеблем, наполовину скрытым в почве. От раздвоенной верхушки отходят два длинных лентовидных кожистых листа, стелющихся по земле. Соцветие возникает на верхушке стебля. Семя покрыто двумя мясистыми крылатыми покровами. Вельвичия имеет ряд особенностей в строении соцветия и в процессах, связанных с оплодотворением, что отличает ее от голосеменных (рис. 130).

ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (ANGIOSPERMAE)

Покрытосеменные — самый крупный отдел растений, занимающий в настоящее время господствующее положение среди всех растений земного шара. По высоте организации, ее сложности и приспособленности к самым разнообразным, но обычно континентальным условиям покрытосеменные стоят в растительном мире на первом месте. Они составляют главную массу растительного вещества на Земле и являются важнейшим фактором круговорота веществ в природе. Появившись позднее всех остальных отделов растений, перед меловым периодом мезозойской эры (в юре), они стали весьма быстро распространяться, обнаружив исключительную способность к видообразованию. Есть предположение, что в начале мелового периода резко изменились условия освещения вследствие ослабления сильной до того облачности. Усилилась сухость, нагревание поверхности почвы и т. д. Покрытосеменные растения, обладая рядом новых признаков, позволивших им лучше приспособиться к изменяющимся условиям суши, получили огромное распространение по всей земле и вытеснили ранее господствовавшие группы высших архегонийных растений, не приспособленных к новым условиям.

Характерной особенностью покрытосеменных является плод, который обычно развивается у них из особого органа — пестика, представляющего собой часть цветка. Название «покрытосеменные» основано на том, что их семена в отличие от голосеменных, у которых они лежат открыто, заключены в плоды, т. е. покрыты околоплодником. Характерно для них и укрытие семяпочек в завязи пестика (пестичные растения). Наконец,

их также называют цветковыми растениями, так как им свойствен цветок в его типичном выражении. Новый орган — пестик — образовался в процессе эволюции путем срастания краев одного или нескольких мегаспорофиллов. При этом мегаспорангии, или семязпочки, оказались внутри замкнутого вместилища — завязи, из которой впоследствии формируется плод. Поэтому мегаспорофиллы у покрытосеменных называются плодolistиками.

В цикле развития покрытосеменных чередуются два поколения — спорофит и гаметофит, так же как у высших споровых растений. Однако есть ряд особенностей, отличающих их от других типов растений. Во-первых, наблюдается еще большая редукция гаметофита, чем у голосеменных. Заростки с архегониями не образуются. Во-вторых, для них ха-



Рис. 130. Вельвичия (*Welwitschia mirabilis*)

рактерно двойное оплодотворение, при котором две мужские клетки (спермий) сливаются с двумя женскими клетками. В-третьих, возникает качественно новая, питающая семя ткань — вторичный эндосперм.

Рассмотрим цикл развития покрытосеменных. Растение со всеми вегетативными органами и цветком является спорофитом. Обладая новыми приспособительными структурами, покрытосеменные в соответствии с различными условиями освещения, влажности и температуры воздуха достигли поразительного разнообразия вегетативных органов. У них наиболее совершенная проводящая система. Наряду с трахеидами им свойственны настоящие сосуды, обеспечивающие более быструю подачу воды и вообще более энергичный обмен веществ.

Отличительная особенность покрытосеменных — наличие цветка и связанного с ним приспособления к опылению. Сильноредуцированное половое поколение (гаметофит) развивается внутри цветка. В тычинках, являющихся преобразованными микроспоролистами (микроспорофиллами), возникают микроспорангии (пыльцевые камеры), в которых в результате редукционного деления клеток археспория формируется пыльца, или микроспоры. Мужской гаметофит, развивающийся из микроспоры, состоит из двух клеток — вегетативной и генеративной; последняя позднее образует два спермия.

Женский гаметофит возникает внутри мегаспорангия, или семязпочки, расположенной не на спорофилле, как это наблюдалось у голосеменных, а внутри завязи пестика, составленного одним или несколькими сросшимися своими краями мегаспорофиллами (плодолистиками). В семязпочке из археспориальной клетки в результате редукционного деления появляются четыре клетки, из которых только одна превращается в мегаспору (одноядерный зародышевый мешок), далее развивающуюся в женский гаметофит. В результате последовательных делений ядра зародышевого мешка образуется яйцеклетка, две синергиды, три антиподы и в центре мешка — диплоидное вторичное ядро. Сформировавшийся восьмиядерный зародышевый мешок является женским гаметофитом. После опыления и прорастания пыльцы на рыльце пестика два спермия при помощи пыльцевой трубки попадают в зародышевый мешок, при этом один из них сливается с яйцеклеткой, а второй — со вторичным уже диплоидным ядром зародышевого мешка. Происходит двойное оплодотворение, в результате которого из оплодотворенной яйцеклетки возникает зародыш, а из вторичного ядра — эндосперм, питательная ткань для зародыша. В отличие от голосеменных эндосперм покрытосеменных — новообразование. Он развивается не как заросток до оплодотворения (гаметофаза), а после двойного оплодотворения (спорофаза). В формировании его участвуют как мужская, так и женская клетки, объединяющие наследственные особенности матери и отца. Клетки эндосперма триплоидны. Вместе с развитием зародыша и эндосперма семязпочки дают начало семени, а завязь разрастается в плод.

В эволюции покрытосеменных еще много неясного; неизвестно моноили полифилетическое происхождение они имеют, пока не найдены бесспорные предшественники покрытосеменных. Ввиду большого количества общих признаков и принципиального единообразия предполагают монофилетическое происхождение покрытосеменных от одной более примитивной неизвестной группы голосеменных.

Отсутствие ясности в вопросе о порядке, который должен быть помещен в начале родословной, связано с вопросом о примитивном типе цветка. Существуют различные теории происхождения цветка: стробильная, или эуантовая, теория ложного цветка, или псевдантовая, теломная и др. В основном спор сводится к двум положениям: является ли первичным типом «сложный» цветок со многими элементами, крупный, яркоокрашенный или «простой» цветок, мелкий, незрелый, вроде сережки или колоса, опыляемого ветром. Первое положение отстаивают сторонники эуантовой теории, второе — сторонники псевдантовой.

Из существующих теорий возникновения цветка наибольшим вниманием среди ботаников пользуется эуантовая, или стробильная теория, впервые разработанная Г. Галлиром, согласно которой цветок представляет собой видоизмененный стробил (шишку). Согласно этой теории, верхушка оси стробила превратилась в цветоложе, нижние спорофиллы — в покровы цветка, спорофиллы с микроспорангиями — в тычинки и, наконец, мегаспорофиллы, завернувшись вовнутрь, срослись своими краями и образовали замкнутую полость (завязь), в которой располагаются мегаспорангии, или семязпочки.

Наиболее примитивными ныне живущими потомками голосеменных признаны семейства порядка многоплодных (Polycarpicae), родичи лютика, пеоны, магнолии и др. Их ставят обычно в начале системы покрытосеменных и считают исходным порядком.

Дальнейшая эволюция цветка, на строении которого главным образом основывается систематика покрытосеменных, шла от цветков с длинным цветоложем (типа шишки), актиноморфных, со спиральным расположением и неопределенным числом членов к цветкам циклическим, зигоморфным, с фиксированным числом членов на плоском цветоложе. Совершенствование шло от апокарпии к ценокарпии, от верхней завязи к нижней, к

срастанию и редукции элементов цветка. Выявляется принцип «экономичности цветка».

Общепринятой системы покрытосеменных нет. До последнего времени широким признанием пользовалась система немецкого ботаника А. Энглера и австрийского ботаника Р. Веттштейна, по которым за исходные принимаются семейства с однопокровными и беспокровными просто устроенными цветками (сем. казуариновые, ивовые и др.). В свете стробильной теории, разработанной зарубежными и советскими учеными, кажущаяся примитивность однопокровных и беспокровных цветков имеет вторичное происхождение как результат редукции и упрощения цветка, вызванного процессом приспособления к изменяющимся условиям среды. В настоящее время есть много филогенетических систем, предложенных как советскими, так и зарубежными учеными. В СССР системы даны Н. И. Кузнецовым, Б. М. Козо-Полянским, Н. А. Бушем, А. А. Гроссгеймом, А. Л. Тахтаджяном. В Германии господствует система Энглера, в Австрии — Веттштейна, в Англии — Хетчинсона, в Голландии — Пул-ле, в Америке — Бэсси, Пула и др.

При последующем обзоре покрытосеменных мы возьмем за основу филогенетическую систему, предложенную А. Гроссгеймом. Он дает графическое изображение системы не в виде генеалогического дерева, а в поперечном, спроектированном на плоскость виде (рис. 131). Согласно стробильной теории происхождения цветка, исходными порядками, от которых получили развитие все другие, считаются магнолиевоцветные (*Magnoliales*) и лютикоцветные (*Ranales*), объединяемые обычно в один порядок многоплодниковых (*Polycarpicae*). Далее Гроссгейм устанавливает три ступени развития, обозначенные по графической схеме кругами. Первая ступень развития характеризуется п е р в ы ч н ы м и цветковыми как исходными формами. На этой ступени они отличаются неопределенностью строения, большим числом элементов цветка, апокарпией, отсутствием срастания элементов цветка, отсутствием дифференциации на внешние и внутренние круги. Вторая ступень развития цветка характеризуется определенностью строения цветка, ценокарпным гинецеем, двойным околоцветником и верхней завязью, а также специализацией цветка в приспособлении к опылению. Третья ступень характеризуется строгой определенностью строения цветка при уменьшении числа кругов и членов каждого круга, двойным околоцветником, часто упрощенным, нижней завязью и высокой специализацией цветка в процессах опыления.

Таким образом, в эволюции цветковых устанавливается развитие от первично-простого цветка к усложненному цветку и затем к более совершенному, но вторично упрощенному цветку.

Основывать филогению лишь на признаках цветка было бы неправильно. Для установления происхождения той или иной систематической единицы растений необходимо выяснить ее родственные связи, что требует знания целой серии других признаков и показателей. Только совокупность признаков позволяет правильно находить место тому или иному растению в филогенетической системе. Для этого используется целый ряд методов.

Родство устанавливается на основе изучения и сравнительной оценки морфологических особенностей строения вегетативных и генеративных органов растений — с р а в н и т е л ь н о - м о р ф о л о г и ч е с к о г о м е т о д а. Сделать заключение о родстве изучаемых растений возможно также на основе анализа развития зародыша растения или отдельных органов его — э м б р и о л о г и ч е с к о г о м е т о д а.

Большое значение для установления родства и происхождения растений имеют морфолого-географический и экологоморфологический методы. Основываясь на том положении, что с определенными условиями существования связаны определенные формы растений, возможно область распространения систематической еди-

ницы, условия ее существования использовать как показатель при решении вопросов систематики.

Наиболее важные и надежные факты, на которые опирается в своих выводах филогенетическая система растений, дает палеоботаника. Находки ископаемых растений дают возможность судить о распространении и развитии в определенные геологические периоды тех или иных групп растений и о последующей смене их другими потомками, тесно связанными в своем происхождении с предками. Последовательное появление в ископаемых остатках растений, приуроченных к следующим друг за другом геологическим слоям, отражает ступени исторического развития растительного мира на Земле.

При установлении родства и происхождения большую роль в систематике играют биохимические и физиологические методы. Для многих групп растений (вида, семейства, иногда отдела) характерны те или иные химические соединения или свойства: хитин для грибов, инулин для сложноцветных, никотин для видов табака, устойчивость вида или семейства к болезням и т. д.

Существенное значение для филогенетической систематики имеет экспериментальный метод. С его помощью устанавливается не только родство между систематическими группами, но и закономерности формирования растений.

А. А. Гроссгейм устанавливает 11 стволов, или рядов, развития цветковых растений. От деления всех цветковых на однодольные и двудольные, по мнению А. А. Гроссгейма, следует отказаться, так как однодольные произошли в процессе развития от двудольных и связаны с ними через группы и растения, имеющие признаки переходного характера. Нами в филогенетической системе дветковых растений принято общепризнанное разделение на классы.

Отдел покрытосемянных растений большинством систематиков делится на два класса: двудольные и однодольные. В новейших системах принимается положение, что однодольные произошли от примитивных двудольных.

Порядок многоплодниковые (Polycarpicae) считается исходным как для двудольных, так и для однодольных. Развитие тех и других шло параллельно и одновременно. Класс двудольных является более обширной группой растений, чем класс однодольных. Он содержит около 270 семейств, объединяющих примерно в четыре раза больше видов растений, чем класс однодольных, содержащий только 60 семейств. Для каждого класса характерны признаки, которые в совокупности, а не каждый в отдельности, дают возможность отнести растения к тому или иному классу. Двудольные, в первую очередь, отличаются двусемядным зародышем, листьями с сетчатым жилкованием, долго сохраняющимся, хорошо развитым стержневым корнем, чаще пятичленными цветками. В анатомическом отношении двудольным присуще концентрическое расположение проводящей ткани. Пучки размещены в стебле по кругу, имеют камбий и обеспечивают вторичный рост.

Отличительные признаки однодольных следующие: зародыш с одной семядолей, листья с параллельным или дугонервным жилкованием, мочковатая форма корней, закрытые сосудисто-волокнистые пучки, отсутствие камбия и, следовательно, вторичного роста.

Значение покрытосемянных огромно. С появлением и развитием этих растений связано и развитие самого человека, не говоря уже о млекопитающих, птицах и насекомых. Огромна их роль в жизни и хозяйственной деятельности человека. Пищу, одежду, корм для скота, материал для жилищ, лекарства, бумагу и многое другое доставляют покрытосеменные растения. Трудно в этом отношении предпочесть один класс другому. Незаменимый пищевой продукт—хлеб дают однодольные, двудольные — картофель, масло, сахар. В техническом отношении двудольные имеют преимущество,

служат источником разнообразных продуктов: эфирных масел, дубильных веществ, алкалоидов, текстильных волокон, глюкозидов, каучука, смол и т. д.

КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ (DICOTYLEDONEAE)

Порядок многоплодниковые (Polycarpicae)

Порядок объединяет довольно разнообразные по своим признакам, но несомненно близкие и родственные между собой 23 семейства. Разнообразие признаков возникло в процессе приспособления растений к условиям среды, в частности к энтомофилии. Основной план строения примитивного цветка в пределах порядка подвергся довольно глубоким изменениям. На примере его представителей можно наблюдать некоторые этапы, через которые проходило развитие цветка у покрытосеменных. В порядке встречаются растения с выпуклым или конусовидным цветоложем, но бывают и с плоским, и с вогнутым; число членов цветка может быть неопределенным и частично пятичленным, которые

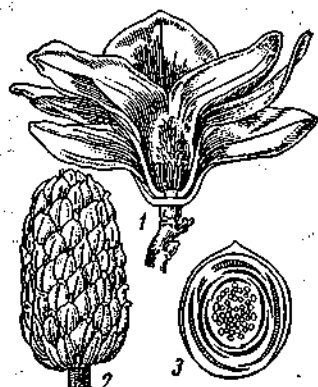


Рис. 132. Магнолия крупноцветная (*Magnolia grandiflora*):

1 — цветок в разрезе, 2 — сборный плод, 3 — диаграмма цветка

располагаются спирально или циклически при сокращении членов в кругах цветка. Гинецей примитивного цветка многоплодниковых апокарпный, из многочисленных свободных плодолистиков или простой, ценокарпный, из одного плодолистика. Цветок из актиноморфного превращается в зигоморфный. Плод — одногнездная многосеменная листовка — у некоторых семейств превращается в односемянной нераскрывающийся орешек, костянку. Таким образом, уже здесь намечаются разнообразные направления в развитии цветков и плодов, которые потом обособляются и закрепляются в отдельных ветвях эволюционного процесса. Типичная для многоплодниковых форма строения цветка имеется у семейств магнолиевых и лютиковых, которые рассматриваются ниже.

Сем. магнолиевые (*Magnoliaceae*). Только древесные и кустарниковые растения с крупными простыми очередными листьями. Одни представители вечнозеленые, другие с опадающей листвой. Цветки крупные, актиноморфные, обоеполые, реже однополые с удлинненным цветоложем. Листочки околоцветника в неопределенном числе расположены спирально или трехчленными кругами, из которых внешний составляет чашечку. Тычинок и плодолистиков много, расположены спирально, реже кругами. Гинецей апокарпный, редко ценокарпный. Завязь одногнездная, верхняя. Плод сборный — коробочка или орешек, реже ягода. В листьях имеются железки с эфирными маслами. Растения тропического и субтропического местообитаний.

Типичным представителем является род магнолия (*Magnolia*), объединяющий около 30 видов. Это древесные растения с крупными кожистыми вечнозелеными листьями и одиночными крупными красивыми цветками с нежным запахом. Растения распространены главным образом в Японии, Индокитае, Северной Америке. На Кавказе и в Крыму культивируется магнолия крупноцветная (*M. grandiflora*). Это дерево до 30 м высоты с крупными красивыми белыми или розовыми цветками (рис. 132).

Из других магнолиевых следует упомянуть распространенный в лесах Амурско-Уссурийского края лимонник (*Schizandra chinensis*), плоды которого обладают сильно тонизирующими и возбуждающими дыхательные свойства. Практическое значение представителей семейства не-

велико. Виды магнолии культивируются как декоративные, а лимонник приобрел значение ценного лекарственного растения.

Сем. лютиковые (Ranunculaceae). Большое, содержащее до 1500 видов семейство, состоящее главным образом из многолетних травянистых растений, произрастающих в умеренном климате. Внутри семейства можно проследить эволюцию цветка от самых примитивных форм до высокоорганизованных. Листья простые, разнообразные по форме, от цельных до сильноорассеченных. Расположение листьев очередное, реже супротивное. У лютиковых, обитающих в воде, наблюдается гетерофилия. Корни стержневые и мочковатые, часто растения имеют корневища. Цветки одиночные или в редких соцветиях, обоеполые, актиноморфные, реже зиго-



Рис. 133. Лютиковые. А — лютик едкий (*Ranunculus acer*); Б — горичвет весенний (*Adonis vernalis*):

1 — общий вид растения, 2 — диаграмма лепестка, 3 — пыльник в разрезе, 4 — плоды, 5 — плод в разрезе, 6 — тычинка, 7 — цветок снизу

морфные, то апиклические, то циклические. Околоцветник простой или двойной, венчиковидный или чашечковидный, 4—20-лиственный. Тычинок много, часть их иногда превращается в лепестковидные нектарники. Гинецей апокарпный, с неопределенным числом свободных плодолистиков, завязь верхняя. Плоды — листовки, орешки, реже ягоды и коробочки. Многие виды лютиковых содержат ядовитые вещества.

Адонис, или горичвет (*Adonis*). Типичен для северных степей адонис, или горичвет весенний (*A. vernalis*) — травянистое многолетнее растение с сидячими пальчаторассеченными листьями и с крупными желтыми цветками. Содержит гликозид адонизин и является очень ценным лекарственным растением, употребляемым в медицине при сердечных заболеваниях (рис. 133, Б).

Купальница (*Trollius*). Многолетние травы с крупными шаровидной формы цветками. Околоцветник с неопределенным (10—20) чис-

лом листочков. Тычинок и пестиков много. Все части цветка расположены по спирали. Плод — многолистовка. В европейской части СССР широко распространена на сырых лугах и в лесах купальница европейская (*T. europaeus*) с желтыми цветками. В Сибири встречается купальница сибирская, или огоньки (*T. asiaticus*), с оранжевыми цветками.

П е о н (*Paeonia*). Многолетние травы или полукустарники, корни с утолщениями в виде клубней. Листья крупные, простые, от цельных до сильно рассеченных, очередные. Цветки крупные, с яркоокрашенным венчиком. В степях, на юге европейской части СССР, в Крыму и на Кавказе произрастают пеон узколистный (*P. tenuifolia*), пеон тройчатый (*P. tri-ternata*) и др. Культивируются как декоративные, красиво цветущие растения.

А н е м о н а, или **в е т р е н и ц а** (*Anemone*). Многолетние корневищные травы с одиночными правильными яркоокрашенными цветками. Тычинок и пестиков, спирально расположенных, много, плод — односеменные листовки. Широко распространены в лесах европейской части СССР ветреница лесная (*A. silvestris*), а также ветреница дубровная (*A. nemorosa*) и ветреница лютиковая (*A. ranunculoides*).

Л ю т и к (*Ranunculus*). Типичный и широко распространенный род, свыше 150 видов которого произрастают в СССР. Лютик едкий (*R. acer*) — многолетнее травянистое растение с прямостоячим ветвистым стеблем от 30 до 80 см высотой. Листья очередные, нижние (черешковые) сильно рассеченные, верхние (сидячие) рассечены на три доли. Цветки одиночные, желтые, пятичленные. Тычинок много, гинецей многочленный, апокарпный, плод — орешек. Растения ядовиты. Распространен по всему СССР на сырых лугах, пастбищах, лесах и выгонах. Цветет с мая по сентябрь; (рис. 133, А). Лютик ползучий (*R. repens*) — многолетнее травянистое растение с розеткой тройчаторассеченных прикорневых листьев и ползучими надземными побегами, укореняющимися в узлах. Цветки с двойным околоцветником, пятичленные, венчик ярко-желтый. Сорнолуговое растение, повсеместно распространенное по сырым местам.

А к о н и т, или **б о р е ц** (*Aconitum*). Многолетние травы с крупными пальчатораздельными листьями. Корни вздутые, клубневидные. Цветки неправильные, околоцветник состоит из пяти окрашенных листочков, из которых один шлемовидный, прикрывающий два нектарника и множество тычинок. Другие листочки различаются размерами и формой. Плод — многосеменная листовка. Опыление насекомыми. В СССР известно свыше 50 видов. Акониты сильно ядовиты, содержат алкалоид — аконитин, который в малых дозах используется в медицине как болеутоляющее средство.

Ж и в о к о с т ь, или **ш п о р н и к**, или **с о к и р к и** (*Delphinium*). Многолетние и однолетние травы с сильно рассеченными листьями. Цветки неправильные. Сросшийся околоцветник из пяти окрашенных листочков, один из которых вытянут в нектароносную шпору. Плод — листовка. Род содержит до 200 видов. Некоторые виды, как, например, живокость полевая, сокирки (*D. consolida*), являются сорняками и засоряют чаще всего озимую рожь. Другие виды живокости широко используются в декоративном садоводстве (рис. 134).

В а с и л и с т н и к (*Thalictrum*). Виды его опыляются ветром, причем анемофилия возникла здесь как вторичное явление.

Кроме указанных растений, к семейству лютиковых относятся **в о д о с б о р** (*Aquilegia*), **п р о с т р е л** (*Pulsatilla*), **п е ч е н о ч н и ц а** (*Hepatica*), **ч и с т я к** (*Ficaria*) и др.

Практическое значение семейства лютиковых основано на том, что представители семейства содержат алкалоиды, глюкозиды, сапонины, сильную кислоту и др. Ряд представителей лютиковых имеет декоративное значение и культивируется в садах и парках.

Сем. кувшинковые (Nymphaeaceae). Состоит из 8 родов и около 100 видов. Многолетние водные травянистые растения с погруженными, плавающими или (реже) воздушными листьями. Цветки одиночные, спиральные, спиральноциклические и циклические, однопокровные или двупокровные, обоеполые, правильные. Околоцветник из 2—6 трехчленных мутовок, реже из многолистной чашечки и многочисленных лепестков, развившихся из тычинок. Тычинок и плодолистиков от 3 до большого числа. Плодолистики свободны или срастаются. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Плод — орех или ягода. Растения с развитыми корневищами.

Лотос (Nelumbium). Известны два вида: лотос желтый (*N. luteum*), распространенный в Северной Америке, и лотос индийский (*N. nuciferum*),

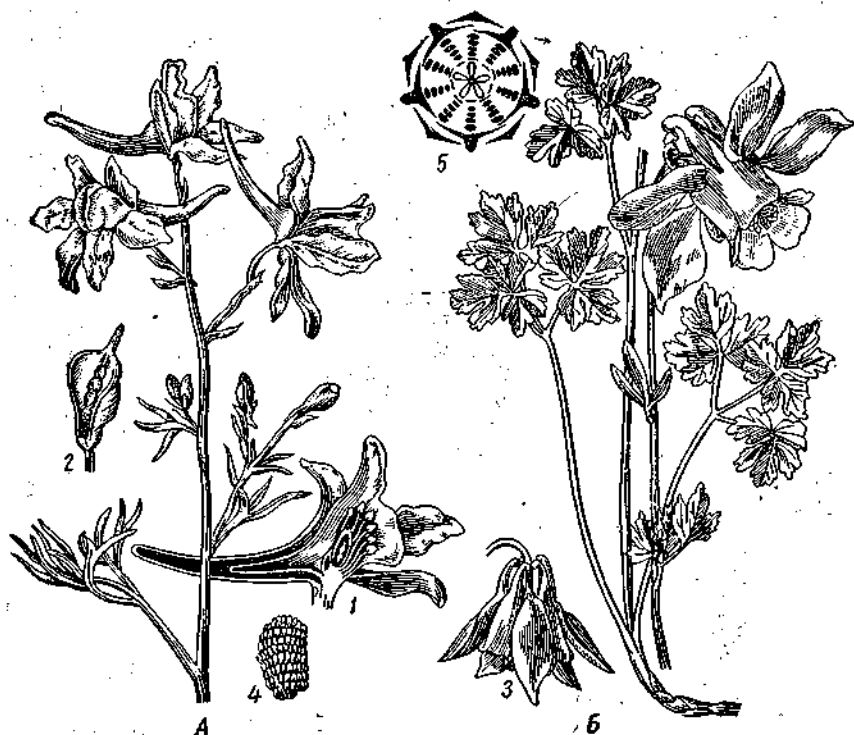


Рис. 134. Лютиковые. А — живокость полевая (*Delphinium consolida*); Б — водосбор обыкновенный (*Aquilegia vulgaris*);

1 — цветок в разрезе, 2 — плод, 3 — цветок снизу, 4 — семя, 5 — диаграмма цветка

распространенный в Индии, Иране, Китае. В СССР растет в дельте Волги, низовьях р. Куры и на Дальнем Востоке. Цветки розовые, крупные, до 23 см в диаметре. Листья на длинных черешках приподняты над водой.

Кувшинка (Nymphaea) включает около 40 видов. В СССР три вида. Кувшинка белая под названием «водяная лилия» (*N. alba*) распространена в реках, прудах и озерах. Цветки крупные, белые, обоеполые. Чашелистиков 4, снаружи зеленых, внутри белых, лепестков много. Завязь нижняя, плод — многосеменная коробочка. В цветке наблюдается переход между лепестками и тычинками. Корневища кувшинки белой богаты крахмалом.

Кубышка, или кувшинка желтая (Nuphar). В СССР встречается 2 вида. Растение с толстым мясистым корневищем. Цветки одиночные, желтые, чашечка пятилистная, лепестков венчика много. Широко распространена в пресноводных водоемах.

Виктория (Victoria) в числе 3 видов распространена в тропической части Южной Америки. Вид *V. regia* с красивыми крупными цветка-

ми, достигающими в диаметре 40 см; в СССР культивируется как декоративное растение в бассейнах, оранжереях. Многолетнее корневищное растение с крупными щитовидными листьями до 2 м в диаметре с приподнятым на 5—14 см краем. Цветки вначале белые, затем становятся розовыми.

Порядок розоцветные (Rosales)

Розоцветные обнаруживают близкое родство и прямую связь с многоплодниковыми, имея многие первичные признаки, общие с ними. Общим

для них является большое и неопределенное число тычинок и апокарпный гинецей. Вместе с тем уже в пределах семейства розаных происходит быстрый переход от признаков низшей ступени развития к признакам более высокой организации с определенным числом частей цветка. Цветки почти всегда пятерного типа с двойным околоцветником. Отмечается наличие подчашия. Цветки, надпестичные и околопестичные, приспособлены к перекрестному опылению. Появляются представители с нижней завязью. Наиболее важные семейства порядка — камнеломковые и розанные.

Сем. камнеломковые (Saxifragaceae). Травы, кустарники и деревья с очередными, редко супротивными листьями без прилистников. Соцветие — кисть или метелка. Цветки обоеполые, правильные, реже неправильные. Чашелистиков и лепестков обычно 5, реже 4 или 10. Тычинок от 1 до 10 или более, пестик один с несколькими столбиками (ценокарпный). Завязь верхняя, полунижняя и нижняя. Плод — ягода или коробочка. Семейство насчитывает более 1000 видов, во флоре СССР 150 видов. Типичен для семейства род камнеломка (*Saxifraga*), содержащий более 250 видов, из которых в СССР встречаются около 80. Произрастают

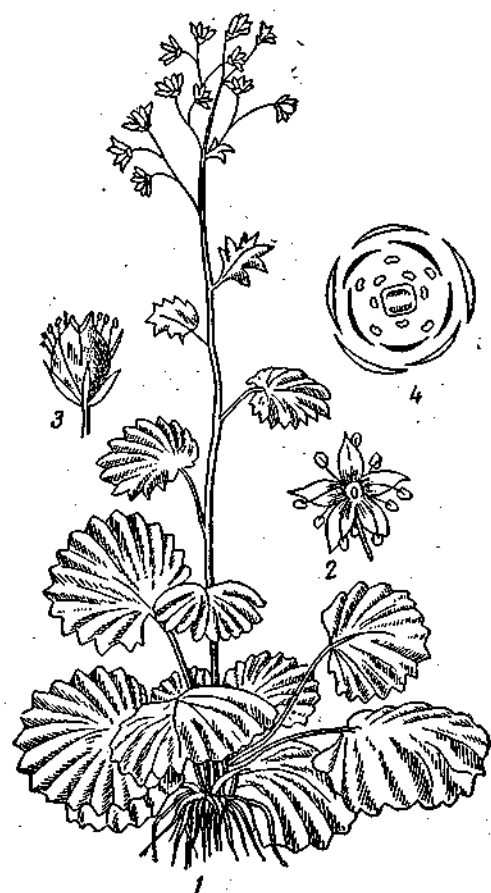


Рис. 135. Камнеломка кожистолетная (*Saxifraga coriifolia*):

1 — общий вид растения, 2 — цветок, 3 — плод, 4 — диаграмма цветка

главным образом в холодных странах и горных областях. Многолетние, реже однолетние травы с густой прикорневой розеткой листьев или подушечные растения (рис. 135).

Смородина (*Ribes*) имеет более 100 видов, распространенных в умеренных областях Северного полушария, в СССР произрастает более 35 видов, встречающихся в лесах Сибири, в Северном Казахстане, на Алтае, на севере европейской части СССР. Дикорастущие виды явились родоначальниками культурных сортов смородины. Черная смородина (*R. nigrum*) имеет пахучие листья с точечными железками на нижней поверхности. Ягоды черные, содержат витамины и особенно витамин С. Широко распро-

странена в природных условиях и в культуре (рис. 136, Б). Красная смородина (*R. rubrum*) отличается от черной розовой окраской ягод и непачущими листьями без железок. Растет дико и широко распространена в культуре. Кроме указанных видов, широко распространены дикорастущие виды смородины: смородина обыкновенная (*R. vulgare*), пушистая (*R. pubescens*) и др.

Крыжовник (*Grossularia*) произрастает на Юго-Западной Украине, в Сибири, на Кавказе и Дальнем Востоке. Известны 3 вида. Кустарник с мелкими зеленоватыми цветками, расположенными одиночно, в кистях или пучках по 2—3. Ягоды гладкие или с железистыми щетинками. Листья очередные, простые, снизу опушенные. У основания листьев на-

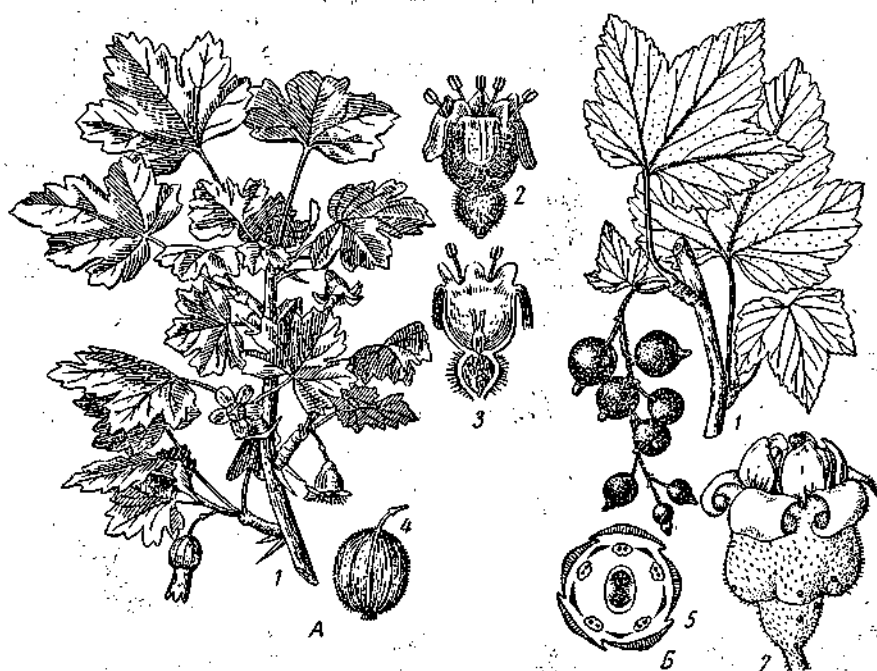


Рис. 136. Камнеломковые. А — крыжовник (*Grossularia*);
Б — смородина черная (*Ribes nigrum*):

1 — ветвь с цветками и ягодами, 2 — цветок, 3 — цветок в разрезе, 4 — ягода, 5 — диаграмма цветка смородины

ходятся 1—3-раздельные шипы. Наибольшее значение имеет культурный крыжовник (*G. reclinata*). Существует много сортов (рис. 136, А).

К семейству камнеломковых относится также род **гидрангия** (*Hydrangea*), включающий различные виды декоративных растений, известных под названием гортензий; род **садовый жасмин**, или **чубушник** (*Philadelphus*), — декоративный кустарник; род **бадан** (*Bergenia*) — многолетнее травянистое растение, богатое дубильными веществами, и др.

Из семейства камнеломковых практическое значение имеют смородина и крыжовник, являющиеся высокоценными ягодными кустарниками, широко распространенными в культуре. Многие виды, например, камнеломка, гортензия, жасмин и другие декоративны и культивируются в садах и парках. Бадан используется как дубильное растение.

Сем. розанные (Rosaceae). Большое семейство, содержащее около 2000 видов, широко распространенных главным образом в умеренной зоне Северного полушария. Многие представители имеют примитивное строение цветка и плода, что сближает их с многоплодниковыми, другие, про-

грессивные формы, специализированы в связи с опылением и распространением плодов и семян. Деревья, кустарники, реже травы с очередным (редко супротивным) листорасположением. Листья непарноперистые, лопастные или цельные, обычно зазубренные по краю и имеющие зеленые или чешуевидные прилистники. Цветоложе широкое, плоское, вогнутое или сильно выпуклое. Цветки одиночные и в соцветиях, правильные, обычно пятичленные, циклические. Чашечка из 5 свободных чашелистиков, иногда

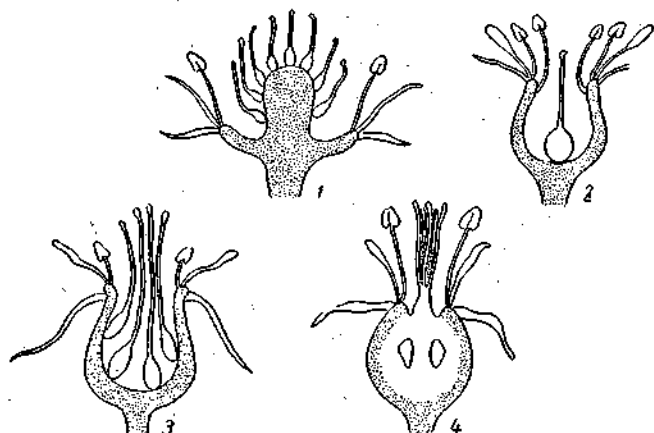


Рис. 137. Строение цветоложа и положение завязи у цветков семейства розаных (схема):

1 — малина и ежевика, 2 — слива, 3 — шиповник, 4 — яблоня

двурядная, образует подчашие. Венчик из 4—5 лепестков, всегда раздельнолепестный и яркоокрашенный. Число тычинок равно числу лепестков или же тычинок много; расположены тычинки циклически. Число плодолистиков колеблется от одного до многих. Гинецей апокарпный или ценокарпный. Нередко части цветка, окружающие гинецей, срастаются самими основаниями и образуют с разросшимся цветоложем толстостенную чашу (шиповник), получившую название гипантий. Завязь верхняя, средняя или нижняя, бывает одногнездной, двух- и многогнездной. Семяпочек в каждом гнезде по одной, реже по несколько (рис. 137). Плоды очень разнообразны: листовки, семянки, орешки, костянки, часто ложные и сложные.

Семейство розаных подразделяется на четыре подсемейства: спирейные (Spiraeoideae), розовые (Rosoideae), яблоневые (Pomoideae), сливовые (Prunoideae).

Подсем. спирейные (Spiraeoideae), характеризуется подпестичными цветками пятерного типа, плоским или сильновогнутым цветоложем, пятью свободными плодолистиками, образующими пестики с одногнездными завязями и содержащими 2 и более семяпочек. Плоды — листовки. Важнейшие роды: *спирея* (*Spiraea*) — красиво цветущие зимостойкие кустарники с щитковидными соцветиями из белых или розовых цветков, а также *рябинник* (*Sorbaria*), прочно вошедший в садовую культуру как декоративный кустарник.

Подсем. розовые (Rosoideae). Кустарники и травы. Цветки околопестичные, пятичленные. Цветоложе плоское, выпуклое или вогнутое. Тычинок много, гинецей многочленный, апокарпный, завязь с 1—2 семяпочками. Плод — орешек или костянка.

Род *Rubus* объединяет большое количество видов, среди которых много общеизвестных и важных в практическом отношении.

Малина (*Rubus idaeus*) широко распространена дико в европейской части СССР, Сибири, Средней Азии и на Кавказе. Кустарник с побе-

гами, покрытыми шипами. Плод — сборная костянка малиново-красной или желтой окраски. Плоды дикой малины используются в свежем, вареном и сушеном виде. Много сортов культурной малины широко возделывается в садоводстве. Малина содержит витамины, органические кислоты и используется не только как ценное пищевое растение, но и как лекарственное (рис. 138, Б).

Ежевика (*R. caesius*) встречается по всей территории СССР. Часто образует густые непроходимые заросли. Колючий кустарник с плодами, схожими с малиной, но темно-сизого цвета и покрытыми восковым налетом. Плоды приятного вкуса и используются в пищу. Имеются культурные сорта, но встречаются редко. К этому же роду относятся виды тундровых лесов и болот: **морошка** (*R. chamaemorus*) — травянистое растение с желтыми плодами, напоминающими малину, и **поляника** (*R. arcticus*) с ягодами ярко-красного цвета.

Костяника (*Rubus saxatilis*) — травянистое растение хвойных лесов с красными съедобными ягодами.

Род земляника (*Fragaria*) объединяет около 50 видов. Многолетние травянистые растения, обильно образующие надземные побеги (усы), служащие для вегетативного размножения. Плод — ягодообразная многосемянка. Семянки расположены на разросшемся мясистом ярко-окрашенном цветоложе (рис. 138, А). Земляника лесная (*F. vesca*) распространена повсеместно по лесным опушкам. Широко культивируются



Рис. 138. Розовые. А — ветвь земляники (*Fragaria grandiflora*); Б — малина (*Rubus idaeus*):

1 — цветущая ветвь земляники, 2 — сборный плод, 3 — часть ветви малины, 4 — плод многокостянка, 5 — цветок, 6 — разрез плода и пестик, 7 — диаграмма цветка

крупноплодные сорта земляники (*F. ananassa*), часто называемые клубникой. К роду земляники относится клубника (*F. elatior*). Внешне сходна с земляникой, но отличается трудно отделяющимся от чашечки плодом. В культуре имеются крупноплодные сорта, но встречаются редко.

Лапчатка (*Potentilla*). Большой род травянистых растений, среди которых повсеместно распространены на лугах и в лесах лапчатка гусиная (*P. anserina*), лапчатка серебристая (*P. argentea*), лапчатка белая (*P. alba*) и др.

Кровохлебка аптечная (*Sanguisorba officinalis*) встречается на лугах и опушках лесов. В корневищах содержит дубильные вещества.

Роза, или **шиповник** (*Rosa*). Кустарник со стеблями, покрытыми шипами. Листья сложные, очередные, с прилистниками. Пестики находятся на дне бокальчатого цветоложа. Цветки пятерного типа, лепестки яркой розовой, желтой или белой окраски. При созревании пло-

дов цветоложе становится мясистым и принимает ярко-красную или оранжевую окраску. Плод — ложная ягода. Известно 120 видов, в СССР встречается 60. В лесной зоне распространен шиповник коричный (*R. cinnamomea*), на Дальнем Востоке — шиповник морщинистый (*R. rugosa*) и т.д. Многие виды шиповника богаты витаминами С, В₂, К, Р, провитамином А и широко используются в медицине. Используются также в качестве подвоя при размножении декоративных роз. Роза как одно из красивейших растений возделывается уже тысячелетия. Существует более 6000 различных сортов роз. Казанлыкская роза (*R. damascena*) культивируется для получения из лепестков ценного душистого розового масла.

Подсем. яблоневые (Pomoideae). Деревья и кустарники с простыми очередными листьями. Пестик из 2—5 плодолистиков, завязь нижняя, плод — ложный, ягодообразный.

Род яблоня (*Malus*). Деревья, иногда кустарники. Цветки в зонтиковидных кистях, крупные, пятерного типа. Лепестки белые, сна-



Рис. 139. Яблоневые. А — яблоня (*Malus domestica*); Б — груша обыкновенная (*Pirus communis*):

1 — часть цветущей ветви яблони, 2 — разрез цветка (лепестки не изображены), 3 — ложный плод в продольном разрезе, 4 — ложный плод в поперечном разрезе, 5 — часть цветущей ветви груши, 6 — диаграмма цветка

ружи розовые. Тычинок много, пыльники желтые. Пестик из 5 плодолистиков, столбики пестика у основания сросшиеся. Завязь нижняя, пятигнездная, сросшаяся с мясистым цветоложем, образует ложный ягодо-видный плод. В СССР известно 9 дикорастущих видов. Распространены в лесах, на равнинах и горных районах, образуя местами заросли. Яблоня — важнейшее плодовое дерево умеренных широт, известное в культуре с незапамятных времен. Под общим названием культурная яблоня (*Malus domestica*) объединено множество сортов, произошедших от разных диких видов (рис. 139). Общеизвестна роль И. В. Мичурина в создании прекрасных зимостойких сортов яблонь. Большой популярностью пользуются выведенные им сорта: Пепин шафранный, Бельфлер-китайка, Кандиль-китайка, Славянка и многие другие. Кроме домашней яблони, культивируются мелкоплодные китайские яблони (*M. prunifolia*), используемые для варенья.

Груша (*Pirus*) — важное плодовое дерево. От яблони отличается рядом признаков. Цветки в щитках, лепестки белые, пыльники красные, столбики пестика до основания раздельные. Плод грушевидной формы, в мякоти которого присутствуют каменные клетки. В диком виде растет главным образом на юге Европы, в Африке. В СССР известно 17 видов.

В культуре известна обыкновенная груша (*P. communis*). И. В. Мичуриным созданы замечательные сорта груш для культуры в более северных областях — Бере зимняя, Бере Октябрьская и др.

Рябина (*Sorbus*) во флоре СССР представлена 34 видами. Часто встречается рябина обыкновенная (*S. aucuparia*), богатая витаминами, плоды которой используются в переработанном виде на пастилу, настойки и т. п. И. В. Мичуриным выведено пять десертных сортов гибридной рябины.

К подсемейству яблоневых относятся также боярышник (*Crataegus*), айва (*Cydonia*), мушмала (*Mespilus*), кизильник (*Cotoneaster*) и др.

Подсем. сливовые (Prunoideae). Деревья и кустарники с околоцветными цветками пятерного типа, имеющими вогнутое бокальчатое цветоложе, не сростающееся с завязью. Тычинок много, пестик из одного

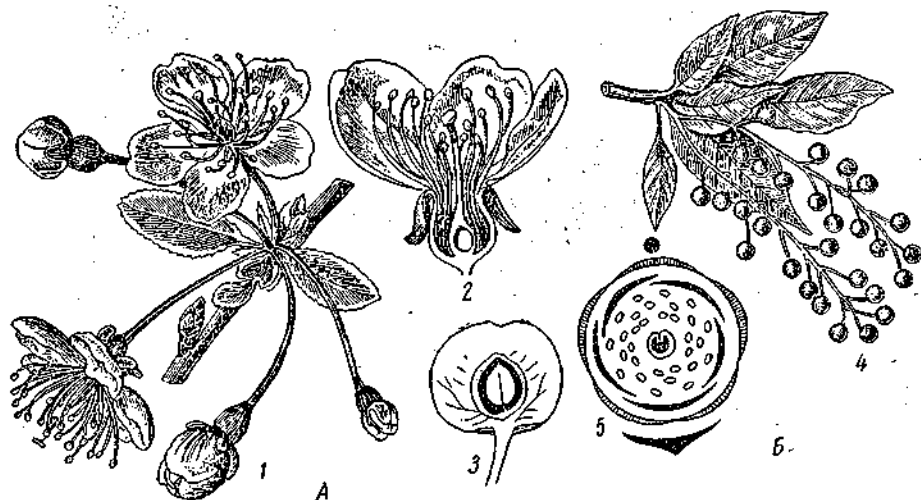


Рис. 140. Сливовые. А — вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris*); Б — черемуха обыкновенная (*Padus racemosa*);

1 — часть цветущей ветви вишни, 2 — цветок в продольном разрезе, 3 — плод в продольном разрезе, 4 — часть ветви черемухи с плодами, 5 — диаграмма цветка черемухи

плодолистика. Завязь верхняя, плод — костянка, для которого типичен твердый эндокарпий в виде косточки.

Слива (*Prunus*) — одна из древнейших плодовых культур, сорта которой объединяются под именем домашней сливы (*P. domestica*). В диком состоянии достоверно не установлена. Известностью пользуются такие сорта слив, выведенные И. В. Мичуриным, как Ренклюд реформа, Зеленый ренклюд, Ренклюд колхозный и др.

Культурная слива произошла в результате гибридизации терновника (*P. spinosa*) и алычи (*P. divaricata*).

Абрикос (*Armeniaca*) — крупные деревья с развесистой кроной. Культурные абрикосы относятся к виду *A. vulgaris*, обитающему дико в горах Средней Азии и в Китае и культивируемому главным образом на южной Украине, Кавказе и в Крыму. Культура продвинута на север благодаря зимостойким сортам, выведенным И. В. Мичуриным. Плоды употребляются в свежем виде, для варенья, хорошо сохраняются в сушеном виде (урюк, курага).

Вишня (*Cerasus*). Деревья и кустарники с белыми цветками в малочетковых зонтиках, иногда сплошь покрывающих дерево. В СССР 20 видов, распространенных на юге европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии, Западной Сибири и на Дальнем Востоке. Плоды диких видов вишни мелкие, вяжущие. Садовая, или обыкновенная вишня (*C. vi-*

lgaris), известна в большом количестве сортов (рис. 140). Целый ряд замечательных сортов вишни получен И. В. Мичуриным.

Черешня (*C. avium*). Крупные древесные растения с более крупными плодами, чем у вишни. Дикие виды встречаются на Украине и в горных лесах Кавказа. От дикой черешни произошли многочисленные сорта культурных черешен, отличающиеся мясистостью и хорошим вкусом. Многие сорта черешни выведены И. В. Мичуриным.

Черемуха (*Padus*). Деревья с белыми душистыми цветками, собранными в кисти. Плод — маленькая костянка с сочным околоплодником черного цвета и вяжущим вкусом. В лесах европейской части СССР распространена черемуха обыкновенная (*P. racemosa*), на Дальнем Востоке — черемуха Маака (*P. maackii*).

Церападус (*Cerapadus*) выведен И. В. Мичуриным путем межродовой гибридизации вишни сорта Идеал с видом черемухи *Padus maackii*. К подсемейству сливовых относятся также миндаль (*Amygdalus*), персик (*Persica*), лавровишня (*Laurocerasus*) и др.

Практическое значение растений семейства розанные огромно. Сюда относятся важнейшие плодово-ягодные растения как культурные, так и дикорастущие. Известно около 10 тыс. сортов яблони, 5 тыс. сортов груши, 2 тыс. сортов сливы, много сортов малины, клубники и т. д. Большое значение имеют представители семейства в витаминной промышленности. Многие виды культивируются как прекрасные декоративные растения.

Порядок бобовоцветные (Leguminosales)

В порядок входит одно крупное семейство Leguminosae, насчитывающее до 12 тыс. видов, распространенных на всех континентах. Порядок берет свое начало от розоцветных, с которыми непосредственно связан целым рядом общих признаков. Как у розоцветных, так и у бобовоцветных представители с актиноморфными и зигоморфными пятичленными цветками, имеются прилистники, гинецей состоит из одного плодолистика. Типичным признаком порядка является плод боб.

Сем. бобовые (Leguminosae). Древесные, кустарниковые и травянистые растения. Листья очередные, сложные, с прилистниками, редко простые. Стебли прямостоящие, вьющиеся, цепляющиеся и стелющиеся. Цветки в кистевидных и головчатых соцветиях, неправильные и правильные, с двойным околоцветником, пятичленные, реже трех- или четырехчленные. Чашечка сростнолистная, венчик свободно- или сростнолепестный. Тычинок в большинстве случаев 10, сросшихся или свободных. Пестик один, из одного плодолистика, завязь верхняя, плод — боб, вскрывающийся двумя створками по спинному и брюшному швам.

Для представителей семейства характерны особые наросты на корнях — клубеньки, которые образуются вследствие симбиоза бобовых растений с клубеньковыми бактериями, усваивающими атмосферный азот. Бобовые растения обладают способностью использовать белковые вещества, вырабатываемые клубеньковыми бактериями, в результате чего они служат азотонакопителями. Их вегетативные части, равно как и семена, отличаются высоким содержанием белков, чем и объясняются хорошие кормовые и высокие пищевые качества этих растений.

Семейство бобовые (Leguminosae) разделяется на три подсемейства: мимозовые (Mimosoideae), цезальпиниевые (Caesalpinioideae), мотыльковые (Papilionatae). Первые два подсемейства представлены преимущественно деревьями и кустарниками, распространенными главным образом в тропической зоне. Подсемейство мотыльковые состоит в основном из травянистых растений, произрастающих в умеренной зоне (рис. 141).

Главнейшие роды мимозовых: акация (*Acacia*) и мимоза (*Mimosa*). Многочисленные виды акаций распространены в Австралии и Африке. В Закавказье введена в культуру серебристая акация (*Acacia*

dealbata) родом из Австралии — красивое дерево с желтыми душистыми цветками. Род *мимоза* (*Mimosa*) распространен главным образом в Америке. Травянистое растение *мимоза стыдливая* (*Mimosa pudica*), разводимая у нас в оранжереях и теплицах, привлекает внимание способностью складывать листочки и опускать листья, реагируя на перемену силы света и прикосновение.

Из цезальпиниевых отметим рожковое дерево (*Ceratonia siliqua*), встречающееся в Средиземноморье, а также растущее дико в горах Средней Азии, плоды которого в виде длинных рожков известны под названием «цереградских рожков». Они богаты сахаром и используются как лакомство и на корм скоту.

Следует также отметить красивое североамериканское дерево гледичию (*Gleditsia triacanthos*), образующую огромные, до 40 см, простые или ветвистые колючки. Гледичия культивируется как декоративное растение на юге СССР. Один из видов этого рода (*G. caspica*) растет дико в восточном Закавказье, являясь реликтовым растением.

Подсем. мотыльковые (Papilionatae). На долю этого подсемейства приходится более половины всех видов порядка. Характеризуется своеобразным «мотыльковым» типом строения цветка. К подсемейству относятся преимущественно травы, реже деревья и кустарники. У многих вьющийся и цепляющийся усиками стебель. Листья обычно перистосложные. Цветки собраны в соцветия — кисти, реже головки. Цветки зигоморфные, пятичленные. Чашечка сростнолистная, иногда двугубая. Венчик мотыльковый, в котором задний лепесток, наиболее крупный, называется флагом, или парусом, два боковых, не сросшихся, — крыльями, или веслами, и два нижних, срастающихся вместе, — лодочкой, заключающей тычинки и пестик. Тычинок 10, часто 9 из них сросшиеся, а одна свободная. Пестик из одного плодолистика с верхней одногнездной завязью. Плод — боб, раскрывающийся двумя створками, иногда распадающийся на отдельные членики. Семена без эндосперма. Растения опыляются насекомыми, в связи с чем цветок имеет своеобразное строение.

Благодаря симбиозу с клубеньковыми бактериями вегетативные части и семена мотыльковых отличаются высоким содержанием белков. Из числа пищевых мотыльковых растений особо важны следующие роды и виды.

Горох (*Pisum*). В культуре известны два вида: горох посевной (*P. sativum*) и горох полевой, или пелюшка (*P. arvense*). У гороха посевного белые цветки, семена шаровидные, гладкие, реже морщинистые с

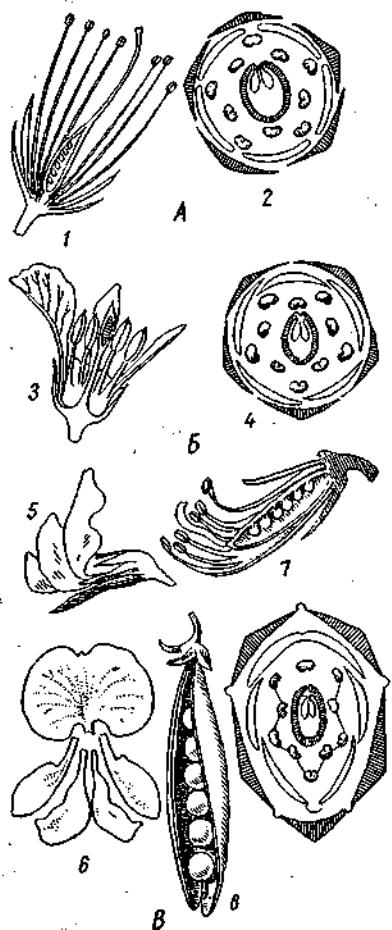


Рис. 141. Бобовые. А — подсем. мимозовые (*Mimosoideae*); Б — подсем. цезальпиниевые (*Caesalpinioideae*); В — подсем. мотыльковые (*Papilionatae*):

1 — разрез цветка, 2 — диаграмма цветка, 3 — разрез лепестка, 4 — диаграмма цветка, 5 — цветок, 6 — части венчика (парус, крылья и части лодочки), 7 — разрез через антрою и гинецей, 8 — вскрытый боб, 9 — диаграмма цветка

бесцветной кожурой и светлым рубчиком. Растения с парноперистыми листьями, имеющие крупные прилистники и заканчивающиеся ветвистыми усиками. Этот вид гороха наиболее распространен в культуре и является главной зернобобовой культурой (рис. 142, А). Посевы его доходят до 65° с. ш. У гороха полевого, или пелюшки, фиолетовые, реже красные цветки. Семена округлоугловатые, гладкие, с небольшими вмятинами, с коричневым или черным рубчиком. Окраска кожуры серо-зеленая, бурая или черная, однотонная или с крапчатым рисунком. Возделывается для кормовых целей.

Чечевица (*Lens*) — однолетнее низкорослое растение с бороздчатым ветвистым стеблем и перистосложными листьями. Верхушечный листок превращен в усик. Цветки мелкие, белые или голубые. Бобы сплюс-

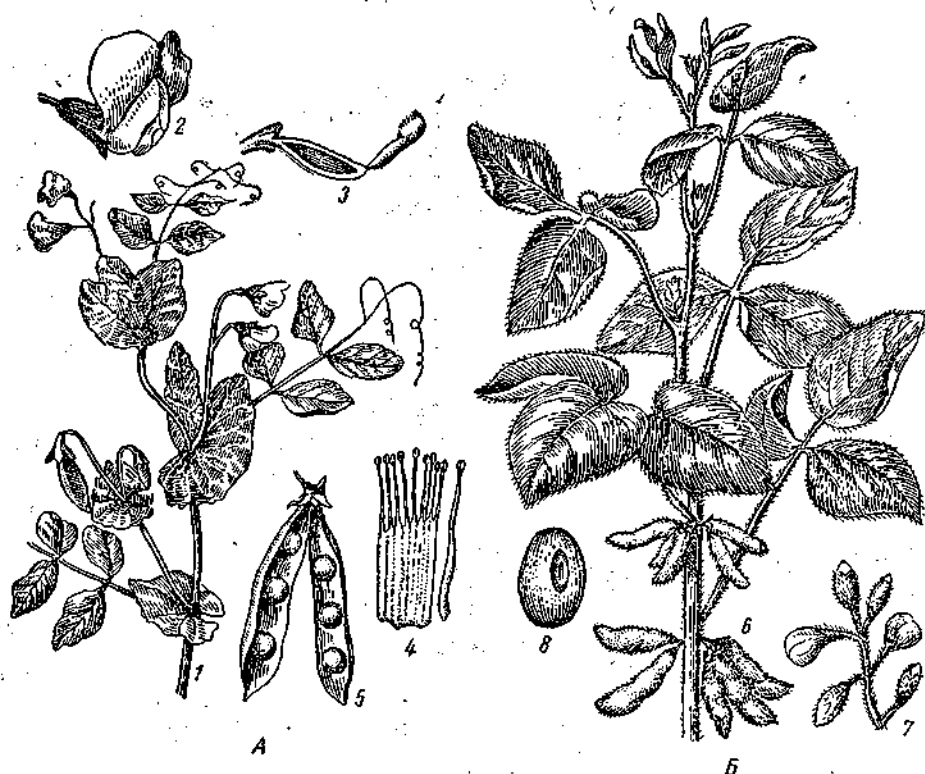


Рис. 142. Мотыльковые: А — горох посевной (*Pisum sativum*); Б — соя (*Glycine hispida*)

1 — цветущий побег, 2 — цветок, 3 — пестик, 4 — тычинки, 5 — плод боб (открытый), 6 — побег с цветками и плодами, 7 — соцветие, 8 — семя

нутые, одно-, трехсеменные, ромбической формы. Семена линзообразные, различной величины и окраски у разных сортов. Чечевица — важная продовольственная культура, известная за 2000 лет до н. э. Отличается высоким содержанием белка в зерне (32%) и соломе (8—14%).

Чина (*Lathyrus*). В диком виде в СССР встречается свыше 50 видов. Культивируется несколько видов чины, из них наибольшее распространение имеет чина посевная (*L. sativus*) — однолетнее растение с четырехгранным полегающим ветвистым стеблем. Верхушечные листочки однопарноперистых листьев превращены в ветвистые усики. Бобы сплюснутые, с двумя расходящимися ребрами по спинному шву. Семена трех-, четырехугольные, в виде клина с четырьмя гранями. Чина представляет ценность как концентрированный белковый корм, употребляемый в корм скоту. Из дикорастущих видов широко распространена на лугах чина луговая

(*L. pratensis*) — многолетнее растение с крупными желтыми цветками и чина лесная (*L. silvestris*) — многолетник с роговидными прилистниками и розовыми цветками. К роду чина относится также декоративное однолетнее растение с душистыми разнообразной окраски цветками — душистый горошек (*L. odoratus*).

Род **ф а с о л ь** (*Phaseolus*) объединяет около 230 видов, произрастающих преимущественно в тропической зоне. В СССР возделывается 7 видов. Основной, наиболее распространенный в культуре вид — фасоль обыкновенная (*Ph. vulgaris*). Однолетнее растение с вьющимся стеблем. Цветки и листья крупные. Венчик различной окраски, но чаще белый. Бобы длинные, круглые или сплюснутые, иногда четковидно вздутые, с кловом. Семена разной окраски — от белой до черной, нередко крапчатые. Фасоль обладает высокими вкусовыми качествами и питательностью и широко используется консервной промышленностью. Фасоль золотистая, или маш (*Ph. aureus*), — растение с желтыми или лилово-красными цветками, бобы узкие, длинные, без клова на конце, многосеменные, при созревании почти черные. Семена мелкие, желтые или зеленые. В диком состоянии маш неизвестен. Возделывается в среднеазиатских республиках и на Дальнем Востоке СССР, в Индии, Китае, Корее, Японии.

Декоративное значение имеет фасоль многоцветковая (*Ph. multiflorus*) — вьющееся растение с яркими крупными цветками, собранными в многоцветковые кисти.

С о я (*Glycine*) объединяет свыше 150 видов, большая часть которых произрастает в тропической Африке. Огромную роль играет соя в народном хозяйстве. Благодаря разностороннему использованию она принадлежит к числу ценнейших культур. Основные продукты, ради которых возделывается соя, — масло и мука. Семена содержат 38—45% белка, 14—25% масла и 25—27% углеводов. Из сои готовят более 100 различных видов изделий, она широко применяется в кондитерском, глициериновом и лакокрасочном производстве, для изготовления маргарина, в текстильной, пластмассовой промышленности и в медицине.

Соя культурная (*G. hispida*) — однолетнее растение до 1—1,5 м высоты. Стебель прямостоячий, ветвящийся. Листья тройчатые, крупные. Все растение покрыто грубыми рыжими или белыми волосками. Цветки в кистеобразных пазушных соцветиях. Венчик белый или фиолетовый. Бобы прямые, мечевидные и серповидно изогнутые, опушенные, коричневой, черной и мраморно-двухцветной окраски. Рубчик семени также различно окрашен. Культурная соя в диком состоянии неизвестна. На Дальнем Востоке дико обитает уссурийская соя (*G. ussuriensis*). Наибольшие площади посевов сои сосредоточены в Китае, где она возделывается с давних времен. В СССР посевы распространены на Дальнем Востоке, Северном Кавказе и в УССР (рис. 142, Б).

А р а х и с (*Arachis*) — один из наиболее важных источников растительного масла на земном шаре. Несколько видов арахиса дико произрастают в Южной Америке. В культуре распространен в Америке, Индии, Китае и СССР. Ежегодный сбор семян составляет 6,5 млн. т. У нас культура этого растения удается на юге.

Арахис, или земляной орех (*A. hypogaea*), — однолетнее травянистое растение с прямостоячим ветвистым стеблем. Листья перистые, цветки в пазушных кистях с лепестками желто-оранжевого цвета. Цветки двух типов: надземные, перекрестноопыляющиеся, и подземные, клейстогамные. После оплодотворения надземных цветков основание завязи разрастается, образуя длинную тонкую ножку — **г и н о ф о р**. Гинофор растет вниз и внедряет завязь в почву, где и развивается одногнездный плод — боб, коконообразный, не раскрывающийся, с перетяжками. Створки боба рыхлые, с сетчатой поверхностью. Число семян в бобах 1—7. Семена содержат до 56% масла и до 38% белка и в большом количестве идут на

кондитерские изделия (халва, печенье, шоколад), приготовление маргарина и др.

Род **люпин** (*Lupinus*) содержит около 200 видов, из которых некоторые вошли в культуру. Травянистые растения с характерными пальчатосложными листьями с 5—11 листочками. Цветки в кистях, белые, желтые или синие. Бобы опушенные, вздутые, с почковидными семенами различной окраски. В сельскохозяйственном отношении важны желтый (*L. luteus*), узколистный (*L. angustifolius*) и белый (*L. albus*) люпины. Многолистный люпин (*L. polyphyllus*) широко распространен как декоративное растение (рис. 143, Б).



Рис. 143. Мотыльковые. А — клевер луговой (*Trifolium pratense*); Б — люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus*)

Люпин — хороший азотонакопитель, в связи с чем его используют в виде зеленого удобрения. Семена его очень богаты белком и ценны как корм. Но люпин во всех частях, в том числе и в семенах, содержит много алкалоидов. В настоящее время выведены безалкалоидные сорта люпина, что позволяет широко использовать его в качестве кормовой зернобобовой культуры.

Вика (*Vicia*). Обширный род, представленный большим разнообразием видов, растущих на лугах и в степях в качестве сорнополевых растений. Некоторые виды являются ценными зернобобовыми и кормовыми растениями. Конские бобы (*V. faba*) — продовольственная и кормовая культура, используемая в пищу и как концентрированный корм для животных. Однолетнее растение с четырехгранным, полым внутри, прямостоячим стеблем. Листья парноперистосложные с усиком, редуцированным

в остроконечие. Цветки в пазушных кистях, крупные, белые, с черными пятнами на крыльях. Бобы крупные, вздутые, бархатистые. Семена плоские, различной величины и окраски. В качестве ценных кормовых растений широко культивируются вика посевная (*V. sativa*) и вика мохнатая, или озимая (*V. villosa*). Кроме того, кормовую ценность имеют широко распространенные в СССР дикорастущие виды: мышиный горошек (*V. cracca*), вика тонколистная (*V. tenuifolia*), вика панонская (*V. panonica*) и др.

К л е в е р (*Trifolium*). Однолетние и многолетние травы с характерными тройчатыми листьями. Цветки собраны в мелкие головки красного, белого и желтого цвета. Плод — боб с одним, реже 2—6 семенами. Во флоре СССР около 50 видов, многие из которых распространены повсеместно.

Самый важный кормовой вид клевера — клевер луговой (*T. pratense*), отдельные формы которого вошли в культуру (рис. 143, А). Кроме лугового клевера, культивируется также розовый, или шведский, клевер (*T. hybridum*).

Прекрасным пастбищным растением является клевер ползучий (*T. repens*) — многолетник с ползучими укореняющимися стеблями и белыми цветками. Дико растет повсюду.

Л я д в е н е ц (*Lotus*). В СССР встречается 12 видов, большинство которых служат хорошими кормовыми растениями. Особенно большое значение имеет лядвенец рогатый (*L. corniculatus*) — многолетник с непарноперистыми листьями, из которых нижняя пара придвинута к стеблю и похожа на прилистники.

Л ю ц е р н а (*Medicago*), как и клевер, обильно представлена многими видами во флоре СССР и широко распространена в качестве кормовой культуры. Многолетние, реже однолетние растения с тройчатыми листьями. Хозяйственно ценными видами являются люцерна посевная (*M. sativa*) с синими цветками и спирально закрученными бобами и люцерна серповидная (*M. falcata*) с желтыми цветками и серповидно изогнутыми бобами. Люцерна принадлежит к лучшим кормовым травам (рис. 144).

Э с п а р ц е т (*Onobrychis*). Многолетники с перистыми листьями и розовыми цветками, собранными в кисти. В СССР произрастает более 30 видов, преимущественно на Кавказе. Некоторые виды вошли в культуру и представляют собой очень ценные засухоустойчивые травы (рис. 144, Б). Из них распространены эспарцет песчаный (*O. arenaria*), закавказский (*O. transcaucasica*) эспарцет виколистный (*O. viciifolia*).

Д о н н и к (*Melilotus*). Двулетние и однолетние растения с тройчатыми листьями и высоким ветвистым стеблем. Цветки желтые или белые, боб маленький, одно-двухсеменной, нераскрывающийся. Дико растет повсеместно, кроме Крайнего Севера. Наиболее распространен донник желтый (*M. officinalis*).

Нередко засоряет зерновые поля. Отличается сильным характерным запахом от присутствия кумарина.

Донник белый (*M. albus*) сходен с предыдущим видом, но имеет белые цветки. Бобы сетчатоморщинистые, семена без пятен, желтые. Донники ценятся как хорошие азотонакопители и отличаются высокой засухоустойчивостью и солевыносливостью. **С е р а д е л л а** (*Ornithopus*). Однолетники с приподнимающимися, прямостоячими или лежащими стеблями и непарноперистыми листьями. Цветки в головчатых соцветиях или зонтиках, боб линейный, сжатый, членистый. В СССР известны 3 вида как сорные и как кормовые. *O. sativus* имеет исключительное значение для улучшения песчаных почв.

С о л о д к а (*Glycyrrhiza*). Многолетники с бело-фиолетовыми цветками в длинных кистях. Распространены в степях и полупустынях. Порошок из корней солодки применяется в медицине и пищевой промышленности. В СССР ежегодно заготавливают до 500 т корня солодки.

Термопсис, или мышатник ланцетовидный (*Thermopsis lanceolata*). Многолетний ядовитый карантинный сорняк. Распространен в степях Заволжья, Сибири и Средней Азии. Ценное лекарственное растение, заменяющее импортный корень ипекакуаны.

Дрок красильный (*Genista tinctoria*) и индигофера красильная (*Indigofera tinctoria*) служат сырьем для получения красок. Из желтых цветков дрока добывают яркую желтую краску. *I. tinctoria* — источник прочной синей краски индиго. Первый растет в степях и отчасти в борах, вторая культивируется в тропической и субтропической зонах.

Астрагал (*Astragalus*). Однолетние и многолетние травянистые растения, полукустарники, иногда кустарники. В СССР насчитывается свыше 800 видов. Встречаются во всех зонах СССР, но главным обра-

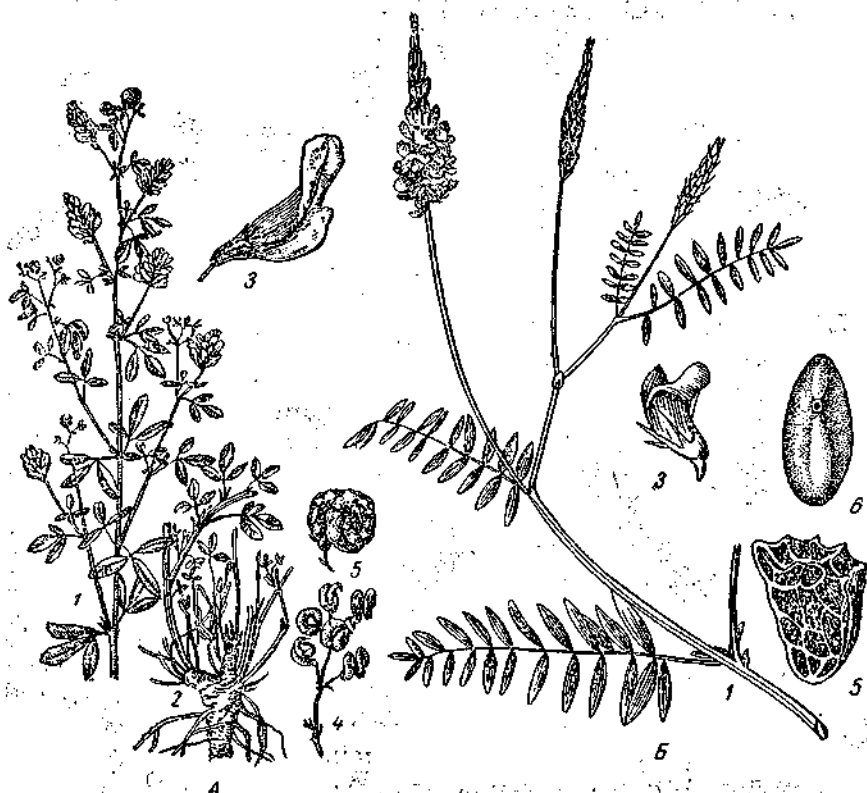


Рис. 144. Мотыльковые. А — люцерна посевная (*Medicago sativa*); Б — эспарцет (*Onobrychis*):
1 — цветущая ветвь, 2 — нижняя часть растения, 3 — цветок, 4 — ветвь с плодами, 5 — плод боб, 6 — семя

зом сосредоточены в Средней Азии и на Кавказе. Астрагалы — характерные растения пустынь, горных склонов.

Из некоторых видов астрагала, произрастающих в Средней Азии, добывают камеди, необходимые для текстильной, кожевенной, спичечной, парфюмерной промышленности, а также в кондитерском производстве.

Сандальное красное дерево (*Pterocarpus*) и африканское черное дерево (*Dahlbergia*) дают исключительной ценности цветную древесину.

Распространенная желтая акация (*Caragana arborescens*) и дереза (*C. frutex*) используются для живых изгородей.

Из приведенного ясно исключительно большое практическое значение и разностороннее использование растений семейства Leguminosae.

Порядок мальвоцветные (Malvales)

Мальвовые продолжают собой одну из линий развития предков розоцветных. С ними их роднит целый ряд общих признаков. У тех и других листья с прилистниками, актиноморфное строение цветка пятерного типа, нередко есть подчашие. Тычинок много, срастающихся в одну общую трубку или отдельными пучками. Гинецей ценокарпный, пестик с верхней завязью. Особенность порядка — разветвленные волоски на стеблях и сплюснутое развитие склеренхимных волокон. К порядку относятся семейства: мальвовые, линовые, баобабовые и стеркулиевые. Рассмотрим типичное и наиболее важное в практическом отношении семейство мальвовые.

Сем. мальвовые (Malvaceae). Травы, кустарники, деревья. Листья простые, цельные или лопастные, с прилистниками. Цветки одиночные или в верхушечных соцветиях, обоеполые, правильные, пятичленные. Чашечка нередко спайнолистная, венчик раздельный, лепестки в бутоне

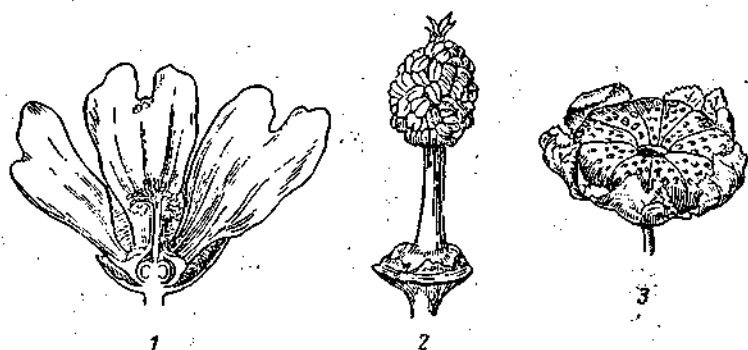


Рис. 145. Мальва лесная (*Malva silvestris*):

1 — разрез цветка, 2 — тычиночная трубка, 3 — плод многораздельная сборная семянка

скрученные, с крупными окутывающими бутон прицветниками (подчашием). Тычинок много, расположены в два круга. Во внешнем круге пять тычинок, внутренних, многочисленных, сросшихся своими нитями в пучки или в трубочку. Пестик из трех или многих плодолистиков с верхней завязью.

Плод — многосеменная коробочка или орешки (рис. 145).

Обширное семейство, насчитывающее около 75 видов, распространенных за исключением полярных стран по всему земному шару.

Хлопчатник (*Gossypium*) — наиболее важный род этого семейства. Хлопковое волокно («белое золото») — основное сырье хлопчатобумажной промышленности. Хлопчатник представляет собой многолетний тропический полукустарник до 3—6 м высотой. В странах умеренного климата он возделывается как однолетнее растение. Листья черешковые, очередные, трех-, пятипальчатолопастные. Различают два рода ветвей: ростовые и плодущие. Первые — моноподиальные — обычно неплодущие, вторые — симподиальные — плодущие, укороченные, несущие на себе цветки и коробочки. У основания цветка находится трехчленная «наружная чашечка», состоящая из трех широких зазубренных прицветников. Чашечка цветка зеленая, сростнолистная, пятизубчатая, в форме низкой каймы, охватывающей венчик. Пять лепестков венчика окрашены в бледно-желтый или кремовый цвет. Некоторые виды хлопчатника у основания лепестка имеют красное пятно. Многочисленные тычинки срастаются нитями в трубочку, основание которой срастается с лепестками. Пестик из 3—6 плодолистиков, завязь верхняя. Лопастное рыльце располагается выше тычиночной трубки. Плод — коробочка округло-яйцевидной формы, открывающаяся по швам 3—4—5 створками. Цветет хлопчатник



Рис. 146. Хлопчатник (*Gossypium*):

1 — цветущая ветвь, 2 — цветок, 3 — диаграмма цветка, 4 — пераскрывающаяся коробочка, 5 — коробочка в поперечном разрезе, 6 — раскрывающаяся коробочка, 7 — семя с расчесанными волокнами

один день. Рано утром цветки раскрываются, после полудня венчик начинает краснеть и к вечеру, увядая, закрывается. Затем венчик становится фиолетовым, засыхает и опадает (рис. 146). Возделывается хлопчатник из-за длинных одноклеточных белых волосков, покрывающих семя, которые используются как прядильный материал (хлопок, вата). Длина волосков зависит от вида и сорта хлопчатника и колеблется от 10 до 65 м. Волокна состоят почти из чистой клетчатки и снаружи покрыты восковым налетом, придающим волокну блеск.

В семенах хлопчатника содержится от 18 до 27% масла, годного в пищу и для технических надобностей. Хлопковый жмых включает до 40% белка и служит концентрированным кормом для сельскохозяйственных животных.

Из 20 видов хлопчатника производственное значение для СССР имеют три вида: хлопчатник обыкновенный — упланд (*G. hirsutum*) родом из Центральной Америки. Это самый распространенный вид в СССР и на земном шаре. Хлопчатник тонковолокнистый (египетский, перуанский — *G. barbadense*), происходящий из Южной Америки и широко возделывавшийся в Средней Азии. Хлопчатник травянистый, или гуза (*G. herbaceum*), ныне полностью вытесненный высококачественными сортами первых двух видов хлопчатника. Главное место в производстве хлопчатника в СССР принадлежит среднеазиатским республикам, второе место занимают республики Закавказья.

К е н а ф, или африканский джут (*Hibiscus cannabinus*). Однолетнее растение, достигающее 3—4 м высоты, с пальчатосложными листьями. В стебле находятся крупные лубяные волокна, пригодные для изготовления тканей, шпагата, веревок и т. п. Семена содержат 18—20% масла, используемого в мыловарении, в кожевенной и лакокрасочной промышленности. В СССР посевы кенафа размещены в Узбекской, Киргизской, Казахской ССР, на Северном Кавказе и Украине.

К а н а т н и к, или китайский джут (*Abutilon avicennae*). Однолетнее травянистое растение, достигающее 4 м в высоту, с крупными цельными сердцевидными листьями. Встречается в степных районах, от Бесарабии до Китая. Возделывается на юге СССР — Северном Кавка-

зе и в Азербайджане. Волокно по качеству ниже, чем у кенафа, используется для получения канатов, мешковины.

А л т е й (*Althaea officinalis*) — многолетник, распространенный в средней и южной полосах европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии. Важное лекарственное растение, используемое в медицине при кашлях как средство, уменьшающее раздражение. Другой вид этого рода — шток-роза (*A. rosea*) — широко известен в качестве декоративного комнатного растения.

Типичный представитель мальвовых — род **мальва** (*Malva*). Однолетние и многолетние травы, широкораспространенные в Северном полушарии. В СССР насчитывается 20 видов, некоторые из них являются сорными растениями. К ним относятся мальва обыкновенная (*M. neglecta*), мальва лесная (*M. silvestris*) и др.

Практическое значение семейства мальвовых огромно, так как к нему принадлежат важнейшие прядильные культуры (хлопчатник, канатник, кенаф). Большое значение имеют представители семейства для медицины (хлопчатник, алтей), для маслодельной промышленности, употребляемые в корм скоту. Наконец, среди мальвовых находятся декоративные виды.

Порядок гераниецветные (Geraniales)

По своему происхождению и по целому ряду признаков порядок примыкает к мальвоцветным. Дальнейшее развитие гераниецветных пошло в сторону преобладания травянистых форм, уменьшения числа тычинок и плодолистиков. Цветки чаще правильные с пятичленными кругами, но есть и зигоморфные. Завязь верхняя. Некоторым родам свой-



Рис. 147. Герань лесная (*Geranium silvaticum*):

1 — верхняя часть растения с цветками, 2 — часть корневища и основание надземной части растения, 3 — диаграмма цветка

ственные стаминодии и свободные столбики. Порядок объединяет 8 семейств, из которых наибольшее распространение и хозяйственное значение имеют семейства гераниевые, леновые, кисличные.

Сем. гераниевые (Geraniaceae). Травянистые однолетние или многолетние растения с простыми, цельными или рассеченными, иногда сложными листьями с прилистниками, расположенными спирально или супротивно. Цветки пятичленные, актиноморфные, реже зигоморфные. Околоцветник двойной. Лепестки венчика различной окраски. Тычинок 5, 10 или 15, в основании сросшихся между собой или свободных. Плодолистиков 5, завязь пятигнездная, верхняя. Сросшиеся плодолистики в верхней части образуют клювовидный отросток. Столбик заканчивается пятилучевым рыльцем. Плоды — коробочки или распадающиеся на односеменные членики с удлиненными придатками. Семейство содержит около 650 видов.

Наиболее распространенный род — герань (*Geranium*) — объединяет свыше 300 видов. В нашей флоре 55 видов травянистых растений лугов и лесов. Весьма распространена герань луговая (*G. pratense*). Это многолетнее растение с пальчатолопастными супротивными листьями, с бурными пленчатыми прилистниками и крупными сине-фиолетовыми цветками. Широко распространена также герань лесная (*G. silvaticum*) с цветками розовой окраски (рис. 147).

Род пеларгония (*Pelargonium*) широко известен, так как включает декоративные растения с яркой эффектной окраской цветков под именем «гераней», распространенных в комнатной и оранжерейной культуре. В Закавказье культивируется эфирноосное растение (*P. roseum*), содержащее ценное масло, сходное с дорогостоящим розовым и имеющее промышленное значение.

Аистник (Erodium). Однолетние и многолетние травы с перистыми жестковолосистыми листьями. Цветки с лепестками неодинаковой величины. По всей европейской части СССР, на Кавказе, в Западной Сибири на полях и огородах встречается сорное растение *E. cicutarium*.

Сем. леновые (Linaceae). Травы или кустарнички с простыми цельными сидячими очередными или супротивными листьями с прилистниками или без них. Цветки правильные, пятичленные, чашелистики остаются при плодах, лепестки свободные. Тычинок 5—10. Завязь из пяти плодолистиков, верхняя. Плод — коробочка с 2—5 гнездами. Лен (*Linum*) — важнейший род семейства. Из 300 видов во флоре СССР отмечено 40, произрастающих преимущественно в горных и степных областях. Лен посевной (*L. usitatissimum*) широко распространен в культуре как волокнистое и масличное растение. Это травянистый однолетник с прямостоячим в той или иной степени ветвистым стеблем, покрытым очередными бесчерешковыми узкими листьями без прилистников. Цветки в рыхлых соцветиях, пятичленные; раздельные лепестки ярко-голубой (иногда белой) окраски. Плод — коробочка, семена овальные, плоские, гладкие и блестящие. Оболочка семян в воде ослизняется. Семена льна содержат до 45% жирного масла (рис. 148).

Стебель льна в коре содержит механическую ткань — лубяные волокна, расположенные пучками, которые выделяются при помощи мочки льна и трепания. При мочке льна происходит пектиновое брожение, вызываемое бактериями, в результате чего ткани мацерируются и волокна отделяются. Последующим механическим процессом — трепанием — пучки волокон освобождаются от других тканей и идут на приготовление пряжи. Масло, получаемое из семян, используется в пищу, а также является первоклассным техническим маслом, из которого добывают олифу. Жмыхи богаты белками и служат питательным кормом для скота.

В зависимости от характера культуры возделываются в основном три группы сортов: лен-долгунец, лен-кудряш и лен-межеумок. Лен-долгунец обладает длинным (до 125 см) маловетвящимся стеблем, а лен-кудряш низкорослый и сильно ветвящийся. Первый культивируется пре-

имущественно для получения волокна, второй и лен-межеумок возделываются на масло. Вне СССР лен возделывается главным образом на масло, у нас же преобладает культура льна на волокно, поэтому наибольшая часть льняного волокна производится в СССР. Культура льна известна с давних времен и представляет собой одну из важнейших технических культур. Сорняком культурного льна является лен-прыгунец (*L. crepitans*).

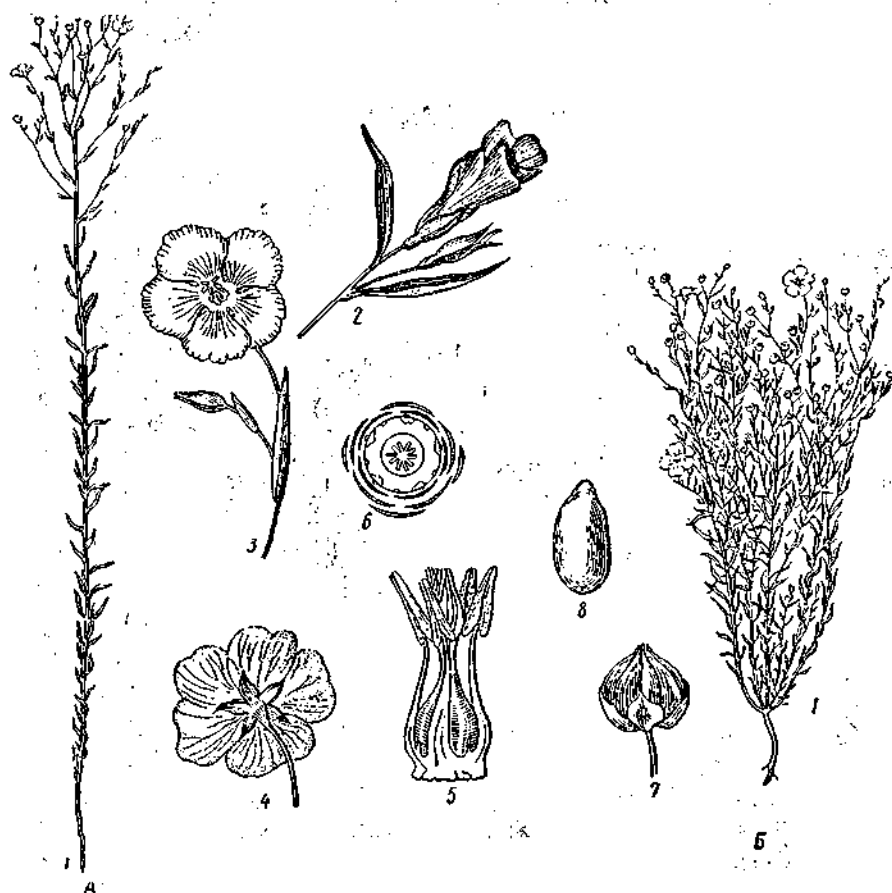


Рис. 148. Лен посевной (*Linum usitatissimum*). А — лен-долгунец; Б — лен-кудряш:

1 — цветущее растение, 2 — бутон, 3 — цветок (вид сверху), 4 — цветок (вид снизу), 5 — тычинки и пестик, 6 — диаграмма цветка, 7 — плод, 8 — семя

tans), высыпаящий свои семена из раскрывающихся после созревания коробочек.

Лен-долгунец возделывается в районах умеренно теплого и влажного климата. Районы культуры льна-кудряша — республики Средней Азии и Закавказья. Лен-межеумок возделывается для получения масла и волокна в лесостепной части Украины, в Курской, Воронежской, Куйбышевской, Саратовской областях, в Башкирии и Татарии, на Северном Кавказе и частично в Сибири.

Порядок трехрешковые (Tricocales), или молочаецветные (Euphorbiales)

Систематическое положение порядка нельзя признать окончательно установленным. По признакам андроея (срастание и ветвление тычинок) одни систематики рассматривают молочаецветные как дальнейшее раз-

вите Malvales, другие сближают их с гераниецветными и другими порядками. При этом однополость цветков, свойственная порядку, признается вторичным признаком. Большинство видов обитает в тропическом поясе. Наибольшее распространение и практическое значение и наиболее характерные признаки порядка имеют представители семейства молочайных.

Сем. молочайные (Euphorbiaceae). Большое семейство, состоящее из 720 видов, распространенных в умеренной и тропической зонах. Растения древесные, кустарниковые или травянистые с простыми листьями и прилистниками. Цветки в сложных соцветиях, невзрачные, часто с простым околоцветником. Иногда цветки голые вследствие редукции околоцветника. Тычинок от одной до многих. Пестик один из трех плодolistиков с трехгнездной верхней завязью. Плод — коробочка, распадающаяся на три орешка, реже костянка или ягода.

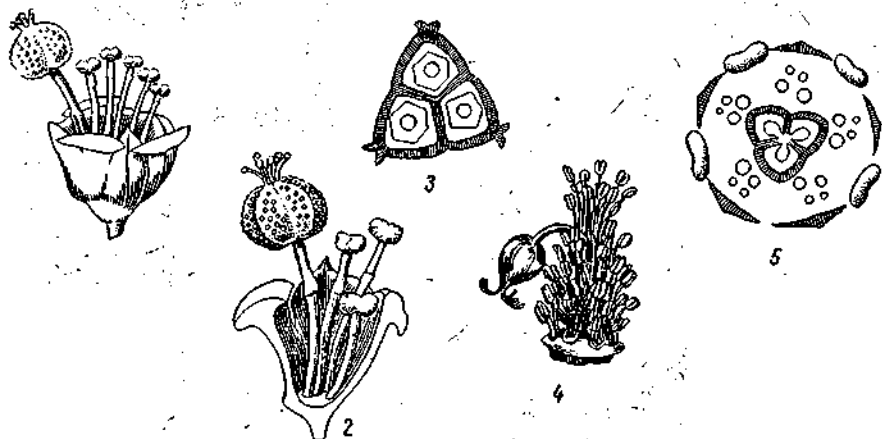


Рис. 149. Цветок молочая (*Euphorbia*):

1 — мужские цветки и женский, окруженные чашечковидным покрывалом, 2 — то же в разрезе, 3 — поперечный разрез завязи, 4 — бокальчик, диаций, 5 — диаграмма цветка

Молочай (*Euphorbia*). Большой род, содержащий около 1600 видов, из которых 160, часто являющихся сорными и ядовитыми, произрастают в СССР. Травянистые растения, выделяются среди других оригинальным строением соцветия, морфологически сходного с одним цветком. Такие элементарные соцветия называют **циациями**. В них женский цветок, состоящий из одного пестика с трехраздельным столбиком, сидит на длинной цветоножке и окружен одностолбичными цветками, сидящими на коротких цветоножках. Все соцветие окружено сросшимися листочками в виде бокальчика, напоминающего простой сростнолистный околоцветник. В свою очередь, эти элементарные соцветия — бокальчики (рис. 149) собраны в сложное зонтиковидное соцветие, окруженное оберткой из желтоватых листочков — прицветников. Плод — коробочка. Растения опыляются насекомыми. В листьях и стеблях содержится ядовитый млечный сок, вытекающий при повреждениях.

В СССР распространен молочай лозный (*E. virgata*). Молочай засушливых районов земного шара часто имеют своеобразный и оригинальный облик. Суккулентный характер таких растений делает их похожими на кактусы.

Большую практическую роль играют растения, содержащие в млечном соке каучук. К ним относится важнейший каучуконос — **бразильская гевея (*Hevea brasiliensis*)**. В коре этого дерева, достигающего 20—30 м высоты, образуется большое количество млечного сока (латекса), содержащего 34—37% каучука. В дикорастущем состоянии произрастает в Бразилии, по берегам Амазонки. Каучук, получаемый из гевей, считается

ся наилучшим. Культура гевеи распространена в тропических районах, особенно на Яве, Суматре и дает до 90% всей мировой продукции каучука.

Т у н г (*Aleurites*) — дерево с крупными костянковидными нераскрывающимися плодами. Семена содержат до 60% очень ценного масла, применяемого в производстве эмалей, лаков и красок. Масло — необходимое сырье в авиастроительной, судостроительной, электротехнической и других промышленности. Наибольшее значение имеют китайское (*A. fordii*) и японское (*A. cordata*) тунговое дерево. Оба вида широко культивируются в советских влажных субтропиках.

К л е щ е в и н а (*Ricinus communis*) — небольшое древовидное растение Африки, разводимое в умеренных областях как однолетник. Листья

крупные, пальчато-сложные, на длинных черешках. Стебель и побеги заканчиваются кистями. В соцветиях нижние цветки мужские, верхние — женские. В мужских цветках тычинки разветвлены, в женских пестик состоит из трех плодолистиков с тремя двураздельными столбиками и верхней завязью. Плод — трехгранная коробочка, покрытая шипами. В семенах содержится до 60% жирного масла и алкалоид рицинол.

Касторовое масло применяется в медицине как слабительное, в технике для смазки авиационных моторов, а также в лакокрасочной, мыловаренной, парфюмерной и других промышленности (рис. 150).

Кроме указанных растений, хозяйственно ценны многие тропические виды молочайных как красильные, дубильные, волокнистые и пищевые растения.

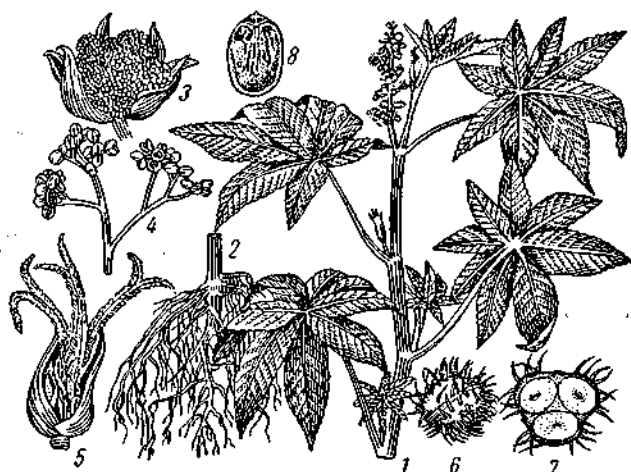


Рис. 150. Клещевина (*Ricinus communis*):

1 — верхняя часть побега, 2 — корень, 3 — мужское соцветие, 4 — мужские цветки, 5 — женские цветки, 6 — плод, 7 — плод в разрезе, 8 — семя

Порядок сумахоцветные (Anacardiales)

Сумахоцветные близки к порядку гераниецветных. Цветки тех и других имеют много общих признаков, но отличаются тем, что у сумахоцветных в цветке развиваются нектарники, образующие диск. Кроме того, в их вегетативных органах содержатся секреторные клетки и секреторные вместилища с эфирными маслами и смолами.

Сем. рутовые (Rutaceae). Деревья, кустарники, реже травы с очерченными, иногда супротивными простыми или сложными листьями. На поверхности листьев имеются железки в виде просвечивающих точек. Цветки правильные, реже неправильные. Чашечка и венчик 4—5-членные. Тычинок вдвое больше лепестков венчика. Вследствие разрастания цветоложа развит нектароносный диск, привлекающий насекомых. Плодолистиков чаще всего 4—5. Завязь верхняя, многосемянная. Плоды разнообразны: костянка, коробочка, ягода; плод сложный.

Семейство обширное, но его многочисленные виды распространены главным образом в тропических и субтропических странах. На основе

различия в строении плодов семейство подразделяется на подсемейства, из которых практически наиболее важно подсемейство цитрусовые (*Aurantioideae*).

Род **ц и т р у с** (*Citrus*) состоит из 16 видов, родина которых — тропические и субтропические области Южной и Юго-Восточной Азии (Китай, Индия). Вечнозеленые древесные или кустарниковые растения с черешковыми листьями с просвечивающимися железками. Черешки бывают крылатыми, а листовая пластинка представляет собой среднюю дольку сложного тройчатого листа, у которого боковые дольки не развились. Нередко растения с колючками. Цветки располагаются большей частью пучками в пазухах листьев. Они актиноморфны, с раздельными белыми или розовыми душистыми лепестками. Чашечка сростнолистная, тычинок много, сросшихся пучками. Пестик — из многих плодолистиков с верхней завязью. Плод — многонездная ягода с сочным околоплодником, экзо-

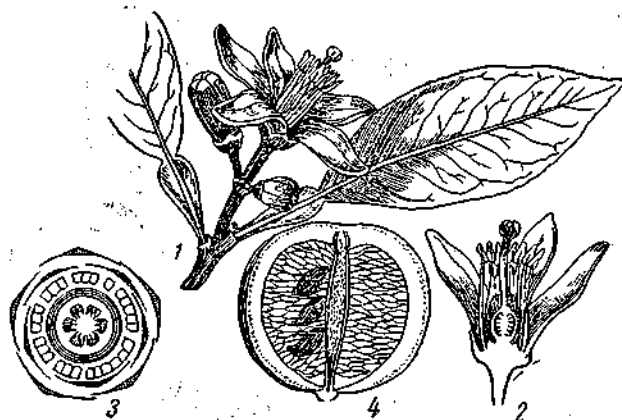


Рис. 151. Апельсин (*Citrus aurantium*):

1 — цветущая ветвь, 2 — разрез через цветок, 3 — диаграмма цветка, 4 — продольный разрез плода

карпный, богат эфиромасличными железками. От околоплодника внутрь вырастают клетки с сочным содержимым, которые и составляют съедобную мякоть плода. Семена нередко отличаются многозародышевой, из зародышей развивается обычно один (рис. 151).

В СССР цитрусовые культивируются во влажных районах Закавказья и на Черноморском побережье. Культура продвигается в более сухие и северные области. Часто при-

меняется метод траншейных культур. Плоды цитрусовых обладают высокой ценностью. Апельсин считается лучшим из известных плодов. Кроме приятного вкуса, они содержат эфирные масла и витамины.

У нас культивируются сладкий апельсин (*C. sinensis*) — дерево родом из Китая; мандарин (*C. reticulata*) — небольшое, обильно плодоносящее дерево, наиболее выносливое в наших условиях из всех цитрусовых; помаранец, или горький апельсин (*C. aurantium*) — дерево, плоды которого имеют горьковатую мякоть и толстую грубую кожуру, очень богатую эфирными маслами.

Л и м о н (*C. limon*). Плоды с бледно-желтой кожурой и мякотью кислого вкуса, содержащей много лимонной кислоты и витамина С. В наших условиях разводится листопадный колючий кустарник родом из Северного Китая — **лимон трехлисточковый** (*Poncirus trifoliata*) с мелкими шаровидными плодами. Он не представляет большого интереса, но, будучи морозостойким, служит в качестве подвоя для других цитрусовых.

Из других представителей семейства рутовых отметим **руту обыкновенную** (*Ruta graveolens*) — голубовато-зеленое травянистое растение, распространенное на юге европейской части СССР и на Кавказе. Употребляется в народной медицине. **Ясенец** (*Dictamnus*) — травянистое растение, широко распространенное на юге и юго-западе СССР. Отличается большим количеством железистых волосков, обильно выделяющих эфирные масла.

Пробковое, или бархатное, дерево (*Phellodendron amurense*) распространено на Дальнем Востоке по Амуру, покрыто сильно развитой коркой наподобие пробкового дуба, но менее мощной, достигающей 2—4 см толщины. Используется древесина и пробка.

Порядок крушиноцветные (Rhamnales)

Порядок крушиноцветные характеризуется четырехкратным цветком с развитым в нем диском. Вторым признаком сближает его с порядком сумачоцветные, а первый показывает дальнейшее развитие от этого порядка, имеющего пятикратные сросшиеся цветки с диском. Деревья или кустарники, редко травы с простыми или сложными очередными листьями. К порядку относятся семейства крушиновые и виноградные.



Рис. 152. Виноград (*Vitis vinifera*):

1 — часть ветви, 2 — продольный разрез через цветок, 3 — цветок после опадения колпачка — венчика, 4 — продольный разрез ягоды, 5 — сложная кисть со зрелыми ягодами, 6 — диаграмма цветка, 7 — семя в разрезе

Сем. виноградные (Vitaceae). Многолетние лазающие кустарники или лианы с развитыми усиками стеблевого происхождения. Листья с прилистниками, простые, лопатные и пальчатосложные, располагающиеся спирально. Соцветие — сложная кисть. Цветки мелкие, обоеполые или однополые, 4—5-членные, с железистым опушением. Чашечка сильно редуцирована, а лепестки срастаются верхними концами, образуя колпачок, опадающий во время цветения. Тычинок 5, завязь верхняя, из двух плодолистиков, двугнездная. Плод — ягода. Семейство включает около 600 видов, распространенных в тропических и субтропических областях.

Важнейший род — виноград (*Vitis*), состоящий из более 30 видов, растущих дико главным образом в Северной Америке и Восточной Азии. В СССР дикорастущий виноград (*V. silvestris*) встречается в Закавказье и Туркмении. От него произошли культурные формы винограда (*V. vinifera*), возделываемые в большом количестве сортов по всему Средиземноморью, в Америке, на юге Африки, в Австралии, Новой Зеландии и др. В СССР его возделывают в Средней Азии, в Крыму, на Кавказе, в Молдавии и на юге Украины. Благодаря работам И. В. Мичурина, который вывел морозоустойчивые сорта, граница возделывания винограда продвинулась на север и достигла широты Москвы и Казани (рис. 152).

Для скрещивания с крупноплодными южными сортами винограда И. В. Мичурин использовал амурский виноград (*V. amurensis*), произрастающий в виде крупной лианы на Дальнем Востоке в южноуссурийских лесах, способный выносить морозы до -40°C . Этот вид обладает крупными съедобными плодами сизо-черного цвета и кисло-сладкого вкуса. В качестве декоративного растения, оплетающего стены, у нас культивируется под именем «дикого винограда» лазающий кустарник с крупными темно-зелеными пальчатосложными листьями родом из Северной Америки — *Parthenocissus* (*Ampelopsis*) *quinquefolia*.

Практическое значение семейства огромно. Виноград — одно из важнейших растений в плодоводстве. Ягоды винограда питательны, содержат много сахаров, органических кислот, витаминов B_1 , B_2 , C и обладают лечебными свойствами. Они являются важнейшим продуктом винодельческой, пищевой и консервной промышленности.

Порядок зонтикоцветные (Umbelliflorae)

Крупный порядок, примыкающий к предыдущим и имеющий с ними ряд общих признаков. Так, например, в цветках зонтикоцветных, как у сумахоцветных и крушиноцветных, образуется диск, выделяющий нектар, и опыление происходит при посредстве насекомых. Однако в процессе дальнейшего развития у зонтикоцветных сильно редуцируются чашечки и их роль в соцветии выполняют общая и частные обертки. Уже всем представителям порядка свойственна нижняя завязь. В состав его входят три семейства, из которых самое большое и важное — семейство зонтичные.

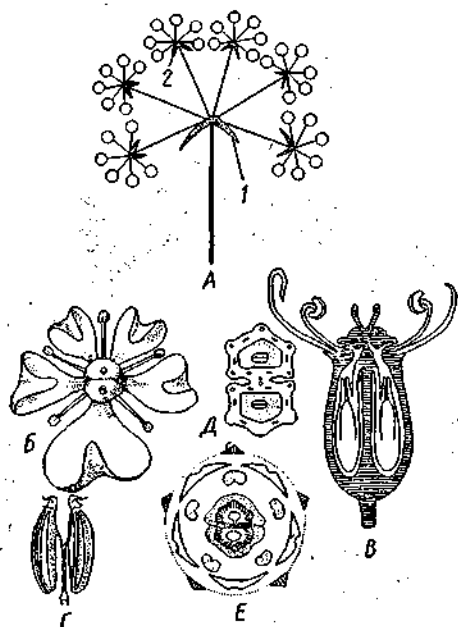


Рис. 153. Зонтичные. А — сложный зонтик; Б — цветок; В — продольный разрез цветка; Г — плод; Д — плод в поперечном разрезе; Е — диаграмма цветка:

1 — обертка, 2 — оберточка

Сем. зонтичные (Umbelliferae). Обширное семейство, состоящее из 200 родов и около 3000 видов, распространенных в умеренной зоне Северного полушария. Растения травянистые и лишь редко кустарники. Листья однократно или многократно рассеченные, без прилистников, изредка цельные, спирально расположены и имеют влагалища. Стебель голый. Соцветие — простой или сложный зонтик, иногда головка. У многих зонтичных в основании сложного или простого зонтика есть обертка из кроющих листьев. В случае сложного зонтика обертки могут быть и в основании каждого простого зонтика, тогда различают общую обертку у основания сложного зонтика

и частные обвертки при основании простых зонтиков — лучей второго порядка. Цветки правильные (иногда краевые цветки немного неправильные, обоеполые, иногда раздельнополые. Чашечка редуцированная, пятизубчатая, венчик из 5 лепестков, тычинок 5, плодolistиков 2. Завязь нижняя, двухгнездная, распадающаяся при созревании на два односеменных, сухих плодика — семанки, прикрепленные к разделенному на две веточки к а р п о ф о р у, который образуется из краевых частей плодolistиков. Такой плод получил название двусемянки. Семена

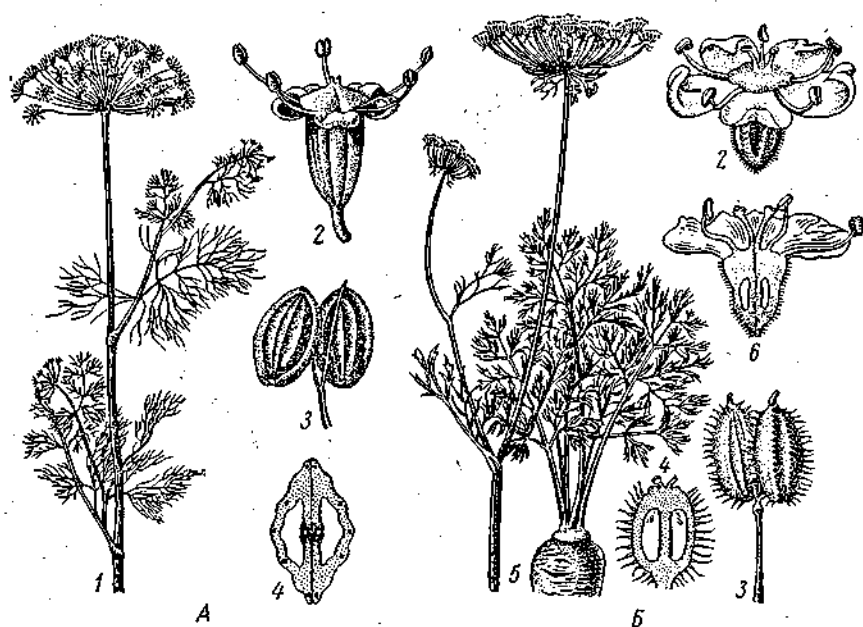


Рис. 154. Зонтичные. А — укроп (*Anethum graveolens*); Б — морковь (*Daucus carota*);

1 — цветущий побег, 2 — цветок, 3 — плод двусемянки, 4 — разрез через завязь, 5 — цветущий побег и головка корнеплода с розеткой листьев, 6 — цветок в разрезе

содержат эндосперм. В околоплоднике расположены эфиромасличные ходы (рис. 153 Д).

Зонтичные нередко господствуют в травяном покрове и придают иногда специфические черты растительным ландшафтам. Среди зонтичных наряду с полезными встречаются сорные, вредные и ядовитые растения.

Морковь (*Daucus*). Двулетнее растение с двояко- и тройкорассеченными листьями. Цветки белые. Корень богат провитамином А. Плоды с ребрами, снабженными крючkovато загнутыми шипами, имеют приятный запах. Встречается до 60 видов.

Дикая морковь (*D. carota*) имеет беловатый грубый деревянистый корень. В диком виде является обычным растением европейской части СССР, Кавказа, Западной Сибири и Средней Азии. Культурная морковь (*D. carota*) отличается от дикой высокими пищевыми и кормовыми качествами. Возделывается по всему СССР как овощное и кормовое растение (рис. 154). В первый год морковь образует корнеплод с прикорневой розеткой листьев, на второй — выбрасывает цветоносный стебель, цветет и дает семена. Корнеплод мясистый и в зависимости от сорта имеет различные форму и размеры. Коровая наружная часть корнеплода содержит больше сахара и других веществ, чем внутренняя. Окраска его зависит от различных пигментов: каротина (оранжево-красный, антохлора (желтый), антоциана (фиолетовый). Существует много столовых и кормовых сортов моркови.

Укроп (*Anethum graveolens*). Однолетнее растение с сильным запахом. Возделывается повсеместно. Зеленые листья и зонтики используются при солении огурцов и т. п., а также как пряность в кулинарии.

Хозяйственное значение имеют петрушка (*Petroselinum sativum*), сельдерей (*Apium graveolens*) и пастернак (*Pastinaca sativa*). Это двулетние растения, у которых корни и листья используются как пряные приправы.

К эфиромасличным растениям, культивируемым для получения из семян душистых и отчасти жирных масел, относятся кориандр, анис, тмин и др. У нас их культивируют в основном черноземной полосе.

Кориандр (*Coriandrum sativum*). Однолетник с плодами, содержащими эфирные и жирные масла. Эфирное масло идет на приготовление духов, одеколонов, туалетного мыла и др.

Тмин (*Carum carvi*). Двулетник, растущий в диком состоянии по всей европейской части СССР, в Сибири, в Средней Азии. Возделывается для получения эфирного масла, а также используется при выпечке хлеба для придания ему особого аромата.

Анис (*Pimpinella anisum*) находит аналогичное применение. Анисовое масло используется в медицине для приготовления лекарств.

Сныть (*Aegopodium podagraria*) — корневищное растение, часто господствующее в травянистом покрове наших лесов.

Дудник (*Angelica silvestris*) и **дягиль** (*Archangelica officinalis*) по сырым местам в лесной полосе нередко обра-



Рис. 155. Вех ядовитый (*Cicuta virosa*): 1 — плод, 2 — лист, 3 — соцветие сложный зонтик, 4 — корневище в разрезе

зуют целые заросли, эффектные и пышные благодаря огромным дважды или триждыперистым листьям и крупным белым зонтикам.

Купырь лесной (*Anthriscus silvestris*). Многолетник с бороздчатым стеблем. Распространен в лиственных лесах европейской части СССР.

Резак (*Falcaria rivini*). Двулетник с длинным стержневым корнем. Растет в черноземной полосе и на юге СССР. Полевой сорняк.

Репяхок (*Caucalis daucoides*). Однолетнее растение с плодами, покрытыми крючковатыми шипами. Растет в степной полосе европейской части СССР, в Западной Сибири, на Кавказе. Сильно засоряет поля.

Среди представителей семейства зонтичных встречаются ядовитые растения.

Цикута, или вех ядовитый (*Cicuta virosa*) — многолетнее травянистое растение с толстым вертикальным корневищем, внутри полым и разделенным поперечными перегородками на камеры. Листья дважды-триждыперистые, на длинных черешках. Растет на сырых местах, по болотистым берегам рек и озер по всему СССР. Очень ядовит и вызывает отравление (рис. 155).

Болитголов крапчатый (*Conium maculatum*). Двулетник. Издает противный мышиный запах, легко узнается по неправильным пурпуровым пятнам на стеблях. Распространен по сорным местам, в кустарниках и по берегам рек. Все части растения ядовиты для человека и животных. В овощных посевах — опасный засоритель петрушки и других овощей.

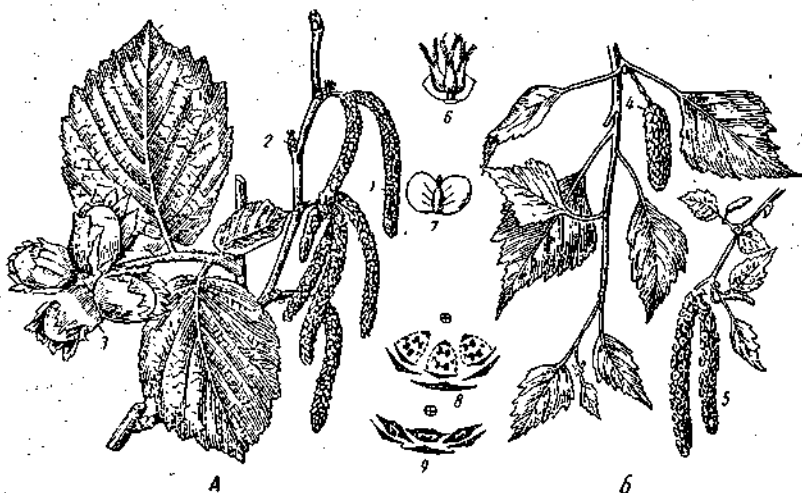


Рис. 156. Березовые. А — орешник, или лещина (*Corylus avellana*); Б — береза бородавчатая (*Betula verrucosa*):

1 — мужские цветущие сережки, 2 — женский цветок, 3 — орехи в плюсках, 4 — ветвь с мужскими сережками, 5 — ветвь с женскими сережками, 6 — трехцветковый женский дихазий со стороны оси сережки, 7 — плод, 8 — диаграмма мужского дихазия, 9 — диаграмма женского дихазия

Практическое значение семейства зонтичных определяется присутствием в нем овощных, пряных, эфиромасличных и ядовитых растений. Кроме того, многие зонтичные — хорошие медоносы. Отрицательное значение имеют виды сорных растений.

Порядок букоцветные (Fagales)

Систематическое положение порядка окончательно не установлено. По мнению ряда ученых, букоцветные наряду с другими ветроопыляемыми формами, имеющими зачаточный или редуцированный околоцветник, произошли от гикотетических форм предков покрытосеменных с обоеполым цветком и зачаточным околоцветником или без него. С другой стороны, А. А. Гроссгейм и другие считают букоцветные упрощенной ветвью сумачоцветных, возникшей из энтомофильных форм с двуполом цветком в связи с переходом к анемофилии, вследствие чего околоцветник редуцировался.

К порядку относятся важные лесообразующие лиственные деревья, входящие в два семейства: березовые и буковые.

Сем. березовые (Betulaceae). Содержит 70 видов древесных и кустарниковых растений, распространенных в умеренной зоне Северного полушария. Листья простые, цельные, очередные, с рано опадающими прилистниками. Цветки мелкие, преимущественно раздельнополые, без

околоцветника или с малозаметным чашечковидным околоцветником. Мужские цветки в повисающих сережках, на оси которых в пазухах кроющих чешуек сидят одиночные или небольшими группами цветки. Пестичные цветки тоже сидят двух-, трехцветковыми дихазиями в пазухах кроющих чешуй и собраны в колосовидные или головчатые соцветия. Из сросшихся прилистников иногда образуется плюска. Пестик из двух плодолистиков. Завязь двугнездная, верхняя. Плод — односеменной орех или орешек. Цветут до распускания листьев.

Б е р е з а (*Betula*). Деревья и кустарники с раздельными цветками (рис. 156, Б). Мужские сережки по 2—4 закладываются с осени и перезимовывают, а женские появляются весной в год цветения. Цветки у тех и других по 3 располагаются в пазухах чешуй. Плоды — крылатые орешки. Род береза включает 40 видов, дико произрастающих в СССР. Наиболее распространена береза бородавчатая (*B. verrucosa*). Дерево до 20 м высоты с белой пробкой, легко отделяющейся тонкими слоями (береста). Белый цвет ее зависит от красящего липоидоподобного вещества бетулина. Молодые побеги покрыты бородавочками. Широко распространена также в лесной зоне береза пушистая (*B. pubescens*), не имеющая бородавок на молодых побегах. В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке распространена береза даурская (*B. dahurica*) и кустарниковая, или ерник (*B. fruticosa*). В тундре и лесотундре встречается карликовая береза (*B. nana*).

О л ь х а (*Alnus*). Листопадные однодомные деревья и кустарники с раздельнополыми цветками. Мужские сережки, по несколько вместе, и женские, одиночные или собранные в кисть, закладываются с осени. В СССР распространены 11 видов ольхи. Растут они по сырым местам, по берегам рек и озер. Наиболее обычны в европейской части СССР, в Западной Сибири и на Кавказе ольха серая (*A. incana*) и ольха клейкая, или черная (*A. glutinosa*). Широко также распространен в Арктике, европейской части СССР, в Сибири и на Дальнем Востоке кустарниковый вид ольха кустарниковая (*A. fruticosa*).

Л е щ и н а (*Corylus*). Однодомные кустарники, реже деревья. Тычиночные цветки собраны в цилиндрические повислые сережки. Пестичные цветки в трехцветковом дихазии (третий цветок недоразвивается), находятся в пазухах кроющих чешуй. В СССР встречается 7 видов. Широко распространена в европейской части лещина обыкновенная, или орешник (*C. avellana*), со съедобными плодами — лесными орехами (рис. 156, А). На Кавказе, кроме лещины обыкновенной, встречается лещина древовидная, или медвежий орешник (*C. colurna*) и лещина кавказская (*C. pontica*) с крупными плодами. Лещина в большом количестве сортов разводится под названием константинопольского, или византийского, ореха. На Кавказе и в Крыму культивируется лещина крупная, или ломбардский орех (*C. maxima*), имеющий овальные или цилиндрические орехи.

Древесина березовых широко применяется для строительных изделий и на топливо. Лещина в первую очередь используется как орехоплодная культура.

Сем. буковые (*Fagaceae*). Деревья с простыми листьями без прилистников. Однодомные раздельнополые цветки в сложных соцветиях имеют простой сросстый околоцветник. Мужские цветки в сережках с околоцветником из 4—6 частей и тычинками в числе, равном числу листочков околоцветника или больше. Женские цветки с шестилистным околоцветником и пестиком из 3—6 плодолистиков. Завязь нижняя трех- или шестигнездная с двумя семяпочками в гнезде. Плод — орех, заключенный в плюску. Около 400 видов, распространенных в странах умеренной и отчасти тропической зоны. Важнейшие роды — бук, дуб и каштан.

Б у к (*Fagus*). Крупные деревья с гладким серым стволом. Бук образует чистые леса и растет в смеси с другими породами. В Крыму и на Юго-

и даже до 2, а также числа плодolistиков и семяночек до 2. Общим для всех трубкоцветных являются четырехкруговые цветки с всегда спайно-лепестным венчиком. Листья без прилистников. К порядку относятся 22 семейства. Наиболее важны и характерны семейства вьюнковые, поричниковые, пасленовые, губоцветные, заразиховые.

Сем. вьюнковые (Convolvulaceae). Кустарники или травы, листья цельные, с очередным расположением. Цветки одиночные, реже в соцветиях, правильные, обоеполые. Околоцветник двойной. Чашечка и венчик пятичленные, спайные. Венчик воронковидной или колокольчатой формы. Тычинок 5, приросших к венчику. Пестик из 2—5 плодolistиков. Завязь верхняя, двугнездная, реже четырехгнездная. Плод — коробочка или ягода. У некоторых представителей семейства содержится млечный сок или смола, другие образуют корнеклубни. Имеются также паразиты. Семейство

состоит из 1100 видов растений, обитающих преимущественно в жарких областях. В странах с умеренным климатом известны три рода.



Рис. 158. Вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*):

1 — цветущая ветвь, 2 — диаграмма цветка

Вьюнок (Convolvulus). Большой род с 200 видами, среди которых широко распространен вьюнок полевой (*C. arvensis*). Многолетнее травянистое растение с вьющимся стеблем и копьевидными листьями. Венчик воронковидный, бледно-розовый (рис. 158). Сильно засоряет посевы, обвивая культурные растения. Корневая система образует корневые отпрыски в глубоких слоях почвы. Трудноискореняемый сорняк.

Повилика (Cuscuta). Бесхлорофилльные паразиты с тонким вьющимся стеблем. Вместо листьев — мелкие чешуйки. Корень рано отмирает. Внедряется в стебли растений-хозяев при помощи особых при-

сосок. Цветки у повилики мелкие, розовые, белые или желтые, собраны в пучки или клубочки. Некоторые виды повилики паразитируют на определенных растениях-хозяевах. Повилика клеверная (*C. arvensis*) поражает клевер и некоторые другие бобовые растения, повилика льняная (*C. epilinum*) паразитирует на льне. Такие специализированные виды — злостные сорняки. Есть виды повилики, например повилика европейская (*C. europaea*), паразитирующие более чем на 100 видах различных травянистых и древесных растений. Некоторые виды повилики на юге СССР являются опасными паразитами плодовых деревьев и ягодных кустарников.

Батат, или сладкий картофель (Ipomoea batatas). В диком виде встречается в тропической части Южной Америки. В СССР культивируется на юге Украины, в Молдавии, на Кавказе и в Средней Азии. Однолетнее пищаевое, кормовое и техническое растение. Стебли ползучие, в узлах укореняющиеся, цветки похожи на цветки вьюнка, боковые корни образуют мощные клубни, богатые крахмалом и сахаром.

Сем. пасленовые (Solanaceae). Обширное семейство, большинство представителей которого распространено в Центральной и Южной Америке. К пасленовым относятся свыше 2000 видов, главным образом травянистых, реже кустарниковых и древесных растений. Листья простые, без прилистников, очередные или супротивные, иногда сильно рассечен-

ные. Соцветия — завитки. Цветки правильные, реже слегка неправильные. Околоцветник двойной, венчик спайнолепестный, пятичленный, тычинок 5, приросших к венчику. Пестик из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, двугнездная, реже трех-, пятигнездная, семязачек много. Плод — ягода или коробочка. Почти все представители семейства содержат алкалоиды.

Паслен (*Solanum*). Самый крупный род семейства, содержащий более 1200 видов растений, распространенных главным образом в Южной Америке. Венчик крупный, ширококолокольчатый или колесовидный, 5 тычинок окружают пестик в виде колонки, плод — ягода. Некоторые виды образуют подземные стеблевые побеги (столоны), на концах которых развиваются клубни. У некоторых видов клубни съедобны. К ним относится картофель (*S. tuberosum*), который возделывается из-за клубней, содержащих до 30% крахмала. Картофель — травянистое многолетнее растение, возделываемое как однолетник. Стебель прямосто-

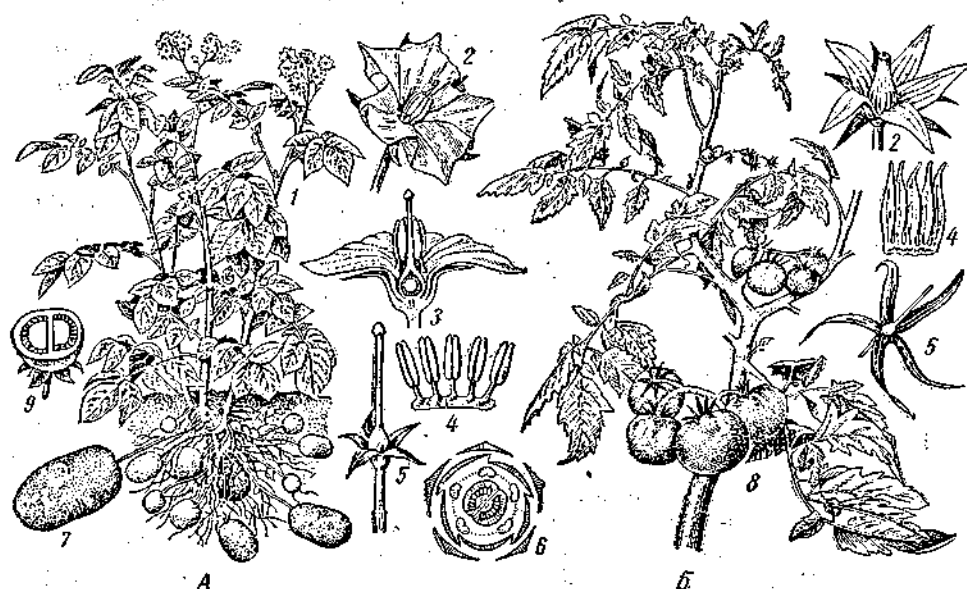


Рис. 159. Пасленовые. А — картофель (*Solanum tuberosum*); Б — томат (*Lycopersicon esculentum*):

1 — общий вид цветущего растения, 2 — цветок, 3 — цветок в разрезе, 4 — тычинки, 5 — пестик и чашечка, 6 — диаграмма цветка картофеля, 7 — клубень, 8 — побег с цветками и плодами, 9 — ягода (продольный разрез)

ячий, трех-, четырехгранный, с простыми очередными прерывисто-парно-рассеченными листьями. Воронковидные цветки белой, красно-фиолетовой или сине-фиолетовой окраски. Плод — шаровидная двугнездная многосеменная, обычно зеленая ягода. Клубень картофеля — утолщенное окончание подземного стебля — столона. На нем сидят редуцированные листья в виде мелких чешуек или широкого рубца. В пазухах чешуек закладываются глазки — углубления, в которых обычно находится по три почки. Глазки расположены спирально по всему клубню (рис. 159). Существует много сортов картофеля, различающихся по форме, величине, окраске, вкусовым качествам клубней и другим признакам. Родина дикорастущего картофеля — Южная Америка.

Картофель — одна из важнейших культур, клубни его идут в пищу и используются в промышленности для получения крахмала и спирта. По посевным площадям картофеля СССР стоит на первом месте. Пищевое значение имеет также баклажан (*S. melongena*) — однолетник с фиолето-

выми цветками, неизвестный в диком виде. В СССР возделывается главным образом в Крыму, Молдавии, Закавказье и Средней Азии. Имеет очень крупный мясистый плод — многосеменную ягоду, употребляемую в пищу.

По всему СССР по кустарникам растет ядовитый лазающий полукустарник паслен сладко-горький (*S. dulcamara*). Сады, огороды и бахчевые культуры засоряет однолетник с черными съедобными плодами — паслен черный (*S. nigrum*).

Т о м а т, или помидор (*Lycopersicum esculentum*). Однолетние, двулетние и многолетние травянистые растения, стебель опушен железистыми волосками, соцветия одиночные или вильчатые. Плоды от 13 до 16 см в диаметре, гладкие, красные или желтого цвета. В диком состоянии вид

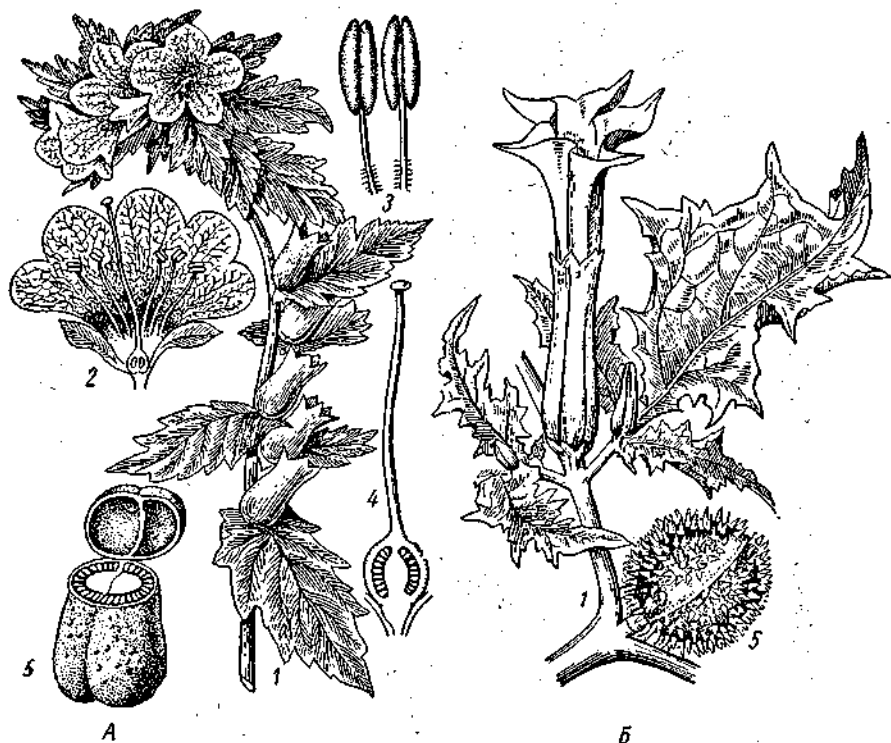


Рис. 160. Пасленовые. А — белена черная (*Hyoscyamus niger*); Б — дурман вонючий (*Datura stramonium*):

1 — побег с цветками и плодами, 2 — цветок в развернутом виде (завязь разрезана), 3 — тычинки, 4 — пестик, 5 — плод

неизвестен. Широко распространен в культуре земного шара. В СССР — одна из главных овощных культур. Известно несколько сотен сортов томата.

Белладонна (*Atropa*). Многолетнее травянистое ядовитое растение. Дико растет в Евразии, на Кавказе и в Крыму. Белладонна, или красавка (*A. belladonna*), — растение с цветками грязно-фиолетового цвета и черными плодами, возделывается как лекарственное растение, содержит алкалоид атропин, вызывающий расширение зрачка глаза и применяющийся как болеутоляющее средство.

Дурман вонючий (*Datura stramonium*) — однолетний ядовитый сорняк с неприятным запахом. Цветки крупные, воронковидные, белые, шиповатые плоды — коробочки (рис. 160, Б).

Белена черная (*Hyoscyamus niger*). Встречается всюду как сорное растение (рис. 160, А). Венчик грязно-желтоватый с фиолетовыми жилками. Листья и семена используются как лекарственное сырье.

Т а б а к (*Nicotiana*) объединяет 40 видов, распространенных главным образом в Америке; в СССР известно три вида. Кустарники или травы с метельчатым соцветием. Венчик воронковидный или трубчатый, плод—двустворчатая коробочка. Возделывается как однолетнее растение, содержащее алкалоид никотин. Табак курительный, или виргинский (*N. tabacum*), с розово-красными цветками и махорка (*N. rustica*) с зеленовато-желтыми цветками содержат, кроме никотина, много лимонной кислоты. Оба вида известны в большом количестве сортов. Многие виды табака, как, например, табак душистый (*N. alata*) используются как излюбленные декоративные растения.



Рис. 161. Норичниковые:

1 — вероника-лубровка (*Veronica chamaedrys*), 2 — наперстянка пурпуровая (*Digitalis purpurea*), 3 — диаграмма цветка вероники, 4 — бутон, 5 — плод

К семейству пасленовых относится также красный, или стручковый, перец (*Capsicum annuum*) с жгучими на вкус красными плодами, употребляемыми как овощ; виды рода физалис (*Physalis*), имеющие съедобные ягоды и др.

Сем. норичниковые (Scrophulariaceae). Большое семейство, объединяющее 200 родов и более чем 2600 видов, растущих преимущественно в умеренной зоне. Травы, кустарники, реже деревья, лианы. Листья без прилистников, очередные, супротивные или мутовчатые. Растения покрыты сложными волосками. Цветки обоеполые, неправильные, реже правильные, с двойным околоцветником, пятичленные. Нередко вследствие редукции или срастания число членов цветка уменьшается. Венчик двугубый, реже воронковидный или трубчатый. Тычинок, чередующихся с долями венчика, от 2 до 5, чаще 4. Пестик с верхней завязью, из 2 плодо-

Т а б а к (*Nicotiana*) объединяет 40 видов, распространенных главным образом в Америке; в СССР известно три вида. Кустарники или травы с метельчатым соцветием. Венчик воронковидный или трубчатый, плод — двустворчатая коробочка. Возделывается как однолетнее растение, содержащее алкалоид никотин. Табак курительный, или виргинский (*N. tabacum*), с розово-красными цветками и махорка (*N. rustica*) с зеленовато-желтыми цветками содержат, кроме никотина, много лимонной кислоты. Оба вида известны в большом количестве сортов. Многие виды табака, как, например, табак душистый (*N. alata*) используются как излюбленные декоративные растения.

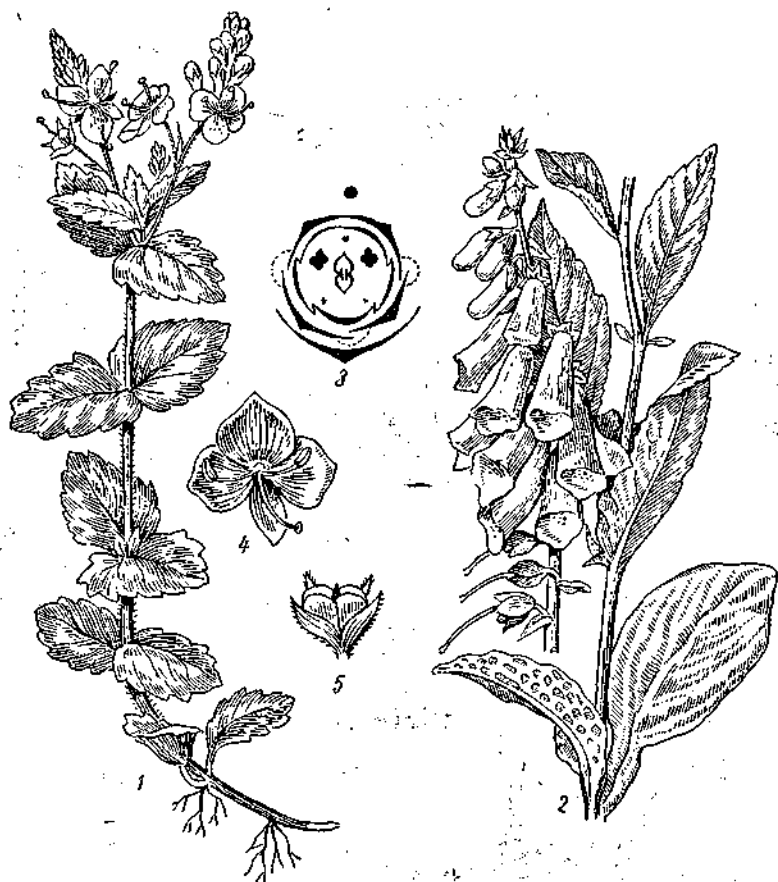


Рис. 161. Норичниковые:

1 — вероника-дубровка (*Veronica chamaedrys*), 2 — наперстянка пурпуровая (*Digitalis purpurea*), 3 — диаграмма цветка вероники, 4 — цветок, 5 — плод

К семейству пасленовых относится также красный, или стручковый, перец (*Capsicum annuum*) с жгучими на вкус красными плодами, употребляемыми как овощ; виды рода физалис (*Physalis*), имеющие съедобные ягоды и др.

Сем. норичниковые (Scrophulariaceae). Большое семейство, объединяющее 200 родов и более чем 2600 видов, растущих преимущественно в умеренной зоне. Травы, кустарники, реже деревья, лианы. Листья без прилистников, очередные, супротивные или мутовчатые. Растения покрыты сложными волосками. Цветки обоеполые, неправильные, реже правильные, с двойным околоцветником, пятичленные. Нередко вследствие редукции или срастания число членов цветка уменьшается. Венчик двугубый, реже воронковидный или трубчатый. Тычинок, чередующихся с долями венчика, от 2 до 5, чаще 4. Пестик с верхней завязью, из 2 пло-

листочков. Плод — двугнездная коробочка, вскрывающаяся по створкам. Встречаются полупаразиты и паразиты. Эитомифильные растения, под завязью находится нектарный диск. В СССР представлены 5 родами (рис. 161).

Коровяк (*Verbascum*). Большой род, распространенный в числе более 200 видов. Двулетние растения с почти правильными сидячими желтыми цветками на высоком (до 1,5 м) прямостоячем стебле с сильно опушенными листьями. Коровяк медвежье ухо (*V. thapsiforme*) растет на лугах, в степях, по супесям как сорняк. Употребляется в медицине.

Льнянка (*Linaria*). Многолетние травы. Льнянка обыкновенная (*L. vulgaris*) несет кисти желтых цветков, венчик двугубый, со шпорцем. Корнеотпрысковый сорняк и ядовитое растение. Растет повсеместно в СССР. Близок к льнянке род **львиный зев** (*Anthirrhinum*), 30 видов которого растут в Северном полушарии. Львиный зев (*A. majus*) — излюбленное декоративное растение.

Наперстянка (*Digitalis*). Двулетние и однолетние дикорастущие травы, разводимые как ценные лекарственные и декоративные растения (рис. 161). Глюкозид дигиталин, применяющийся при сердечных заболеваниях, содержит культивируемая наперстянка пурпуровая (*D. purpurea*) и дикорастущая желтая наперстянка (*D. ambigua*).

Вероника (*Veronica*) — большой род, включающий 250 видов, из которых в СССР широко распространены около 150. Один из обычных видов, растущих по лугам и лесным полянам, — вероника-дубровка (*V. chamaedrys*), травянистое растение с голубым четырехчленным венчиком и двумя тычинками. Стебель с двумя продольными полосками из мелких волосков.

Среди норичниковых есть также полупаразиты — однолетние растения с зелеными листьями, присасывающиеся к корням других растений и вытягивающие из них питательные вещества. К полупаразитам относятся роды: **марьяник** (*Melampyrum*), **погремок** (*Alectrolophus*), **мытник** (*Pedicularis*), **очанка** (*Euphrasia*), **зубчатка** (*Odontites*) и др.

Широко распространены по опушкам лесов марьяник Иван-да-Марья (*M. nemorosum*) с желтым двугубым венчиком и фиолетовыми прицветниками и марьяник луговой (*M. pratense*) со светло-желтым отгибом и белой трубкой венчика. Из рода погремок наиболее часто на лугах встречается погремок большой (*A. major*), посевы озимых хлебов засоряет *A. apterus*.

К числу паразитов относится **петров крест** (*Lathraea squamaria*) — бесхлорофильное желтоватое или розоватое растение с двугубым венчиком, паразитирующее на лещине.

Практическое значение семейства норичниковых определяется видами, имеющими лечебное и декоративное значение. Большинство — сорняки, среди которых многие полупаразиты и паразиты и ядовитые растения.

Сем. губоцветные (Labiatae). Большое семейство, содержащее около 170 родов и 3400 видов трав, полукустарников и кустарников. Имеет ряд характерных признаков. Стебель четырехгранный, простые листья без прилистников, супротивные, содержат эфирное масло. Цветки, располагающиеся мутовками, собраны в кистевидные, головчатые или метельчатые сложные соцветия. Околоцветник двойной, пятичленный, зигоморфный. Венчик двугубый: верхняя губа из двух лепестков, нижняя — из трех. Чашечка сроснolistная, трубчатая или колокольчатая, иногда двугубая. Тычинок 4, из них две передние короче двух задних. Иногда их две. Пестик один с верхней четырехдольчатой завязью, столбиком и двурасщепленным рыльцем. Плод распадается на четыре односемянных орешка. Большинство губоцветных богато эфирными маслами. Распространены почти по всему земному шару. В СССР дико растут около 600 видов в степях, пустынях, лугах, лесах и горах (рис. 162).

Мята (*Mentha*). Травянистые многолетники с приятным мятным запахом. В диком виде растут в различных районах СССР, главным образом по сырым местам. Мята полевая (*M. arvensis*) часто засоряет пропашные и овощные культуры. Мята перечная (*M. piperita*) и мята кудрявая (*M. crispa*) возделываются ради эфирного мятного масла, которое используется в медицине, парфюмерии, в кондитерском и ликерно-водочном производствах.

Шалфей (*Salvia*) в числе 500 видов распространен в областях умеренного и жаркого климата. В СССР около 75 видов шалфея встречается на лугах, в степях и в горах. В цветках шалфея две тычинки, оригинально приспособленные к энтомофилии. Широко распространен шалфей луговой (*S. pratensis*). Шалфей лекарственный (*S. officinalis*) культивируется как лекарственное, а шалфей мускатный (*S. sclarea*) — как эфиромасличное. Некоторые виды шалфея разводятся как декоративные растения (рис. 162).

В СССР разводятся применяющиеся в парфюмерии растения: розмарин (*Rosmarinus officinalis*), лаванда (*Lavandula vera*), змееголовник (*Dracocephalum moldavica*), котовик (*Nepeta cataria* var. *citriodora*) и другие губоцветные. В медицине, особенно народной, используются дикорастущие травы: пустырник (*Leonurus cardiaca*), богородская трава, или чабрец, из рода *Thymus*, растущие всюду по берегам, пескам и степям. Душица (*Origanum vulgare*) встречается по кустарникам и лесам.

Широко распространены сорняки из рода пикульник (*Galeopsis*) — однолетние растения со шлемовидной верхней губой венчика. К ним относятся: жабрей (*G. ladanum*) с пурпуровым венчиком, засоряющий пожнивные поля, зибра (*G. speciosa*) с желто-лиловым венчиком, засоряющая яровые посевы в лесной зоне СССР, пикульник жесткий (*G. tetrahit*) — жесткоопушенное растение, засоряющее поля и огороды.

Яснотка (*Lamium*). Однолетние растения, представленные многими видами. У яснотки белой, или глухой крапивы (*L. album*) листья похожи на листья крапивы, но без жгучих волосков, венчик белый. Распространенный сорняк, растущий в сорных местах, в садах и огородах. Часто встречается и другой вид с пурпуровыми цветками — яснотка пурпуровая (*L. purpureum*).

Чистец (*Stachys*). Однолетние растения в числе 200 видов, из которых в СССР встречается 50. Это степные, луговые и сорные растения. Чистец однолетний (*S. annua*) засоряет посевы и пожнивные поля в черноземной полосе СССР, на юге встречается в садах и огородах. Следует



Рис. 162. Губоцветные. А — яснотка белая (*Lamium album*); Б — шалфей луговой (*Salvia pratensis*):

1 — верхняя часть стебля с соцветием, 2 — цветок, 3 — диаграмма цветка, 4 — цветок в разрезе, 5 — семя, 6 — соцветие, 7 — чашечка, 8 — нижняя часть растения

также отметить два рода, возделываемые на юге СССР ради жирного масла, идущего для технических целей: *периллу*, или судзу (*Perilla*), содержащую в семенах до 50% масла, и *лаллеманцию* (*Lallemantia*), содержащую 40% масла.

Сем. заразиховые (Orobanchaceae). Включает 140 видов, из которых в СССР встречается более 40. Однолетние и многолетние растения, преимуще-



Рис. 163. Заразиха (*Orobanche*) (слева), паразитирующая на корне тимьяна (справа)

ственно паразиты, не совсем лишенные хлорофилла. Живут на корнях различных растений-хозяев. Листья редуцированы до бесцветных чешуек. Стебли мясистые, беловатые. Цветки в кистях, пятичленные, двугубые, тычинок 4, две короче. Завязь верхняя, одногнездная, семязпочек много. Плод — коробочка. Семена очень мелкие с недифференцированным зародышем. При прорастании семена образуют нить, проникающую в корень растения-хозяина, после чего возникает клубенок, из которого вырастает паразитирующее растение. Опыление происходит при помощи насекомых.

Заразиха (*Orobanche*). Виды заразики специализированы и паразитируют на различных растениях (рис. 163). Заразиха подсолнечная (*O. cistana*) паразитирует на корнях подсолнечника, томата, табака, полыни и др. Заразиха конопляная (*O. ramosa*) паразитирует на корнях конопли, табака, на овощных растениях.

Порядок макоцветные (Rhoecadales)

Ряд признаков порядка макоцветных сближает их с порядком многоплодниковых (Polycarpicae), продолжением эволюционного развития которых они являются. У примитивных макоцветных наблюдается неопределенное число долей околоцветника, много тычинок и много семязпочек. У более высокоразвитых форм количество тычинок уменьшается, число долей цветка становится определенным. В порядке 7 семейств, из которых наиболее характерны семейства маковые и крестоцветные.

Сем. маковые (Papaveraceae). Травы, реже кустарники и деревья с очередными, иногда супротивными листьями без прилистников. Цветки одиночные или в кистях, правильные, изредка зигоморфные. Чашечка из 2 легко опадающих чашелистиков, венчик из 4 лепестков. Тычинок много, иногда 4 или 2. Пестик из 2 или нескольких плодолистиков, с верхней одногнездной завязью и многочисленными семязпочками. Плод — коробочка или орешек. Все части растения содержат млечный сок.

Мак (*Papaver*). Распространен во внетропических областях земного шара, много видов растет в СССР, среди них некоторые известны как культурные растения. Наиболее распространены многолетние виды маков, как, например, мак оранжевый (*P. croceum*) и мак голостебельчатый (*P. nudicaule*). Иногда культивируется как декоративное растение мак-самосейка (*P. rhoeas*) с простыми или махровыми цветками красного, розового и белого цвета. В посевах мак-самосейка является сорным растением, распространенным на юге и особенно на юго-западе СССР. Дает огромное количество мелких семян. Многолетний, или восточный мак (*P. orientale*), имеет крупные оранжевые и красные цветки. Наиболее важен

мак спящий (*P. somniferum*), известный только как культурное растение и возделываемый для получения опиума. Коробочки опийного мака в незрелом состоянии содержат большое количество млечного сока, вытекающего при надрезах. После сгущения млечного сока получается опий, широко применяемый в медицине (рис. 164).

В зависимости от способов использования мак культивируется как масличный для получения жирного масла и как опийный для получения опиума. Для получения масла мак возделывается в степной зоне СССР, а для получения опиума — главным образом в Киргизской ССР.

Г л а у ц и у м (*Glaucium*). Мачок рогатый (*G. corniculatum*) встречается как сорное растение в южной и средней полосах СССР, на паровых полях и в посевах.

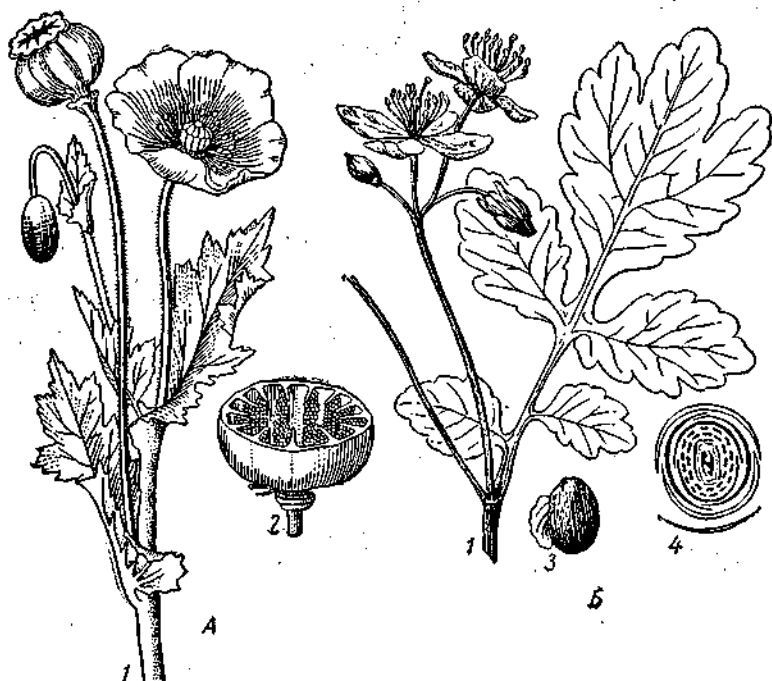


Рис. 164. Макоцветные. А — мак спящий (*Papaver somniferum*); Б — чистотел (*Chelidonium majus*);

1 — верхняя часть ветви с цветком и бутоном, 2 — зрелая коробочка, 3 — семя с мясистым выростом, 4 — диаграмма цветка

Ч и с т о т е л (*Chelidonium*). Многолетние травы с перисторассеченными листьями, желтыми цветками и плодами в виде стручковой коробочки, раскрывающейся по всей длине. Растения содержат ядовитый млечный сок желтого цвета. Млечным соком выводят бородавки, откуда и русское название чистотел. Повсеместно в СССР встречается в садах, огородах и других местах. Чистотел большой (*Ch. majus*) — сорное ядовитое лекарственное растение.

К макоцветным относятся также широко распространенные в умеренной зоне род хохлатка (*Corydalis*) и род дымянка (*Fumaria*) и др.

Практическое значение растений семейства маковых обусловлено растениями, возделываемыми на масло и опиум. В медицине используют дикорастущие виды, содержащие алкалоиды. Некоторые виды являются излюбленными декоративными растениями.

Сем. крестоцветные (Cruciferae). Большое семейство из 3000 видов, распространенных в умеренных и холодных областях Северного полушария.

рия. Это травянистые, реже кустарниковые растения с очередными, простыми, цельными или рассеченными листьями без прилистников. Правильные цветки собраны в простые или сложные кисти. Чашечка из 4 чашелистиков, венчик из 4 лепестков, расположенных накрест. Тычинок 6, из них 2 наружные короче 4 остальных внутренних. В основании тычинок развиваются нектарники. Пестик один, из 2 плодолистиков с верхней завязью. Плод — стручок или стручочек, раскрывающийся двумя створками, внутри находится пленчатая перегородка, на которой прикреплены семена (рис. 165). Они без эндосперма и у большинства представителей крестоцветных богаты жирным маслом. Некоторые растения содержат глюкозиды, у других образуются корнеплоды. Много культурных и сорных растений.

Из культурных наибольшее значение имеют масличные и овощные из рода капуста (*Brassica*). Это большой род из одно-, дву- и много-

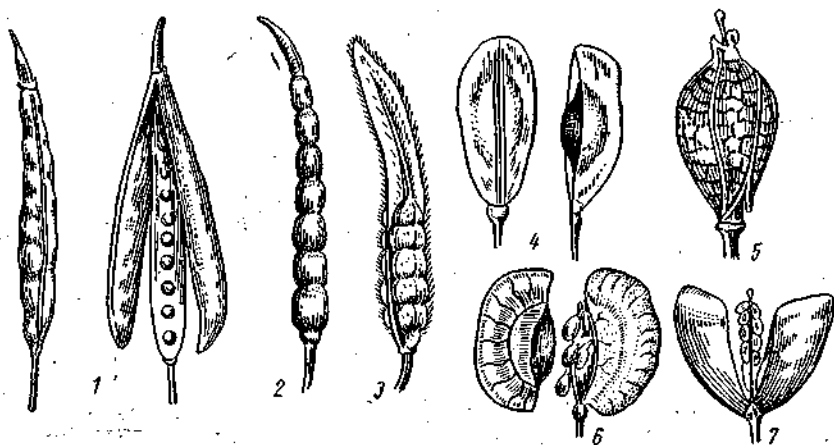


Рис. 165. Плоды (стручки и стручочки) крестоцветных:

1 — капуста — *Brassica* (незрелый и зрелый), 2 — дикий репья (*Raphanus raphanistrum*), 3 — горчица белая (*Sinapis alba*), 4 — вайда красильная (*Isatis tinctoria*), 5 — рыжик посевной (*Camelina sativa*), 6 — ярутка полевая (*Thlaspi arvense*), 7 — вастушка сумка (*Capsella bursa-pastoris*)

летних растений, распространенных в Европе, Средиземноморье и Азии. Капуста огородная (*B. oleracea*) — двулетнее растение, образующее в первый год огромную верхушечную почку — кочан, который представляет собой укороченный мясистый стебель с точкой роста, покрытой мясистыми листьями. На второй год кочан формирует прямостоячий стебель с кистями бледно-желтых цветков. Кочанная капуста дико растет по берегам пролива Ла-Манш, а в культуре широко распространена во множестве сортов (рис. 166).

Существуют и другие виды капусты, например, капуста листовая (*B. oleracea* var. *acephala*) — кормовое растение с крупными мясистыми листьями, капуста брюссельская (*B. oleracea* var. *gemmifera*) с почками в виде небольших кочанчиков, капуста цветная (*B. oleracea* var. *botrytis*), образующая вместо кочана головку, состоящую из большого количества коротких побегов с зачатками бутонов и др. К этому же роду относится репа (*B. campestris* var. *rapa*) с утолщенным округлоплоским корнеплодом желтого или белого цвета. Кормовой сорт называется турнепсом. Брюква (*B. napus* var. *rapifera*) — двулетнее кормовое растение, содержащее в семенах большое количество жирного масла и формирующее в первый год крупные корнеплоды. Один из сортов брюквы — рапс (*B. napus* f. *oleifera*) культивируется как масличное однолетнее растение.

Из масличных крестоцветных важны горчицы. Под именем горчица объединяются виды рода *Brassica* и рода *Sinapis*.

Горчица сарептская (*B. juncea*) — однолетник, широко распространенный во многих районах СССР, возделывается в юго-восточных областях европейской части СССР ради семян, из которых добывают горчичное масло, а из жмыхов получают сухую горчицу, употребляемую в качестве приправы к пище.

Горчица белая (*S. alba*) культивируется для тех же целей. Горчица полевая (*S. arvensis*) является однолетним злостным сорняком, обитающим повсюду.

Рыжик (*Camelina*). Однолетники, часто яровые и реже озимые сорняки. Рыжик мелкоплодный (*C. microcarpa*) засоряет озимые посевы.

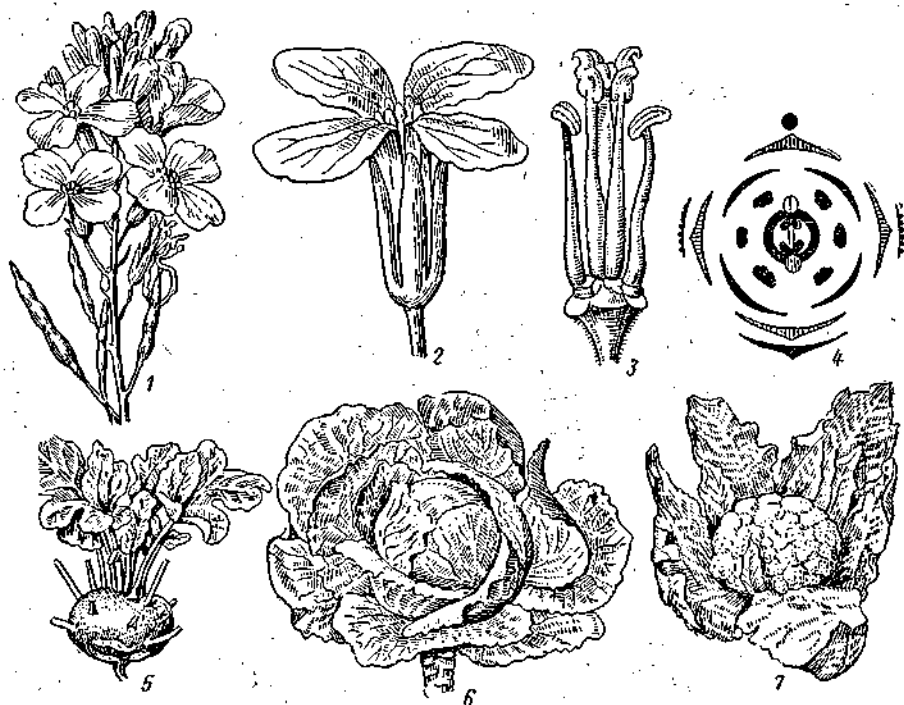


Рис. 166. Капуста:

1 — соцветие с цветками и плодами, 2 — цветок, 3 — андроцей и гинецей, 4 — диаграмма цветка, 5 — кольраби (*B. oleracea* var. *gongylodes*), 6 — белокочанная (*B. oleracea*), 7 — цветная (*B. oleracea* var. *botrytis*)

Рыжик льняной (*C. linicola*) засоряет лен. В европейской части СССР повсюду возделывается рыжик посевной (*C. sativa*), содержащий 25—30% жирного масла, имеющего техническое и пищевое значение.

Ярутка (*Thlaspi*). В СССР насчитывается около 30 видов. Широко распространены как сорняки. Ярутка полевая (*T. arvense*) несет мелкие белые цветки и округлоовальные, ширококрылатые стручочки.

Редька (*Raphanus*) объединяет дикорастущие и культурные формы. У культурных форм подсемядольное колено и часть корня утолщены. Редька посевная (*R. sativa*) — широко распространенная огородная культура, дающая корнеплод, употребляемый в пищу. Разновидностью редьки является редис (*R. sativus* var. *radicula*) — одно из самых ранних овощных растений, сорта которого различаются формой и окраской корнеплодов. Однолетним злостным сорняком, повсюду обитающим в европейской части СССР, является дикая редька (*R. raphanistrum*) со стержневой корневой системой и слабо утолщенным главным корнем. В семействе крестоцветных много видов, известных как сорные растения полей и огородов. Следует отметить, что некоторые виды образуют огромные количества

семян, способных прорасти не сразу, а в течение ряда лет, другие, кроме того, способны размножаться отпрысками, что затрудняет борьбу с ними. Таковы п а с т у ш ь я с у м к а (*Capsella bursa pastoris*), один экземпляр которой приносит до 70000 семян, г у л ь в н и к (*Sisymbrium*), ж е л т у ш н и к (*Erysimum cheiranthoides*) и многие другие. Вредным сорняком является с у р е п к а (*Barbarea vulgaris*), размножающаяся корневыми отпрысками. Повсеместно произрастает на сорных местах, по дорогам к л о п о в н и к (*Lepidium rudemale*) с двоякоперистыми листьями и цветками без лепестков. Некоторые крестоцветные вошли в культуру как излюбленные декоративные растения. К ним относятся л е в к о й (*Matthiola annua*), н о ч н а я к р а с а в и ц а (*Hesperis matronalis*) и др.

Практическое значение семейства крестоцветных основывается на том, что большинство представителей содержат в семенах жирное масло и являются масличными культурами. Многие крестоцветные играют отрицательную роль как злостные сорняки полей и огородов.

Порядок тыквенные (Cucurbitales)

К порядку относится одно семейство тыквенные. В системе Гроссгейма оно относится ко второй ступени развития. Эволюция цветка шла по линии срастания лепестков венчика и тычинок. Семязачатки двуплодные, завязь нижняя.

Сем. тыквенные (Cucurbitaceae). Травянистые растения и лианы. Стебли лежачие, в виде плетей, при помощи усиков стеблевого происхождения прикрепляются к другим растениям. Листья простые, очередные, лопастные, цветки одиночные или в небольших соцветиях, крупные, правильные, нередко раздельнополые. Околоцветник двойной, чашечка пятизубчатая, венчик обычно спайнолепестный, редко раздельнолепестный. Тычинок 5, срастающихся по две или все вместе. Пестик у большинства из 3 плодolistиков с коротким столбиком и лопастным рыльцем. Завязь трехгнездная, нижняя. Плод крупный, ягодообразный или коробочка. Семейство состоит из 90 родов и 750 видов, сосредоточенных в субтропиках Средиземноморья и тропиках Южной Африки. В Европе дико растут 4 вида. Среди тыквенных наибольшее значение имеют бахчевые и огородные растения со съедобными плодами.

О г у р е ц (*Cucumis*). Род из 25 видов, дико произрастающих в тропиках Азии. Широко распространен в культуре огурец посевной (*C. sativus*) — однолетнее растение с лежачими цепляющимися стеблями, образующими простые усики. Листья пятилопастные, цветки раздельнополые. Мужские цветки сидят пучками в пазухах листьев, женские — одиночные. Венчик желтый. Молодые завязи с шипами. Плод продолговатый, трехгнездный (рис. 167). Возделывается в большом числе сортов (муромский, нежинский и др.).

К роду огурцы многие авторы относят д ы н и (*C. melo*). Родина дыни — тропическая Азия и Африка. Культивируются в Средней Азии, на Нижней Волге, Кавказе, в Молдавии, на Украине. Это однолетнее растение со стеблем, покрытым жесткими волосками. Цветки однополые и обоеполые, женские крупнее мужских. Плод — тыква различной величины, формы и вкуса. Существует много сортов дыни.

А р б у з (*Citrullus*) — растение засушливых местообитаний. Родина — Южная Африка (пустыня Калахари). Однолетники и многолетники с цветками, близкими по строению к цветкам рода огурцы. Стебель ползучий, стелющийся, мохнатоволосистый. Листья двоякоперисторассеченные, усики ветвистые. Цветки раздельнополые, однодомные, желтого цвета. Плод — шаровидная многосеменная ягода. Арбуз съедобный (*C. edulis*) — бахчевое растение, культивируемое у нас в тех же районах, что и дыня. Размер, форма, окраска плодов и мякоти сильно варьируют в зависимости от сорта. Растение засухоустойчивое, родина его — пустыня

Калахари. Кроме столовых сортов арбуза с сочной и сладкой мякотью, культивируют кормовые сорта, используемые в корм скоту.

Тыква (*Cucurbita*) в числе нескольких видов распространена в тропической Америке. Однолетние и многолетние травянистые растения со стелющимися стеблями в виде длинных плетей. Растения с жесткими волосками и ветвистыми усиками. Листья крупные, пяти-, семиллопастные. Цветки раздельнолопные, желтые, крупные. Тычинки срастаются вместе (рис. 168). Плод ягодообразный (тыквица), различной формы и величины. Широко культивируются в южной и средней полосах СССР тыква крупноплодная (*C. maxima*) со стеблями и плодоножками без граней, тыква обыкновенная (*C. pepo*) с острогранными стеблями и плодоножками. Подвид кустовидной формы обыкновенной тыквы называют кабачками (*C. pepo*). Они имеют плоды овально-цилиндрической формы. К ним же относится другой подвид обыкновенной тыквы с плоскими плодами — патиссоны. Кабачки культивируются во многих сортах.

Горлянка, или посудная тыква (*Lagenaria vulgaris*). Плоды благодаря прочности околоплодника после удаления семян используются в качестве посуды.

Люффа (*Luffa*) дико растет в тропиках Азии и Африки. У нас возделывается на Кавказе люффа цилиндрическая (*L. cylindrica*) — растение с длинными цилиндрическими плодами, мякоть которых пронизана густой сетью прочных сосудисто-волокнистых пучков. После удаления мякоти сосудисто-волокнистый остов плода используется в качестве мочалок, для изготовления головных уборов и пр. Культивируется на Кавказе.

К тыквенным, дико растущим в СССР, относятся **брюния**, или переступень (*Bryonia*) — многолетнее растение с редькообразным корнем, употребляемым в народной медицине, и **бешеный огурец** (*Ecballium elaterium*), имеющий интересное приспособление для разбрасывания семян. Этот травянистый многолетник растет в районах Черного и Каспийского морей. Зрелые плоды огурцевидной формы легко отпадают от плодоножки и выбрасывают при этом семена вместе со слизью на порядочное расстояние.

Значение семейства тыквенных определяется тем, что его представители являются бахчевыми культурами.

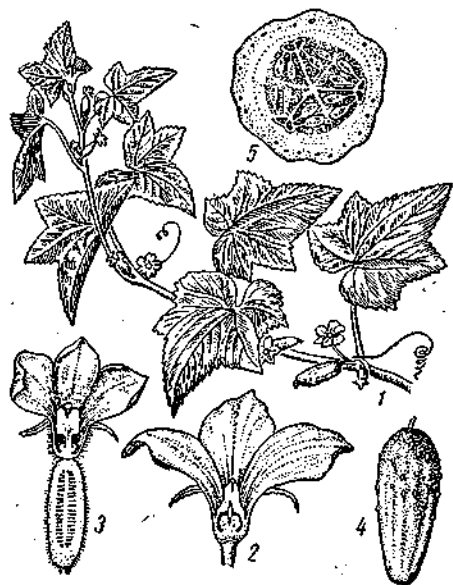


Рис. 167. Огурец посевной (*Cucumis sativus*):

1 — часть ветви, 2 — продольный разрез мужского цветка, 3 — продольный разрез женского цветка, 4 — плод тыквица, 5 — плод в разрезе

Порядок сложноцветные (Compositales)

Происхождение сложноцветных неясно. Их связывают с тыквенными, колокольчиковыми и другими порядками. Это самый молодой в филогенетическом отношении порядок из класса двудольных. К нему относится одно большое одноименное с ним семейство — сложноцветные, насчитывающее свыше 800 родов и до 25000 видов.

Сем. сложноцветные (Compositae). Травы, полукустарники, редко (главным образом в тропиках) кустарники и деревья. Листья очередные, иногда супротивные, без прилистников. Для семейства характерно со-

ветие, благодаря которому они получили свое название. Соцветие — корзинка, у которой на расширенном плоском выпуклом или вогнутом цветоложе расположены цветки. Корзинки, в свою очередь, часто собраны в сложные метельчатые, щитковидные или иные соцветия. Каждая корзинка имеет снизу обертку из плотно прилегающих к ней верхушечных листочков различной величины и формы. Листочки обертки часто многоярусные, черепитчатые, иногда отогнутые, зеленого цвета, редко яркоокрашенные. Цветки на цветоложе располагаются по спирали, а не концентрическими кругами. Они часто очень мелкие, обоеполые, однополые и бесполое, правильные и зигоморфные. У одних растений все цветки в корзинках, одинаковые, у других наружные отличаются от внутренних.

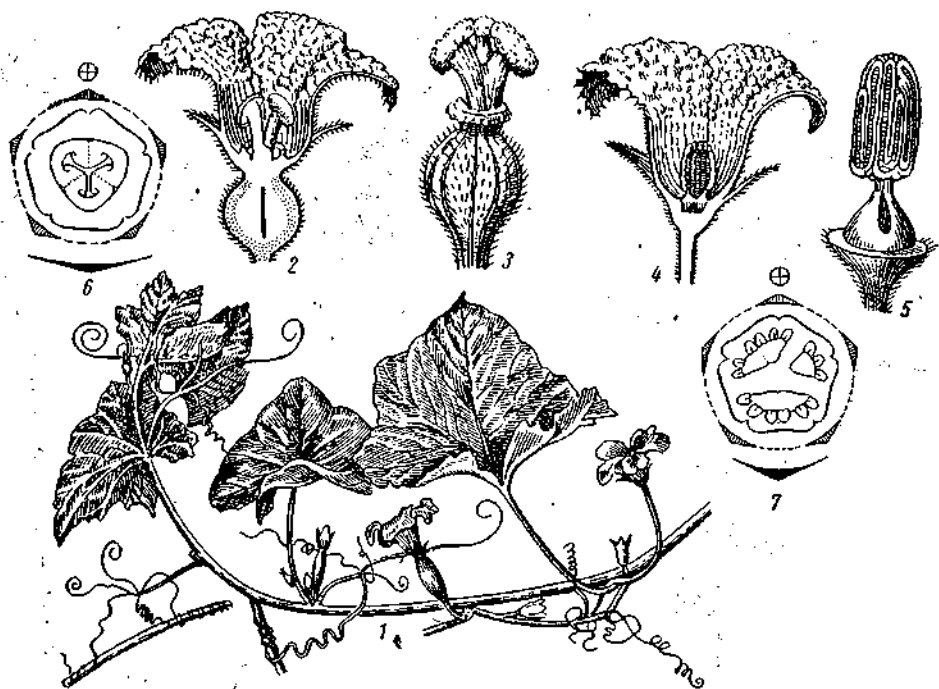


Рис. 168. Тыква (*Cucurbita*):

1 — часть ветви, 2 — женский цветок в разрезе, 3 — пестик, 4 — мужской цветок в разрезе, 5 — андроцей, 6 — диаграмма женского цветка, 7 — диаграмма мужского цветка

Все указанные типы цветков имеют простой околоцветник. Чашечка редуцирована, вместо чашелистиков у большинства сложноцветных различные волоски, образующие после созревания семян летучку, играющую большую роль в распространении плодов. Тычинок 5, прикрепленных к трубччатому венчику, сросшихся пыльниками в пыльцевую трубочку, окружающую столбик завязи с двулопастным рыльцем. Пестик из двух плодолистиков, завязь нижняя, одногнездная, с одной семязачатком. Плод — семянка. Семена без эндосперма. По строению венчика различают 4 типа цветков: язычковые, трубчатые, ложноязычковые и воронковидные.

Язычковые цветки обоеполые, зигоморфные, имеют короткую трубочку, выше которой венчик цветка вытянут в виде язычка в длинную плоскую пластинку с 5 зубчиками на вершине, что соответствует 5 сросшимся лепесткам.

Трубчатые цветки обоеполые, правильные, пятизубчатые. Пять лепестков венчика срослись в трубочку.

Ложноязычковые цветки внешне схожи с язычковыми, но отличаются от них тем, что язычок оканчивается тремя зубцами вследствие редукции двух лепестков. Цветки зигоморфные, пестичные, не-

плодоносящие, располагаются по краю соцветия и служат для привлечения насекомых.

Воронковидные цветки имеют форму воронки на вершине с 5 зубцами разной величины. Цветки зигоморфные и бесполое. Часто являются краевыми в соцветии и служат для привлечения насекомых.

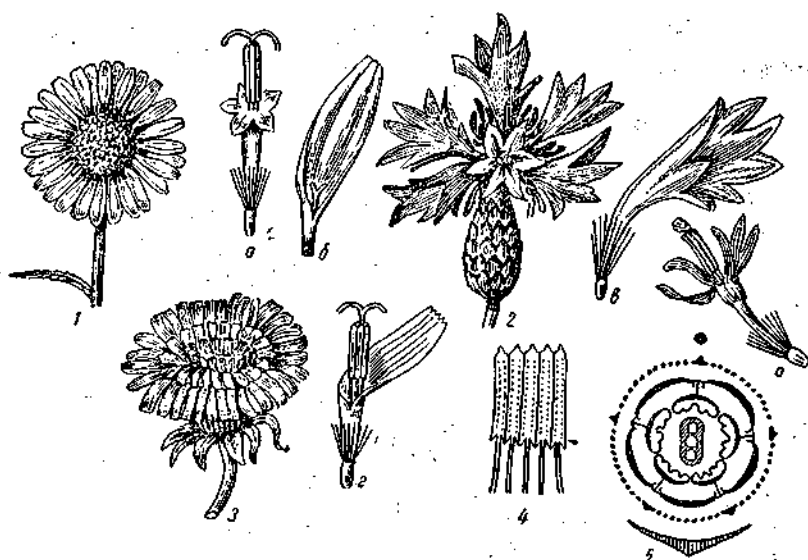


Рис. 169. Сложноцветные:

1 — корзинка нивяника (*Leucanthemum vulgare*) с внутренними трубчатыми цветками (а) и краевыми ложноязычковыми (б), 2 — корзинка василька синего (*Centaurea cyanus*) с внутренними трубчатыми цветками (а) и краевыми ложноворонковидными (б), 3 — корзинка одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*) с язычковыми цветками (а), 4 — тычинки, 5 — диаграмма цветка

По характеру цветков и их расположению (рис. 169) различают следующие соцветия: 1) все цветки в соцветии язычковые (одуванчик); 2, краевые цветки ложноязычковые, внутренние — трубчатые (ромашка,

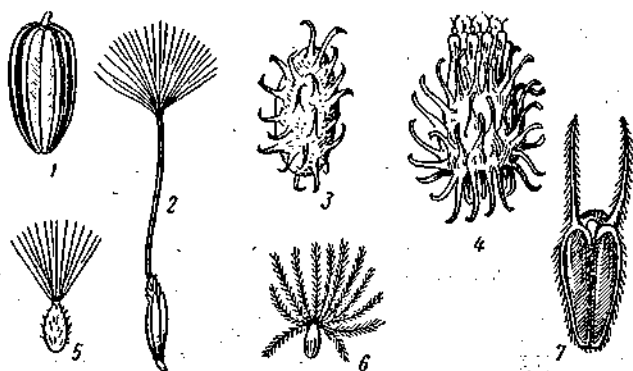


Рис. 170. Плоды сложноцветных:

1 — подсолнечник, 2 — одуванчик, 3 — луизианский колокольчик, 4 — лопух большой, 5 — бодяк полевой (*Cirsium arvense*), 6 — золотая розга (*Solidago virga aurea*), 7 — череда (*Bidens*)

подсолнечник); 3) краевые цветки воронковидные, внутренние — трубчатые (василек).

Хорошо приспособленные к борьбе за существование, сложноцветные находятся в стадии прогрессивного развития. «Экономичность» строения

цветка, различные признаки и свойства, способствующие размножению, распространению плодов и приспособлению к различным условиям — характерные черты семейства. В корзинках сложноцветных наблюдается своеобразное распределение ролей между цветками: краевые служат для привлечения насекомых, внутренние — для плодобразования. Чашечка в цветках редуцирована, роль ее выполняет обертка, прикрывающая и защищающая все цветки в корзинке до ее раскрытия. Вместо чашелистиков в цветках имеются волоски, образующие при плодах летучку, служащую для распространения семян при помощи ветра (рис. 170).

Распространены сложноцветные по всему земному шару, во всевозможных местообитаниях. Многие виды растут повсеместно, являясь космополитами. В целом сложноцветные составляют почти повсюду, кроме районов влажных тропических лесов, не менее 10% общей флоры цветковых растений.

В зависимости от формы цветков и их расположения в соцветиях семейство сложноцветных делит на два подсемейства: трубкоцветные и язычковоцветные.

Подсем. трубкоцветные (Tubuliflorae). Подсемейство характеризуется наличием в соцветиях трубчатых цветков. В соцветии все цветки трубчатые или центральные трубчатые, а краевые — ложноязычковые или воронковидные, бесполое.

Подсолнечник (Helianthus). Род состоит из более 200 видов, дико растущих в Бразилии, Перу, Парагвае, США, Канаде. Однолетники и многолетники с

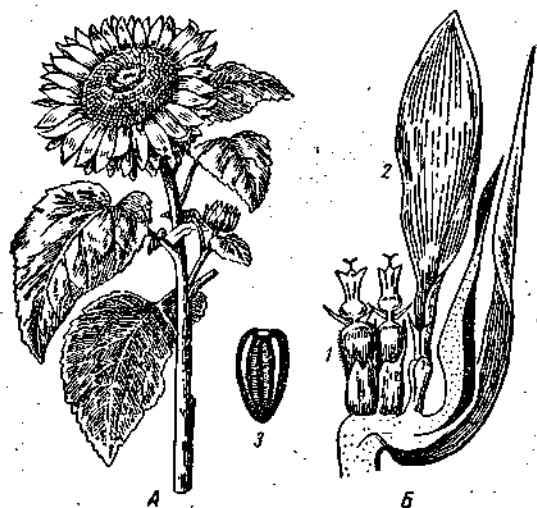


Рис. 171. Подсолнечник (*Helianthus annuus*). А — общий вид растения; Б — часть корзинки в разрезе:

1 — трубчатый цветок, 2 — ложноязычковый цветок, 3 — плод семени

крупными корзинками, в центре с трубчатыми и на периферии с ложноязычковыми цветками. В СССР возделываются два вида — подсолнечник и земляная груша. Подсолнечник однолетний (*H. annuus*) — крупное, до 4 м высоты, растение, вывезенное из Мексики. Стебель древеснеет, несет крупные черешковые очередные листья, покрытые жесткими волосками. Заканчивается стебель чаще всего одной цветочной корзинкой, которая достигает 40 см в диаметре и несет до 1000 буровато-желтых трубчатых цветков. Краевые цветки крупнее, ложноязычковые — ярко-желтого цвета. Семянки без хохолка, семена содержат в среднем 30—33% жирного масла (рис. 171). Кроме того, подсолнечник — хороший медонос. СССР занимает первое место в мире по площадям, занимаемым этой основной масляной культурой, и по производству подсолнечного масла. Существует много сортов подсолнечника отечественной селекции с высоким (50—60% содержанием масла, употребляемого в пищу, а также используемого в производстве маргарина, мыла, красок и др. Исключительных успехов в селекции подсолнечника добился акад. В. С. Пустовойт.

К роду *Helianthus* относится культивируемый в СССР вид, тоже американского происхождения, земляная груша, или топинамбур (*H. tuberosus*). Многолетнее растение, внешне сходное с подсолнечником, но с более мелкими соцветиями. Топинамбур образует в почве,

так же как и картофель, столоны, на которых развиваются клубни различной (чаще грушевидной) формы и окраски. Клубни содержат 12—15% инулина и употребляются в корм скоту. Надземная масса используется на силос. Возделывается в средней полосе СССР, на Кавказе, на Украине, где встречается и в одичавшем виде.

Девясил (*Inula*) содержит свыше 90 видов, распространенных в Европе, Азии и Африке. В СССР насчитывается 45 видов, произрастающих в Средней Азии, на Кавказе и в европейской части СССР. Многолетники. Корзинки плоские, краевые цветки ложноязычковые, густо-желтые. В утолщенных корнях содержится инулин. Девясил высокий (*I. helenicum*) — растение с высоким, ветвистым вверх стеблем с крупными снизу сероватыми листьями.

Мелколепестник (*Erigeron*). Мелколепестник канадский (*E. canadensis*) распространен почти повсеместно как сорное растение.

Георгина (*Dahlia*). Многолетние травянистые растения, образующие корнеклубни. Известно несколько видов, дико растущих в Мексике. Широко распространены в тысячах сортов, являющихся гибридами видов георгины изменчивой (*D. variabilis*) и др.

Многие трубкоцветные — излюбленные декоративные растения и разводятся в садах и парках. Среди них маргаритки (*Bellis perennis*) родом из Западной и Южной Европы, ноготки (*Calendula officinalis*) из Средиземноморья, садовые астры (*Callistephus*), насчитывающие несколько тысяч сортов, североамериканские циннии (*Zinnia elegans*), бархатцы (*Tagetes*); бессмертники, или иммортели, названные так потому, что снаружи одеты сухопленчатыми яркоокрашенными листочками обертки, не изменяющимися после высыхания. К бессмертникам относят различные виды из родов *Rhodante*, *Helichrysum*, *Ammobium*, *Xeranthemum*. Широко известны хризантемы — китайско-японские гибриды (*Chrysanthemum indicum*, *Ch. sinense*) и многие другие.

Ромашка (*Matricaria*) — род, состоящий из многих видов, широко распространенных в Средиземноморье, Южной Африке, СССР. Травянистые растения с перисторассеченными листьями. По всему СССР растет озимый и яровой однолетник и сорняк ромашка непахучая (*M. inodora*). Растения без запаха, с узкими дольками тройкоперистых листьев. Корзинки круглые, с краевыми белыми ложноязычковыми цветками и в центре с желтыми трубчатыми. Распространенным сорняком является также ромашка лекарственная (*M. chamomilla*) с выпуклым коническим цветоложем, внутри полым; сильно пахучее растение, употребляемое в медицине.

Пупавка (*Anthemis*) включает 106 видов однолетних и многолетних травянистых растений, из которых свыше 30 распространены в СССР. Пупавка полевая (*A. arvensis*) — сорняк с двоякоперистыми листьями и корзинками, у которых внутренние цветки желтые, краевые белые. Распространен в европейской части СССР. Пупавка красильная (*A. tinctoria*) — многолетний сорняк с желтыми трубчатыми и язычковыми цветками, распространенный в европейской части СССР, Сибири, на Кавказе, в Крыму. Из цветков получают желтую краску.

Нивяник (*Leucanthemum*) широко распространен по сухим лугам Европы и Западной Сибири. Нивяник обыкновенный (*L. vulgare*) часто смешивают с ромашкой, от которой он отличается цельными листьями.

Ромашник, или поповник (*Pyrethrum*) — травянистые растения в числе 70 видов, встречающиеся в степной и полупустынной зонах СССР. Ромашник розовый (*P. roseum*) с розовыми краевыми цветками дико растет в Иране и у нас на Кавказе. Там же встречается близкий к ромашнику розовому ромашник кавказский (*P. carneum*), содержащий в цветочных корзинках пиретрин — прекрасный инсектицид для борьбы с вредителями сельского хозяйства, а также в домашнем быту.

В этом отношении особо важное значение имеет далматская ромашка (*P. cinerariaefolium*), дико растущая в Далмации. Культивируется для получения инсектицида пиретрума в ряде стран и южных районов СССР.

П о л ы н ь (*Artemisia*). Многолетние полукустарники, реже однолетние травянистые растения. Листья сильноорассеченные, опушенные, с сильным характерным полынным запахом. Корзинки мелкие, собранные в метелки. Цветки только трубчатые, опыляются ветром. Растут преимущественно в степях, полупустынях, пустынях, где многие виды играют важную роль в ландшафте, образуя основной фон растительности.



Рис. 172. Сложноцветные. А — мать-и-мачеха (*Tussilago farfara*); Б — полынь горькая (*Artemisia absinthium*):
1 — краевой цветок, 2 — срединный, 3 — лист, 4 — соцветие, 5 —
цветок в разрезе

Немало видов распространено в сорных местах, по кустарникам и на лугах. Род полынь содержит сотни видов. В СССР насчитывается свыше 200 видов. Широко распространена как сорное растение полынь горькая (*A. absinthium*) — многолетник с троякоперисторассеченными листьями и сильным серебристым опушением. Корзинки мелкие, повислые. Растение горькое на вкус, с сильным запахом (рис. 172). Применяется в медицине и ликерно-водочном производстве. Часто встречается в сорных местах, по кустарникам, а также на лугах полынь-чернобыльник (*A. vulgaris*) и полынь австрийская (*A. austriaca*). На сравнительно большой территории в Средней Азии распространена цитварная полынь (*A. cina*), содержащая сантонин. Корзинки, собираемые до цветения, под названием «цитварного семени», употребляются как глистогонное средство. Полынь Сиверса (*A. sieversiana*) — злостный сорняк. В Зауралье и Западной Сибири засоряет различные культуры, преимущественно озимую рожь.

Особенно много полыней сосредоточено на юге и юго-востоке СССР, в полупустынях и пустынях, где некоторые из них имеют кормовое значение.

Пи ж ма (*Tanacetum*) — род, близкий к полыням. Многолетние растения с желтыми трубчатыми цветками в корзинках, собранных в щиток. Листья сильноперисторассеченные. Пи ж ма обыкновенная, или дикая рябинка (*T. vulgare*), широко распространена в средней полосе СССР и в сибирских степях.

Ма т ь - и - ма че ха (*Tussilago farfara*) — рано увядающий многолетник с одиночными ярко-желтыми корзинками. Типичное растение оврагов и глинистых склонов. Растет по всей территории СССР.

К р е с т о в н и к (*Senecio*). Однолетники, двулетники и многолетники. Обертка однорядная. Корзинки с желтыми или красными

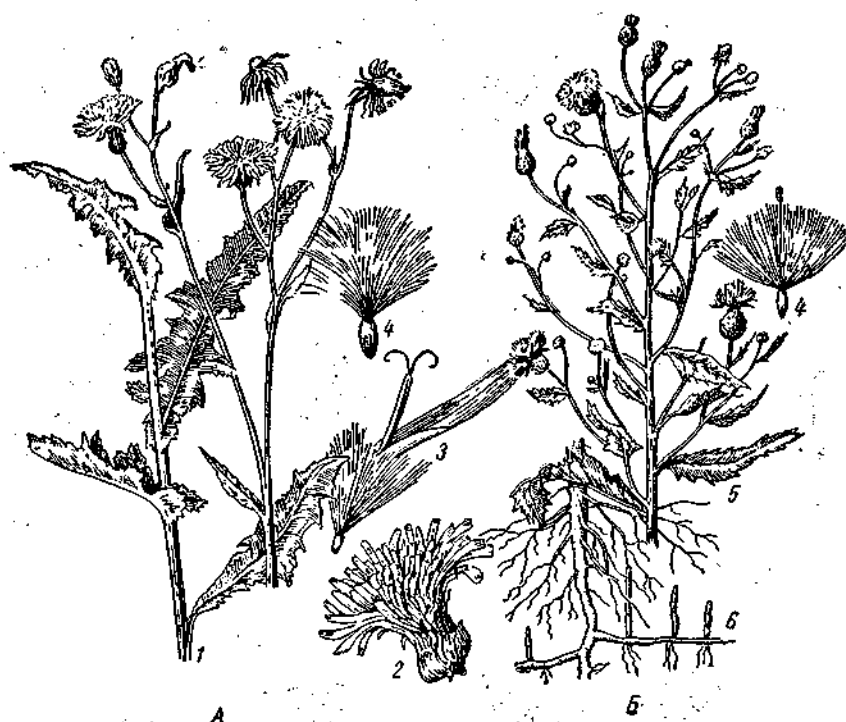


Рис. 173. Сложноцветные. А — осот полевой (*Sonchus arvensis*); Б — бодяк полевой (*Cirsium arvense*):

1 — стебель с листьями и верхушечная часть побега, 2 — соцветие, 3 — язычковый цветок, 4 — семянка с летучкой, 5 — верхняя часть побега, 6 — корень и корневые отпрыски

цветками. Крестовник весенний (*S. vulgaris*) распространен на юге и особенно в черноземной полосе. Сильно засоряет паровые поля.

Л о п у х (*Arctium*). Двулетники с крупными листьями и легко отламывающимися после созревания, почти круглыми корзинками, которые благодаря крючковатым загнутым кверху листочкам обертки легко прилипают к животным и одежде, что способствует рассеванию плодов. Сорные растения, встречающиеся повсеместно на перегнойных почвах, — лопух паутинистый (*A. tomentosum*), лопух большой (*A. majus*) и др.

Ч е р т о п о л о х (*Carduus*) в числе 100 видов распространен в Европе, Азии и Африке. Растения с крупными сильноколючими корзинками. В СССР нередко встречаются как сорняки на полях и по залежам чертополох колючий (*C. acanthoides*), чертополох крючочный (*C. hantulosus*) и чертополох поникший (*C. nutans*). Растут преимущественно в черноземной полосе и по всему югу.

Бодяк (*Cirsium*). Многолетние травянистые растения с колючими листьями. Большой род, распространенный в Европе и Азии. Вредным и трудноискореняемым полевым сорняком является бодяк полевой, или осот розовый (*C. arvense*). Это двудомное растение с корзинками из однополых цветков, собранных в метельчатое соцветие. Окраска цветков лиловато-пурпуровая или розовая. Дает огромное количество семян. Корни мощные, образуют обильную корневую поросль (рис. 173, Б). Близок к нему широко распространенный серый, или беловойлочный бодяк (*C. incanum*).

Василек (*Centaurea*). Травянистые одно- и двулетние растения. Корзинки с краевыми бесплодными воронковидными цветками, более крупными, чем внутренние. Цветки синие, розовые, желтые. Листочки обверток черепитчатые, с пленчатыми или гребневидными придатками. Род объединяет 500 видов, большинство которых сосредоточено в Средней Азии. В лесной полосе СССР известно однолетнее сорное растение василек синий (*C. cyanus*), у которого в корзинках краевые бесплодные цветки голубые, центральные — лиловые. Особенно разнообразен видовой состав васильков на юге СССР. Там распространен очень опасный многолетний сорняк полей — горчак (*C. picris*), выделяемый в настоящее время систематиками в род *Acroptilon*. Это ядовитое растение с розовыми цветками. Широко распространен на лугах василек луговой (*C. jacea*) — многолетник с пленчатой закраиной обверток и светло-лиловыми цветками.

Подсем. язычковые (Liguliflorae). Подсемейство характеризуется наличием в корзинках язычковых плодоносящих цветков. В анатомическом отношении для них характерны членистые млечники. Подсемейство язычковых включает меньше родов, чем подсемейство трубкоцветные.

Цикорий (*Cichorium*). Небольшой род с 8 видами. Широко распространен в европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии, где встречается по пустырям, у дорог. Цикорий обыкновенный (*C. intybus*) с голубыми цветками в корзинках, располагающихся пучками в пазухах листьев. Стеблевые листья ланцетные, нижние — перисто-раздельные. Корень толстый, мясистый. Возделывается для получения корней, которые в обжаренном виде служат суррогатом кофе.

Одуванчик (*Taraxacum*) — большой род со многими видами, распространенными в Северном полушарии. Одно-, дву- и многолетние травы с прикорневой розеткой листьев и утолщенным корнем с млечным соком. Соцветия — корзинки — сидят на полом цветоносе (стрелке). Цветки желтые, обертки двурядные. Семена с хохолком. В СССР дико произрастают около 70 видов. Повсеместно встречается одуванчик лекарственный (*T. officinale*). Корень содержит млечный сок, а также инулин. Используется в медицине. Листья иногда употребляют в качестве салата. В Крыму произрастает крымский одуванчик (*T. hybernum*), содержащий в млечном соке корня каучук. Значительный процент каучука хорошего качества содержит также наиболее перспективный травянистый каучуконос, произрастающий в Казахстане, — тьяншанский одуванчик, или кок-сагыз (*T. kok-saghyz*).

Скорцонера, или козелец (*Scorzonera*), — большой род, объединяющий свыше 100 видов, растущих в Средиземноморье, в Европе и Азии. Многолетние травы и полукустарники. У нас в черноземной полосе и южнее дико растет скорцонера испанская (*S. hispanica*) с желтыми цветками. Среди азиатских видов скорцонеры известен тау-сагыз (*S. tau-saghyz*) — растение, содержащее в корнях высокий процент каучука.

Осот (*Sonchus*) распространен в Северном полушарии; 11 видов встречаются в СССР. Повсюду в европейской части СССР растет осот полевой (*S. arvensis*) — многолетнее корневищное растение с жел-

тыми цветками. Семянки с белым мягким хохолком. Злостный корнеотпрысковый полевой сорняк (см. рис. 173).

Молокан (*Lactuca*) — большой род, насчитывающий около 100 видов. Из многих растущих у нас видов молочана обыкновенным однолетним сорным растением средней и южной полосы, засоряющим сады, огороды и поля, является молочан, или латук дикий (*L. scariola*) с желтыми цветками. В Поволжье, Казахстане и других юго-восточных районах страны распространен корнеотпрысковый многолетник латук татарский (*L. tatarica*) — трудноискореняемое сорное растение.

Практическое значение растений семейства сложноцветных велико. С одной стороны, среди сложноцветных много представителей, используемых как пищевые, технические, кормовые, лекарственные, декоративные и медоносные растения, с другой стороны, — много широкораспространенных и злостных сорняков полей и огородов.

Порядок центросеменные (Centrospermae)

Порядок состоит из 8 семейств, взаимосвязанных переходами, что указывает на их родство и единство происхождения. Филогенетическая связь их с многоплодниковыми или иными порядками не установлена. Общим признаком, объединяющим семейства, является согнутая семяпочка и согнутый зародыш. Семена с периспермом. В строении цветка большое разнообразие. Рассмотрим семейства гвоздичные и маревые.

Сем. гвоздичные (Caryophyllaceae). Однолетние и многолетние травы, реже кустарники с простыми сидячими листьями, расположенными супротивно, реже спирально. Листья без прилистников. Цветки в дихазальных соцветиях, правильные, чаще обоеполые. Околоцветник двойной, с чашечкой из 4—5 свободных или сросшихся чашелистиков. Венчик свободнолепестный, яркоокрашенный. Тычинок 5—10. Пестик из 2—5 плодolistиков, завязь верхняя, одногнездная. Плод — коробочка, реже орешек или ягодообразный. Семя с периспермом, окружающим согнутый зародыш. Семейство распространено по всему земному шару и особенно в Средиземноморье. Состоит из более чем 2000 видов, из которых многие известны во флоре СССР.

Звездчатка (Stellaria) — большой род, включающий около 100 видов травянистых растений, 50 встречаются в СССР. Обычное растение, образующее нередко заросли в лиственных лесах, — звездчатка ланцетолистная (*S. holostea*). Стебель ее четырехгранный, несет супротивные линейноланцетные листья. Цветки крупные, белые. Лепестки с вырезками на верхушках. Плод — коробочка, раскрывающаяся створками. Широко распространена звездчатка средняя, или мокрица (*S. media*) — однолетнее растение с ползучим стеблем и мелкими яйцевидными листьями. В связи с обилием семян и способностью размножаться корневыми отпрысками мокрицы — трудноискоренимые сорняки на полях и особенно огородах в нечерноземной зоне.

Смолевка (Silene) — большой род, более чем 150 видов которого произрастают в СССР; среди них много сорняков. Смолевка вильчатая (*S. dichotoma*) — однолетний сорняк, встречающийся в посевах клевера и люцерны. Смолевка-хлопушка (*S. cuscubalus*) — многолетник, растущий на лугах, по кустарникам и в посевах хлебов.

Мыльнянка (Saponaria). Травянистые растения с белыми или розовыми лепестками и вздутой чашечкой. Корни содержат сапонин. Корни при растирании в воде дают пену, напоминающую мыльную, и используются в текстильной промышленности.

Гвоздика (Dianthus). Многие виды произрастают дико (рис. 174). Отличаются красотой цветков, например, гвоздика превосходная (*D. superbus*) и гвоздика бородастая (*D. barbatus*), используемые как декоративные растения.

Куколь (*Agrostemma*) — яровые и озимые сорняки. Куколь обыкновенный (*A. githago*) — распространенный сорняк озимых и яровых посевов пшеницы и ячменя (см. рис. 174). Растения с ланцетными опушенными супротивными листьями и одиночными крупными цветками темно-розового цвета. Семена черные, содержат сапонин, ядовитые. Злостный сорняк. Посевы масличного льна-кудряша в европейской части СССР засоряет куколь льняной (*A. linicola*).

Тысячеголов (*Vaccaria segetalis*) по биологии очень сходен с куколем и имеет также ядовитые, но более мелкие круглые семена. Распространен в черноземной и степной полосах, засоряет исключительно яровые посевы, особенно просо.



Рис. 174. Гвоздичные. А — гвоздика разноцветная (*Dianthus versicolor*); Б — куколь обыкновенный (*Agrostemma githago*): 1 — часть растения, 2 — коробочка, 3 — семя, 4 — диаграмма цветка

Торица (*Spergula*). Некоторые виды растут исключительно как сорняки. Торица полевая (*S. arvensis*) распространена в лесной полосе, преимущественно на легких почвах. Одни формы ее засоряют только лен, и семена их попадают в льняное семя, другие засоряют все прочие посевы. Этот сорняк иногда совершенно заглушает медленно растущие всходы деревьев.

Дивало (*Scleranthus*). Однолетники, двулетники и многолетники. Дивало однолетняя (*S. annuus*) растет почти везде, кроме крайнего северо-запада и юго-востока, на полях, по обрывам, склонам. Стебли лежащие, листья узколистные. В основании чашелистиков имеется блестящее кольцо, выделяющее нектар.

Качим (*Gypsophila*). В степных районах распространен качим метельчатый — перекасти-поле (*G. paniculata*) — многолетник с ветвистым стеблем. Содержит в корнях сапонин.

Ясколка (*Cerastium*). Многие виды встречаются на лугах, по кустарникам и как сорные (ясколка полевая — *C. arvense*, ясколка дернистая — *C. caespitosum*) и др.

Сем. маревые, или лебедовые (*Chenopodiaceae*). Многолетние, двулетние, однолетние травы, реже кустарники и деревья. Листья очередные, иногда супротивные, без прилистников. Цветки мелкие, зеленоватые, однополые или двуполые, собраны в клубочки, образующие колосовидные соцветия. Околоцветник простой, чашечковидный, изредка от-

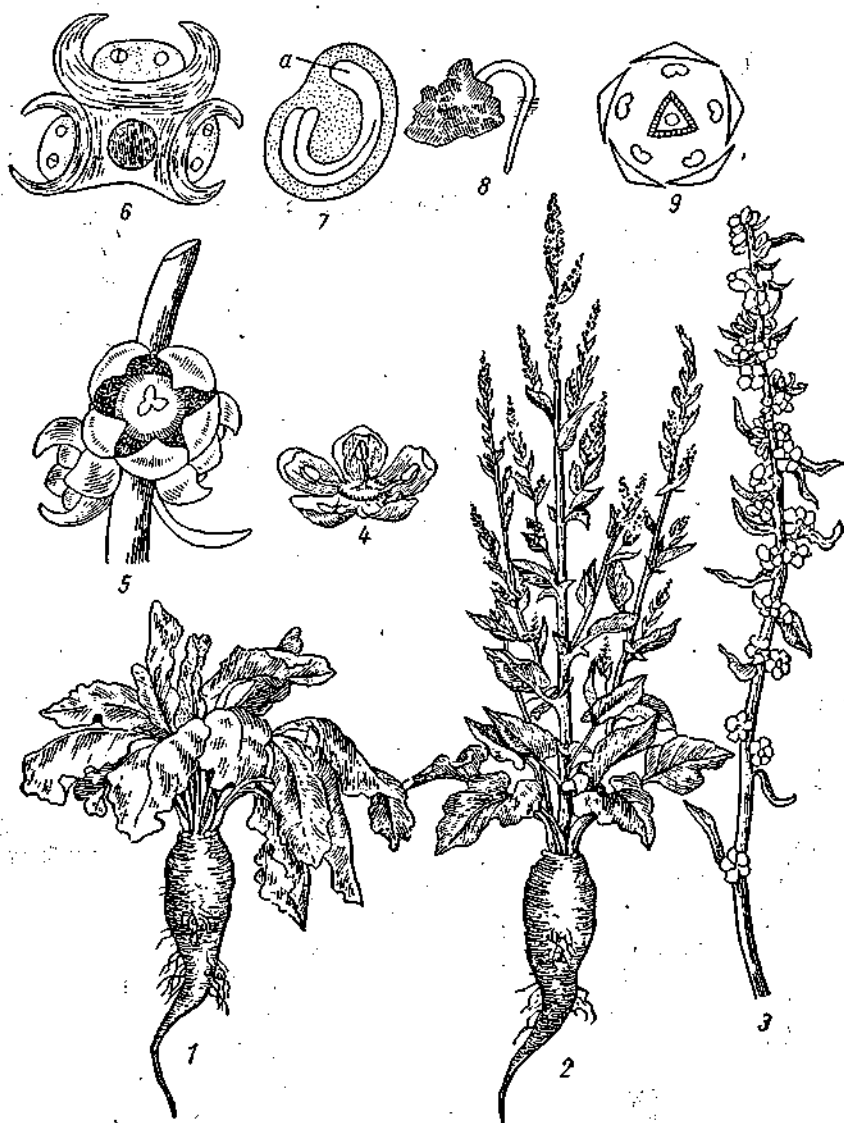


Рис. 175. Свекла (*Beta vulgaris*):

1 — корнеплод 1-го года, 2 — пастушеское растение 2-го года, 3 — цветущий побег, 4 — цветок, 5 — образование соплодия, 6 — соплодие в разрезе, 7 — семя с согнутым зародышем (а), 8 — прорастающий клубочек, 9 — диаграмма цветка

сутствует. Чашелистиков от 2 до 5, чаще 5. Число тычинок равно числу листочков околоцветника. Пестик из 2—5 плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная. Плод — орешек или ягода, иногда соплодие. Зародыш семени согнутый или спиральный, окружен периспермом. В СССР 50 родов, виды которого произрастают преимущественно в пустынях Средней Азии и на юго-западном побережье Каспийского моря.

Свекла (*Beta*). Однолетние, двулетние и многолетние растения, распространенные в числе более 10 видов по морскому побережью Сре-

диземноморья и южной части Каспийского моря. К ним относится предок нашей культурной свеклы — многолетняя свекла (*B. perennis*). Дикая свекла в условиях многовековой земледельческой культуры претерпела коренные изменения и трудом человека превращена в новый вид — культурную, или сахарную, свеклу (*B. vulgaris*). Свекла — двулетнее растение. В первый год образует толстый мясистый корнеплод, в верхней части которого (подсемядольное колено) развивается розетка крупных черешковых листьев. На второй год из корнеплода вырастает цветочный стебель. Цветки мелкие, зеленоватые, обоеполые, собраны в клубочки, образующие, в свою очередь, колосовидные соцветия. Плод — соплодие (семенные клубочки), состоящие из 1—10 сросшихся орешков. Корни сахарной свеклы богаты углеводами и служат сырьем для сахарного производства (рис. 175). Культурная свекла подразделяется на два подвида: *B. vulgaris* var. *esculenta*, куда относят сахарную свеклу, кормовую и столовую, и *B. vulgaris* var. *cicla* — листовая свекла, или мангольд. Есть много сортов сахарной свеклы отечественной селекции с высоким содержанием сахара. Советскими учеными получены односторонние и тетраплоидные сорта, имеющие огромное народнохозяйственное значение. Сахарная свекла в настоящее время культивируется по всей Европе. В СССР площади под культурой свеклы расширяются с каждым годом.

Марь (*Chenopodium*) — большой род, состоящий из 250 видов травянистых или кустарниковых растений. Соцветия колосовидные или метельчатые, собранные из клубочков, цветки мелкие, невзрачные. Обычное сорное растение, произрастающее по всему СССР, — марь белая (*Ch. album*). Однолетник с листьями, покрытыми с нижней стороны как бы муцистым налетом. Одно растение дает до 100 тыс. семян. Растение часто неправильно называют лебедой.

Лебеда (*Atriplex*). Большой род, состоящий из однолетников или полукустарников с однополыми цветками, причем околоцветник женских цветков заменен сросшимися прицветниками. Широко распространена в средней полосе на глинистых почвах и по сорным местам лебеда лоснящаяся (*A. nitens*); на юге, на Северном Кавказе и Украине встречается лебеда татарская (*A. laciniata*). В зоне наших полупустынь создает ландшафт лебеда белая, или кокпек (*A. cana*).

Солянка (*Salsola*). Однолетники, полукустарники, кустарники и деревья с мясистыми листьями. Растения, распространенные на засоленных и песчаных почвах пустынь. Они отличаются высоким содержанием (до 50%) солевых веществ, среди которых много хлористого натрия и поташа. На юге европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири и Средней Азии обычны однолетник солянка русская, или курай (*S. ruthenica*). Это растение высотой до 1 м и в диаметре до 2 м, сильно ветвясь, принимает сферическую форму. Зрелое растение обрывается ветром у корня и носится по степи (перекати-поле). В песчаных пустынях Средней Азии распространены древесные солянки: солянка Рихтера, или черкез (*S. richteri*), и солянка Палецкого (*S. paltzskiana*).

Саксаул (*Haloxylon*) — кустарниковые и древесные безлистные растения песчаных и солончаковых пустынь. Ассимилируют главным образом зелеными веточками, так как листья редуцированы в виде чешуек. Хороший закрепитель песков. Наиболее распространен в Средней Азии на солончаковых почвах саксаул черный (*H. aphyllum*) — дерево до 6—7 м высотой с очень твердой древесиной. Используется населением на топливо. По бугристым пескам растет саксаул белый (*H. persicum*) — дерево пепельно-зеленоватого цвета с толстым искривленным и корявым стволом.

К семейству маревых относится также овощное растение шпинат огородный (*Spinacia oleracea*) и род ежовник (*Anabasis*) с видами, характерными для пустынь и полупустынь Средней Азии.

Семейство маревых имеет большое практическое значение, в первую очередь, благодаря растениям, служащим сырьем для сахарной промышленности. Ряд представителей семейства в пустынных условиях служат кормом для скота, другие используются как ценное топливо.

Порядок крапивоцветные (Urticales)

Порядок объединяет семейства, очень сходные друг с другом по строению цветка и другим признакам. Происхождение его окончательно не установлено. Одни систематики находят тесное родство крапивоцветных с букоцветными и считают первые результатом эволюционного развития вторых, А. А. Гроссгейм же относит крапивоцветные к линии развития центросемянных. Порядок объединяет пять семейств. Растения с невзрачными цветками, опыляемыми преимущественно ветром. Многие представители содержат млечный сок.

Сем. шелковичные, или тутовые (Moraceae). Древесные и редко травянистые растения с очередными простыми или супротивными листьями, имеющими прилистники. Цветки однополые. Листочков околоцветника 4, иногда бывает от 2 до 6. Число тычинок соответствует числу листочков околоцветника. Пестик из двух плодолистиков. Завязь одногнездная, верхняя, иногда нижняя. Плод — орешки или костянки, нередко срастающиеся в мясистое соплодие. Многие представители с млечным соком, содержащим каучук. Семейство содержит до 1000 видов, распространенных главным образом в тропической, реже умеренной зонах.



Рис. 176. Баньян бенгальский (*Ficus bengalensis*)
1 — воздушные корни, образующиеся на ветвях

Тут, или шелковица (*Morus*). Деревья или кустарники с крупными опадающими листьями. Цветки одно- или двудомные. Соплодия мясистые из односемянных костянок белой или темно-лиловой окраски. Тут черный (*M. nigra*) — дерево до 15 м высоты с крупными темно-фиолетовыми соплодиями, дико произрастает в Юго-Западной Азии. Культивируется на юге европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии, имеется много сортов. Тут белый (*M. alba*) — дерево с белыми соплодиями, произрастает в Китае, Монголии и Корее. В СССР культивируется в Средней Азии, Закавказье и на юге европейской части. Тут возделывается из-за листьев, идущих на выкормку шелковичных червей. Соплодия в свежем и сушеном виде употребляются в пищу.

Фигус, или смоковница (*Ficus*). Крупный род тропических и субтропических растений, объединяющий до 800 видов деревьев, кустарников, лиан и эпифитов. В Крыму, Закавказье и на юге Средней Азии культивируется смоковница настоящая, или винная ягода, или инжир (*F. carica*). Плодовые деревья до 10 м высотой с округлыми или грушевидной формы мясистыми соплодиями сладкоприторными на вкус. Цен-

ное плодовое растение культивируется во множестве сортов. Виноградные ягоды употребляются в пищу в свежем и сушеном виде, содержат до 75% сахара. Важным является вид фикуса *F. elastica* — мощное дерево родом из Индии с сильно развитыми дощатыми корнями-подпорками. Растение в млечном соке содержит каучук высокого качества. Культивируется как комнатное растение.

Баньян, или фикус бенгальский (*F. bengalensis*), — огромные тропические деревья-эпифиты, растущие в Индии и считающиеся у индусов священными. Развиваются из семян, занесенных птицами на ветви других деревьев. Вырастая и простирая свою крону над кроной хозяина, лишают его света и часто губят. Баньян из ствола и ветвей развивает воздушные корни, которые, свисая вниз, достигают до земли и укореняются. Воздушных корней, достигающих 5—10 м в окружности, может образоваться несколько сот и даже тысяч. Огромная крона, покоящаяся на столбовидных корнях, может занимать площадь в полкилометра и издали кажется целой рощей. Плоды баньяна съедобны (рис. 176).

Конопля (*Cannabis*). Однолетние травянистые растения с прямостоячими ветвящимися стеблями от 75 см до 7 м высоты. Листья черешковые, пальчато-сложные с ланцетными долями; нижние — супротивные, верхние — очередные. Растения двудомные. У мужских растений (посконь, замашка) цветки с пятираздельным околоцветником и 5 тычинками собраны в рыхлую разветвленную кисть. Женские растения, называемые матеркой, имеют плотные колосовидные кисти. Пестик



Рис. 177. Конопля (*Cannabis sativa*):

1 — женское растение, 2 — мужское растение (посконь), 3 — мужской цветок, 4 — мужское соцветие, 5 — женское соцветие, 6 — женский цветок, 7 — плод

с одногнездной завязью и двумя перистыми рыльцами. Плод — односеменной округлый орешек. В диком состоянии известны два вида, обитающие на юго-востоке СССР, в Средней Азии и Западной Сибири. В СССР возделывается посевная конопля (*C. sativa*) для получения из стеблей волокна, а из семян масла (рис. 177). Извлеченные из стеблей лубяные волокна дают пеньку для канатов, веревок, парусов, грубых тканей, пакли и пр. Семена содержат 30—38% ценного конопляного масла, имеющего пищевое и техническое значение (олифа, лаки и др.). Конопляный

жмых — ценный корм для животных. Конопля сорная (*C. ruderalis*) в диком состоянии растет в степных районах, на пустырях и огородах, а также засоряет поля в Поволжье и Западной Сибири, Средней Азии и на Кавказе.

Хмель обыкновенный (*Humulus lupulus*) распространен в широколиственных лесах европейской части СССР, на Кавказе, в Западной Сибири и Средней Азии. Возделывается из-за женских неоплодотворенных соцветий, называемых «шишками», содержащими лупулин и смолистые вещества. «Шишки» используются при изготовлении пива для придания ему особого вкуса.

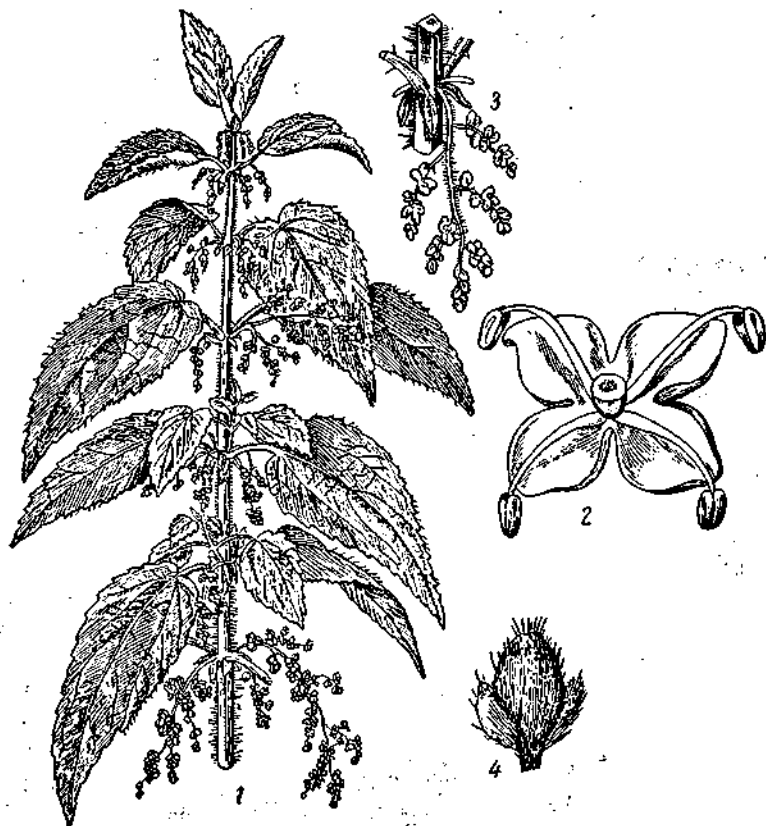


Рис. 178. Крапива двудомная (*Urtica dioica*):

1 — мужское растение, 2 — мужской цветок, 3 — женское соцветие, 4 — женский цветок

Практическое значение растений семейства тутовые велико. Представители его обеспечивают сырьем целый ряд отраслей промышленности: пищевую (тут, хлебное дерево и др.), текстильную (конопля, шелковица), лакокрасочную (конопля), пивоваренную (хмель) и др.

Сем. крапивные (*Urticaceae*). Однолетние и многолетние травы, редко кустарники и деревья. Листья супротивные, с прилистниками. Растения двудомные и однодомные с однополыми, реже двуполыми цветками в пазушных или верхушечных соцветиях. Околоцветник простой, невзрачный, из 2—5 свободных или сросшихся лепестков. Тычинок 4—5. Завязь верхняя, одногнездная. Плод — орешек. Многие растения покрыты жгучими волосками. В стебле развиты склеренхимные волокна. Семейство распространено в тропической и умеренной зонах. В СССР дико растет 6 родов.

Крапива (*Urtica*). Однолетние и многолетние травы со жгучими волосками. Широко распространена по всему СССР — по лесным

опушкам, сорным местам, огородам и т. п. крапива двудомная (*U. dioica*) и крапива жгучая (*U. urens*). Хорошие пищевые растения, содержащие высокий процент белков в листьях, витамины А, В, С, К. Стебель дает волокно, из которого изготовляют грубоволокнистые ткани, веревки, сети, а также хорошую бумагу и т. д. (рис. 178).

Р а м и (*Boehmeria*) — многолетние травянистые растения или полукустарники с прямостоячими опушенными стеблями и пазушными многоцветковыми соцветиями. В СССР, в Грузии, культивируется рами (*B. nivea*), содержащее в стебле крепкое шелковистое волокно, идущее на изготовление тканей, дратвы, канатов и т. д.

Порядок гречихоцветные (Polygonales)

Порядок гречихоцветные представляет собой параллельную порядку крапивоцветные ветвь развития. По мнению одних систематиков, оба порядка следует считать родственными на основе сходства в строении

цветка, другие несомненных связей между ними не обнаруживают. В системе А. А. Гроссгейма гречихоцветные помещены в пределах второй ступени развития. В порядок входит одно семейство — гречишные, распространенное преимущественно в умеренной зоне Северного полушария. Семейство содержит 40 родов, около 800 видов. В СССР произрастает свыше 280 видов.

Сем. гречишные (Polygonaceae). Травы или полукустарники, редко деревья и лианы. Листья простые, очередные, цельные или лопастные с прилистниками, которые, срастаясь, охватывают стебель, образуя раструб. Цветки в кистевидных пазушных соцветиях, мелкие, правильные, с простым или двойным околоцветником из 2—6 свободных или сросшихся

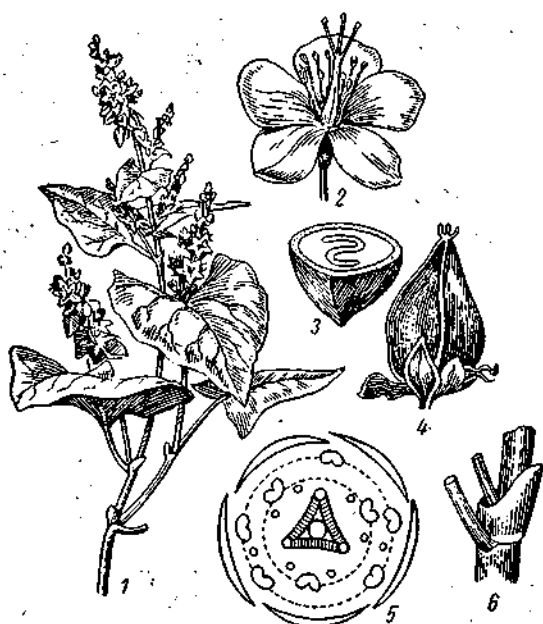


Рис. 179. Гречиха (*Fagopyrum sagittatum*):
1 — цветущее растение, 2 — цветок, 3 — поперечный
разрез плода, 4 — плод, 5 — диаграмма цветка, 6 —
отрезок стебля с раструбом

ся листочков. Тычинок от 1 до 9. Пестик из 2—4 плодолистиков. Завязь верхняя. Плод — трехгранный орешек. Семя с мучнистым эндоспермом.

Г р е ч и х а (*Fagopyrum*). Однолетние, реже многолетние растения с ветвистым стеблем, несущим очередные листья стреловидно-треугольной формы. Цветки обоеполые, с пятичленным околоцветником. Тычинок 8, чередующихся с нектарниками. Пестик с тремя столбиками. Плод — трехгранный орешек или семянка. Характерной особенностью гречиши является диморфизм цветков. У одних растений цветки имеют короткие тычинки и длинные столбики пестиков, у других — длинные тычинки и короткие столбики. Нормальное завязывание семян и большой урожай будут в том случае, если цветки с короткими тычинками опылятся пылью с цветков с короткими столбиками и наоборот. Опыление осуществляется насекомыми и отчасти ветром.

Известно 3 вида. Гречиха обыкновенная, или культурная (*F. esculentum*), — однолетник со сравнительно крупными пахучими цветками белой, розовой или красной окраски. Плоды трехгранные с приросшим к семеню околоплодником (рис. 179). Гречиха — один из лучших медоносов. Как крупная культура больше всего распространена в СССР, где сосредоточено 2/3 мировых посевов этой культуры. Зерно гречихи обладает ценными пищевыми и диетическими качествами. Гречиха татарская (*F. tataricum*) — сорнополевое растение. Плоды с бугристыми ребрами, легко опадающие.

Щавель (*Rumex*) — многолетние травы или полукустарники с обоеполыми, реже однополыми цветками, собранными в метельчатые соцветия. Почти по всему СССР на лугах растет щавель кислый (*R. acetosa*), содержащий много щавелевой кислоты. Используется в пищу

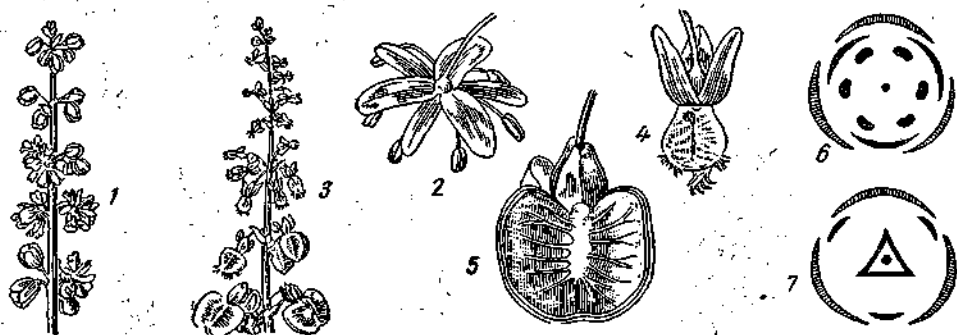


Рис. 180. Щавель кислый (*Rumex acetosa*):

1 — мужское соцветие, 2 — тычиночный цветок, 3 — женское соцветие, 4 — пестичный цветок, 5 — плод, 6 — диаграмма тычиночного цветка, 7 — диаграмма пестичного цветка

(рис. 180). Широко распространен трудноискореняемый корнеотпрысковый сорняк — двудомный многолетник щавелек (*R. acetosella*). Повсеместно засоряет заливные луга щавель конский (*R. confertus*) — многолетнее высокое растение с грубым толстым стеблем.

Ревень (*Rheum*). Многолетние травы с прямым, часто трубчатым стеблем до 2 м высоты. Листья прикорневые, черешковые, крупные, цельные и разрезные. Соцветие длинное, метельчатое или колосовидное. Цветки обоеполые, плод крылатый. Во флоре СССР 21 вид. Ревень татарский (*R. tataricum*) растет в пустынях Казахстана и Средней Азии, где служит кормом для верблюдов. Ценны как овощи и употребляются в кондитерском производстве китайские ревени, в частности ревень тангутский (*R. tanguticum*), у которого используются черешки листьев. Культивируют его и как лекарственное растение.

Горец (*Polygonum*) распространен по всему земному шару в областях умеренного климата. Много злостных сорняков. Спорыш, или птичья гречиха (*P. aviculare*), — низкорослое однолетнее растение с тонким, сильно ветвящимся стеблем. Растет по дорогам, на выгонах и огородах. Имеет кормовое значение для птицы и скота. По всему СССР распространен горец перечный (*P. hydropiper*), растущий по канавам, сырым поймам рек и полям. Обладает перечным вкусом. Гречишка выюпковая (*P. convolvulus*) — однолетник с тонким стеблем, обвивающим соседние растения. Широко распространенный злостный сорняк, вызывающий полегание хлебов. Повсеместно встречается также горец разнолистный (*P. heterophyllum*), по солонцовым местам и в полупустыне — горец мелкоцветковый (*P. floribundum*). В районах выращивания льна сорняком этой культуры является горец льняной (*P. linicola*).

Порядок ивоцветные (Salicales)

Порядок по происхождению очень древний. Растения известны в ископаемом состоянии из отложений нижнего мела. Простое строение цветков у современных ивовых рассматривается как результат упрощения в длительном процессе эволюции. А. А. Гроссгейм полагает, что ивоцветные — одна из древних самостоятельных линий развития. Порядок характеризуется ветроопыляемыми растениями с крайней степенью упрощения цветка. Состоит из одного семейства — ивовые.

Сем. ивовые (Salicaceae). Деревья и кустарники с простыми цельными очередными листьями и рано опадающими прилистниками. Растения двудомные, с однополыми цветками, собранными в сережки. Около-

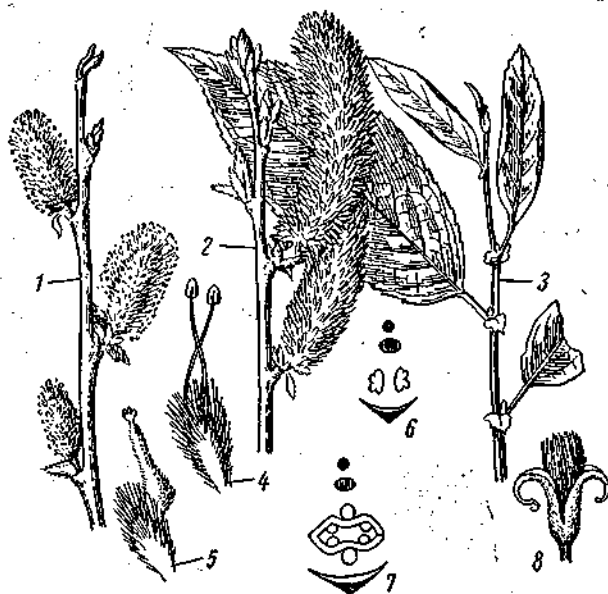


Рис. 181. Ива козья (*Salix caprea*):

— ветвь с мужскими соцветиями, 2 — ветвь с женскими соцветиями, 3 — олистный побег, 4 — тычиночный цветок, 5 — пестичный цветок, 6 — диаграмма тычиночного цветка, 7 — диаграмма пестичного цветка, 8 — раскрывшийся плод

цветник редуцирован или его совсем нет. Цветки с прицветниками. Тычинок 2 или много. Женский цветок с одним пестиком из 2 плодолистиков, со столбиком, несущим 2 рыльца. Завязь верхняя, со многими семяпочками. Плод — двустворчатая коробочка. Семена с летучками из белых волосков. Цветут до распускания листьев. Опыляются ветром и насекомыми. В семействе 3 рода с 400 видами, произрастающими главным образом в Северном полушарии.

Ива (*Salix*). Крупный род, насчитывающий во флоре СССР более 170 видов (рис. 181). К наиболее распространенным видам относятся: ветла, или ива белая (*S. alba*), — крупное дерево до 30 м

высоты, встречающееся по берегам рек и прудов; ракита, или верба, или ива ломкая (*S. fragilis*), — дерево до 15–20 м высоты; ива корзиночная, или лоза (*S. viminalis*), — кустарник, растущий по песчаным берегам рек, используемый в качестве поделочного материала.

Тополь (*Populus*). Высокие, быстро растущие деревья с простыми черешковыми листьями и узкими, рано опадающими прилистниками. Двудомные растения с мужскими и женскими цветками, собранными в сережки. Опыление происходит до распускания листьев. Наиболее распространенный вид тополя — осина (*P. tremula*), — крупное дерево, растущее в лесах по всему СССР. Часто встречаются белый тополь (*P. alba*) — высокое прямое дерево со стволом пепельно-серого цвета и листьями, снизу белыми от опушения, тополь черный, или осокорь (*P. nigra*), — крупное дерево с раскидистой кроной. Растут в приречных местах, образуя тополевые рощи. На юге распространен тополь пирамидальный (*P. pyramidalis*) — высокое дерево с пирамидальной кроной, часто встречающееся в культуре. Тополь — быстрорастущая порода, дающая большое количество древесины и хорошо защищающая берега рек от размывов.

КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ (MONOCOTYLEDONEAE)

Большинство современных ботаников признает, что однодольные произошли от примитивных первичных двудольных и ставят их в системе после двудольных. Производят их от травянистых форм порядка многоплодных и рассматривают как хорошо очерченную естественную группу, которая сложилась и развивалась одновременно и параллельно с порядками двудольных растений. Существовала также теория общего происхождения обоих классов от каких-то общих предков и параллельного развития их. При этом в начале системы ставились однодольные, якобы более примитивные. Некоторые систематики (Н. И. Кузнецов, Н. А. Буш, А. А. Гроссгейм) считают покрытосеменные единым классом, не выделяют однодольные в самостоятельный класс и размещают их в разных местах системы.

Нами принято общепризнанное деление цветковых на два класса. Для растений класса однодольных характерен комплекс признаков, наблюдающийся у большинства (и противоположных аналогичным признакам двудольных): 1) зародыш семени с одной семядолей; 2) стебель с рассеянно расположенными закрытыми пучками, отсутствие камбия и вторичного утолщения; 3) раннее отмирание главного корня и развитие придаточных корней; 4) листья с параллельнонервным или дугонервным жилкованием, долго продолжающийся рост в нижней части листа; 5) трехчленный тип строения цветка; 6) большинство однодольных — травянистые растения.

Следует отметить, что среди двудольных есть растения с некоторыми признаками однодольных и, наоборот, среди однодольных можно встретить признаки двудольных. Наличие у ряда примитивных двудольных признаков однодольных и появление у однодольных на ранних стадиях онтогенеза некоторых признаков двудольных указывает на родственные связи между классами и дает основание предполагать, что первичные покрытосеменные имели строение типа двудольных и уже из них развилось строение типа однодольных. Поэтому не отдельные признаки, а совокупность признаков позволяет надежно отличать однодольные от двудольных. По своему разнообразию и количеству порядков, семейств и видов класс однодольных значительно уступает классу двудольных. Число видов однодольных составляет менее $\frac{1}{3}$ двудольных. Класс однодольных объединяет свыше 50 семейств и около 30 тыс. видов. Однодольные доставляют человечеству основной продукт питания — хлеб, что и определяет практическое значение их в целом.

Порядок болотникоцветные (Helobiae)

В начале системы однодольных стоит порядок болотникоцветные. По анатомическому строению и по устройству цветка они сходны с многоплодными, что дает основание выводить болотникоцветные от многоплодных, а от болотникоцветных — другие порядки однодольных. Этот порядок представлен наиболее примитивными семействами однодольных. К нему относятся водяные, прибрежные и болотные травянистые растения.

В строении цветков имеется ряд примитивных признаков. Число членов в цветке не вполне установившееся. Цветки различного строения, правильные, с двойным околоцветником или его нет. Число тычинок и плодolistиков варьирует от одного до многих. Завязь верхняя, редко нижняя. Члены цветка у многих расположены по спирали. Гинецей апокарпный или ценокарпный, со свободными столбиками. Семена без эндосперма. В порядок входит 7 семейств.

Сем. частуховые (Alismataceae). Многолетние прибрежные или водные растения. Встречаются всюду на земном шаре. Листья прикорневые, черешковые, у многих с сетчатым жилкованием. Цветки в слож-

ных соцветиях, правильные, обоеполые или однополые с трехчленными чашечкой и венчиком. Тычинок и пестиков по 6 или много. Плоды — многосемянки.

Частуха (*Alisma*) — водные и болотные растения с белыми или бледно-розовыми некрупными цветками в пирамидальной метелке и листьями в прикорневой розетке. Корневища съедобны в печеном виде. Частуха подорожниковая (*A. plantago-aquatica*) растет по всему СССР (рис. 182).

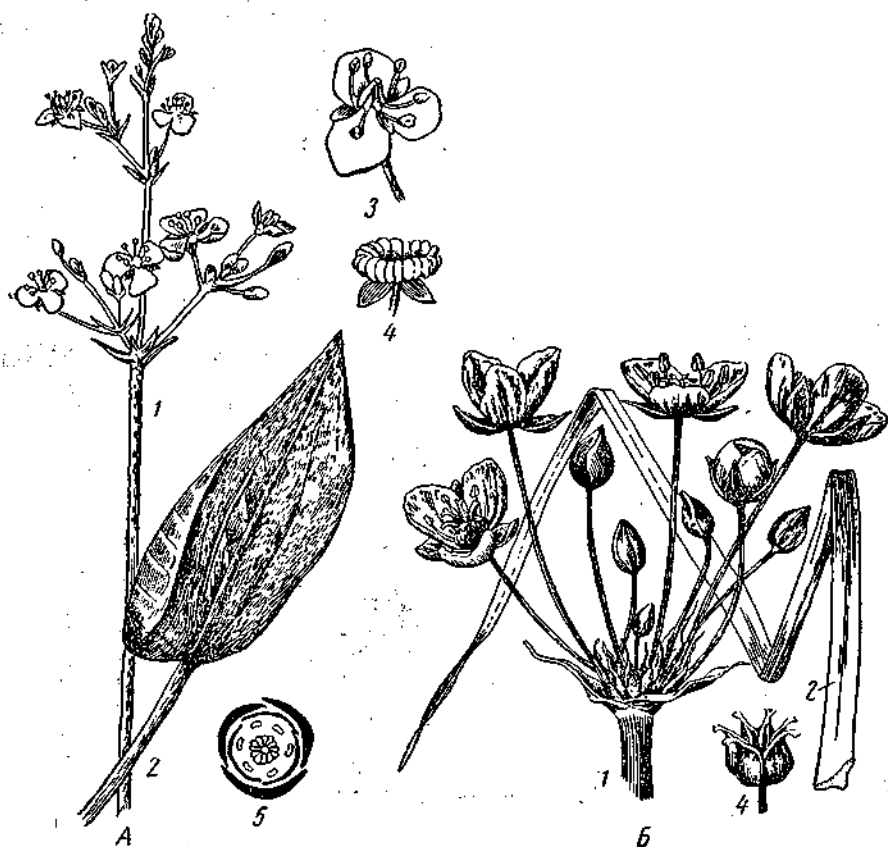


Рис. 182. Болотникоцветные. А — частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*); Б — сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*);

1 — соцветие, 2 — лист, 3 — цветок, 4 — плоды, 5 — диаграмма цветка частухи

Стрелолист (*Sagittaria*) — растение с крупными стреловидными листьями на поверхности воды, подводные листья лентовидные. Цветки обоеполые, верхние — тычиночные, нижние — пестичные. Тычинок и плодolistиков много. По всему СССР встречается стрелолист обыкновенный (*S. sagittifolia*) — корневищное растение со съедобными клубнями.

Сем. сусаковые (Butomaceae). Многолетние болотные и водные растения Северного полушария. Листья линейные. Чашелистиков и лепестков по 3. Тычинок 9 или много, пестиков 6 или больше. Соцветие зонтиковидное, на длинной стрелке. Сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*) имеет розово-белые цветки. Растет на болотах, корневище съедобное (рис. 182).

Сем. водокрасовые (Hydrocharitaceae). Растения, плавающие на поверхности воды или погруженные в воду. Цветки правильные, однополые, двудомные. Плод ягодообразный.

Водокрас, или лягушечник (*Hydrocharis morsus ranae*), — небольшое пресноводное растение с округлосердцевидными листьями и белыми цветками, плавающими на поверхности воды.

Телорез (*Stratiotes aloides*) образует розетки из широколинейных по краям колючезубчатых листьев, плавающих под водой и всплывающих ко времени цветения.

Элодея, или водяная чума (*Elodea canadensis*), — погруженное пресноводное растение с мутовчатым расположением листьев.

Валлиснерия (*Vallisneria spiralis*) — подводное растение с узколинейными листьями, часто разводится в аквариумах.

Сем. ситниковые (Juncaceae). Однолетние и многолетние травянистые растения с линейными листьями и соцветиями в виде кистей или колосьев. Цветки обоеполые, правильные. Околоцветник чашечковидный. Тычинок 6, плодolistиков 6 или 8. Растут в умеренной и холодной зонах. В СССР часто встречаются на сырых лугах, у воды виды **ситника** (*Juncus*), **триостренника** (*Triglochin*), а на торфяных болотах — **шейхцерия** (*Scheuchzeria palustris*).

Порядок лилиецветные (Liliiflorae)

Порядок лилиецветные выводится от порядка болотникоцветные. Это центральный порядок однодольных с их характерными чертами строения, от которого выводятся другие порядки, чья эволюция шла, с одной стороны, по пути приспособления к энтомофилии, а с другой — по пути упрощения цветков и приспособления к анемофилии. Большой порядок, объединяющий ряд семейств и тысячи видов, распространенных на всех континентах. Большинство — многолетние травы с корневищами или луковичками. Листья линейные, с параллельно- или дугонервным жилкованием. Цветки правильные, обоеполые, трехчленные, венчиковидные, реже чашечковидные. Тычинок 6. Пестик из 3 плодolistиков. Завязь верхняя, трехгнездная. Плод — коробочка или ягода. Семена с эндоспермом.

Сем. лилейные (Liliaceae). Большое семейство, состоящее из 250 родов и 3000 видов, распространенных по всему земному шару, особенно в пустынно-степных областях. Многолетние травы (редко древовидные) с корневищами или луковичками и удлиненными параллельно- или дугонервными листьями. Цветки редко одиночные, чаще собраны в различные соцветия (кисть, колосья, метелки, зонтиковидные и др.), актиноморфные, крупные или средних размеров. Околоцветник у большинства венчиковидный, листочки расположены в два круга. Тычинок по 3 в двух кругах. Пестик с верхней трехгнездной завязью состоит из 3 плодolistиков. Плод — коробочка, реже ягода. Семена с эндоспермом. В СССР дико растут свыше 600 видов, из них луковичные встречаются главным образом в степных и полустепных зонах.

Лилия (Lilium). Многолетние травянистые растения с крупными яркими цветками в кистях, реже одиночными. Луковички с черепитчатыми чешуями (рис. 183). В СССР 16 видов, дико растущих в Европе, Сибири, на Кавказе. Луковички употребляются в пищу. Многие виды разводят как декоративные. Распространены лилия белая (*L. candidum*) с крупными душистыми белыми цветками, лилия тигровая (*L. tigrinum*) с цветками оранжевого цвета и черными пятнами и др.

Тюльпан (Tulipa) имеет крупные, обычно одиночные цветки разнообразной окраски. В степях европейской части СССР часто встречается тюльпан Шренка (*T. schrenkiana*) преимущественно с крупными красными цветками. Тюльпаны разводятся во множестве сортов и являются излюбленными декоративными растениями.

Лук (Allium). Большой род, объединяющий 400 видов многолетних трав, подавляющая часть которых обладает резким луковичным

запахом. Растения с луковицами или корневищами. Листья сочные, плоские или трубчатые. Соцветия на стрелке в виде ложного зонтика, до распускания заключенного в бесцветный чехол из сросшихся кроющих листьев. Околоцветник раздельнолистный или сросстилистный из 6 розовых, красных, белых, реже желтых листочков. Тычинок 6, сросшихся в основании между собой и околоцветником. Завязь одно-или трехгнездная. Плод — коробочка. Семена черные, угловатые или округлые. Размножается семенами и вегетативно, некоторые виды образуют в соцветиях луковички или же дают дочерние луковички. Лук отличается

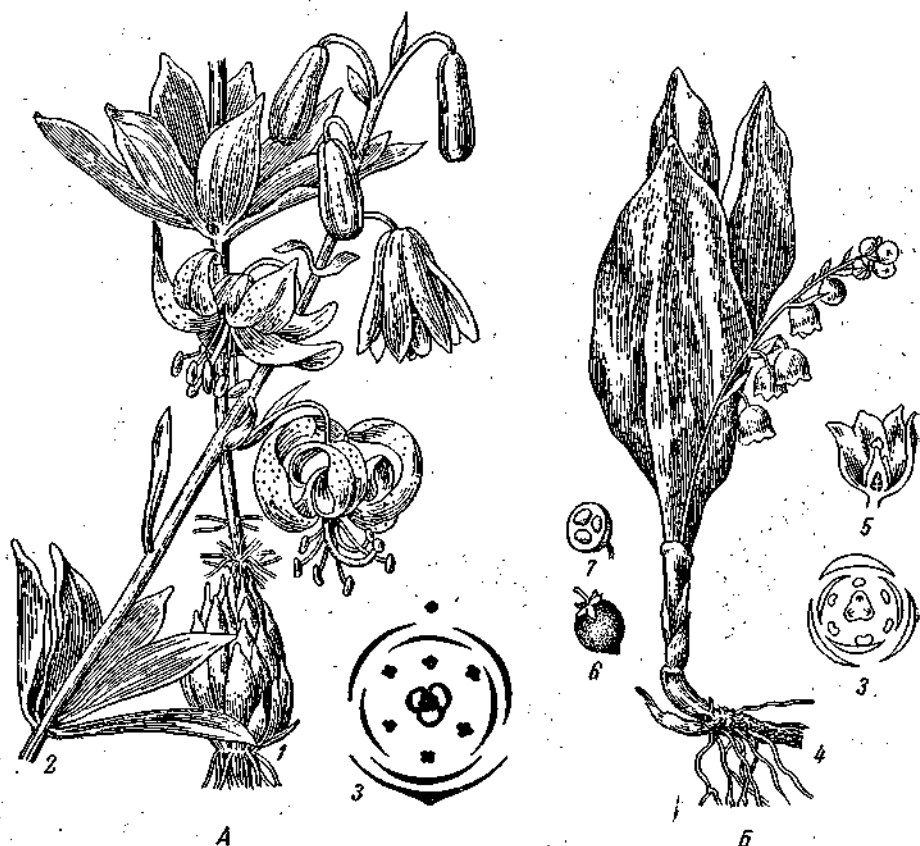


Рис. 183. Лилейные. А — лилия кудреватая (*Lilium martagon*); Б — ландыш (*Convallaria majalis*):

1 — основание растения с луковицами, 2 — верхняя часть растения с соцветием, 3 — диаграмма цветка лилии, 4 — общий вид растения, 5 — цветок в разрезе, 6 — плод ягода, 7 — плод в разрезе

острым вкусом и особым запахом, вызванными эфирным маслом, содержит много витаминов и обладает антибиотическими свойствами (рис. 184). Повсеместно распространен в культуре. Широко используется также в населенном ряде диких местных луков. По всему СССР, кроме Средней Азии, встречается и идет в пищу лук-черемша (*A. victorialis*). Не менее распространен лук-резанец (*A. schoenoprasum*), используемый в сыром и квашеном виде. В европейской части СССР и на Кавказе растет лук медвежий (*A. ursinum*). Злостным сорняком, особенно на юге СССР, является лук круглый (*A. rotundum*), образующий на луковице много луковичек-деток. Повсеместно распространен в культуре лук репчатый (*A. sera*). Это овощной лук, культивируемый во множестве сортов, различающихся по вкусу, форме и цвету луковиц. Общеизвестен также

чеснок (*A. sativum*), культивируемый из-за особенных вкусовых и антибиотических качеств. У чеснока луковица сборная и состоит из многих луковок-деток.

Безвременник (*Colchicum*). Небольшие клубнелуковичные многолетники с линейными листьями и цветками лиловой, розовой, белой, желтой окраски. Сорные и ядовитые растения, содержат алкалоид колхицин. Безвременник осенний (*C. autumnale*) растет на Западной Украине и цветет осенью лиловыми цветками. Безвременник великолепный (*C. speciosum*) с крупными розово-пурпурными или лиловыми цветками цветет в сентябре на горных лугах Грузии. Безвременник Регеля (*C. regeli*) с белыми цветками встречается в горах Тянь-Шаня и Памира.

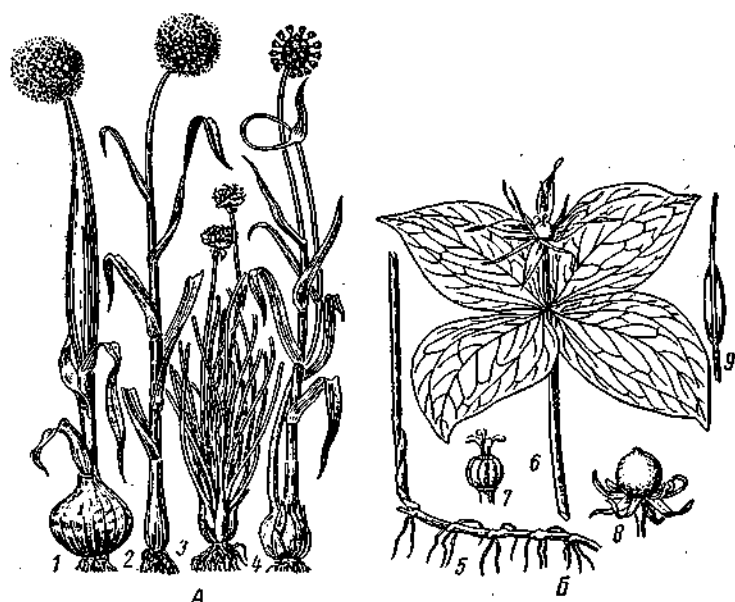


Рис. 184. Лилейные. А — лук (*Allium*); Б — вороний глаз (*Paris quadrifolia*):

1 — лук репчатый (*A. cepa*), 2 — лук порей (*A. porrum*), 3 — лук-резанец (*A. schoenoprasum*), 4 — чеснок (*A. sativum*), 5 — нижняя часть растения, 6 — верхняя часть растения с четырьмя листьями и плодом, 7 — пестик, 8 — плод, 9 — тычинка

К луковичным относятся также встречающиеся на лугах, опушках леса, в степях виды рябчика (*Fritillaria*), пролески, или голубого подснежника (*Scilla*), рано цветущие красивыми цветками; виды гусиного лука (*Gagea*) и др.

В семействе лилейных много родов и видов, имеющих корневище.

Спаржа (*Asparagus*). Многолетники с мелкими чешуевидными листьями. Насчитывается более 100 видов, в СССР 24 вида. Спаржа обыкновенная (*A. officinalis*) в диком виде встречается в средней и южной полосах европейской части СССР, в Западной Сибири, на Кавказе. Одна из разновидностей разводится как ценное овощное растение, у которого в пищу употребляются молодые побеги.

Купена (*Polygonatum*). Корневищные травянистые растения с широкоовальными листьями и одиночными повислыми трубчатыми зеленовато-белыми цветками. Плод — трехгранная ягода. Часто встречаются купена аптечная (*P. officinalis*) с угловатым стеблем и купена многоцветковая (*P. multiflorum*) с округлым стеблем.

Ландыш (*Convallaria*). Корневищные растения с широколанцетными листьями и белыми шаровидными цветками, собранными на поник-

лых цветоножках в кисти. Плод — ягода. Ландыш майский (*C. majalis*) распространен по лесам европейской части СССР, на Кавказе и Дальнем Востоке (см. рис. 183). Цветет в мае. Излюбленное декоративное растение. Свежезасушенные цветки используются в медицине.

Из корневищных растений большое распространение имеют также майник двулистный (*Majanthemum bifolium*), вороний глаз (*Paris quadrifolia* и многие другие.

Следует отметить некоторые виды, не растущие дико в СССР, но культивируемые как декоративные и лекарственные растения.

Алоэ (*Aloë*) — листовые суккуленты, произрастающие в степях Южной Африки. У нас часто выращиваются под названием «столетники» (*A. arborescens*), не цветущие в комнатных условиях. Сок мясистых и сочных листьев используется как слабительное, вяжущее средство и для других целей.

В североамериканской флоре известны древовидные растения из рода юкка (*Jucca*), из листьев многих видов которых получают волокна для тканей, щеток и т. д. В Крыму и на Кавказе разводят некоторые красиво цветущие виды юкки в декоративных целях. То же самое можно сказать о роде драцена (*Dracaena*), распространенном в тропиках и субтропиках и культивируемом на юге СССР.

Порядок орхидноцветные (Orchidales)

Порядок орхидноцветные, или, как его называют некоторые систематики, мелкосеменные, в своем происхождении и развитии связан с энтомофильными лилиецветными. В процессе эволюции дальнейшее приспособление орхидных к опылению разнообразными насекомыми привело к усилению зигоморфности цветка, редукции тычинок и к формированию сложного приспособительного механизма, обеспечивающего опыление. Характерной чертой орхидноцветных является срастание тычиночных нитей со столбиком пестика и образование так называемой колонки, а также склеивание пыльцы в комочки — поллинии, которые снабжены особой ножкой и липкой подушечкой. Все вместе называется поллинием (рис. 185). В филогенетическом отношении орхидноцветные рассматривают как вершину одной из эволюционных ветвей, отходящей от лилиецветных. Порядок состоит из одного огромного семейства ятрышниковые, или орхидные, в котором насчитывается, по данным некоторых авторов, до 20 тыс. видов, распространенных в тропической и редко — в умеренной зонах.

Сем. ятрышниковые, или орхидные (Orchidaceae). Травянистые многолетние растения, очень разнообразные по своему внешнему виду благодаря приспособлению к разнообразным экологическим условиям местообитания. Среди орхидных встречаются растения с сапрофитным и полусапрофитным типом питания. Многие являются эпифитами и поселяются в кронах деревьев тропического леса. Некоторые виды имеют плоские лентовидные зеленые корни, способные ассимилировать углерод. Одни растения корневищные, другие клубнекорневые, бесстебельные или со стеблями в виде лопат. Листья очередные. Цветки зигоморфные, чаще обоеполые, различной формы, окраски и величины (от 0,2 см до 25 см в диаметре). Соцветия кистевидные, колосовидные или цветки одиночные. Опыление насекомыми, реже птицами или самоопыление. Часто цветки издают тонкий аромат и хорошо приспособлены к опылению насекомыми. Околоцветник венчиковидный, состоит из 2 трехчленных кругов. Листочек, расположенный ближе к оси, резко отличается от остальных по форме, величине, окраске и называется губой. Тычинок 2, редко больше, срастающихся нитями со столбиком пестика и образующих колонку (гиностемий). Пыльца собрана в тетрады, или поллинии. Плодолистиков 3. Завязь нижняя, одногнездная. Плод — коробочка. Семена очень мелкие, без эндосперма и с зародышем, часто

не расчлененным на органы. В СССР 43 рода и 122 вида корневищных растений.

Башмачок (*Cypripedium*). Корневищные растения со стеблем, несущим у основания несколько влагалищных листьев, и 1—2 оригинальными крупными цветками с сильно вздутой и виде башмака губой. Наиболее распространен в европейской части СССР, Сибири и на Дальнем Востоке башмачок настоящий (*C. calceolus*). Растет в разреженных лиственных и смешанных лесах, цветки с желтой губой, красноватыми крапинками внутри и волосками у основания (см. рис. 185). В тех же

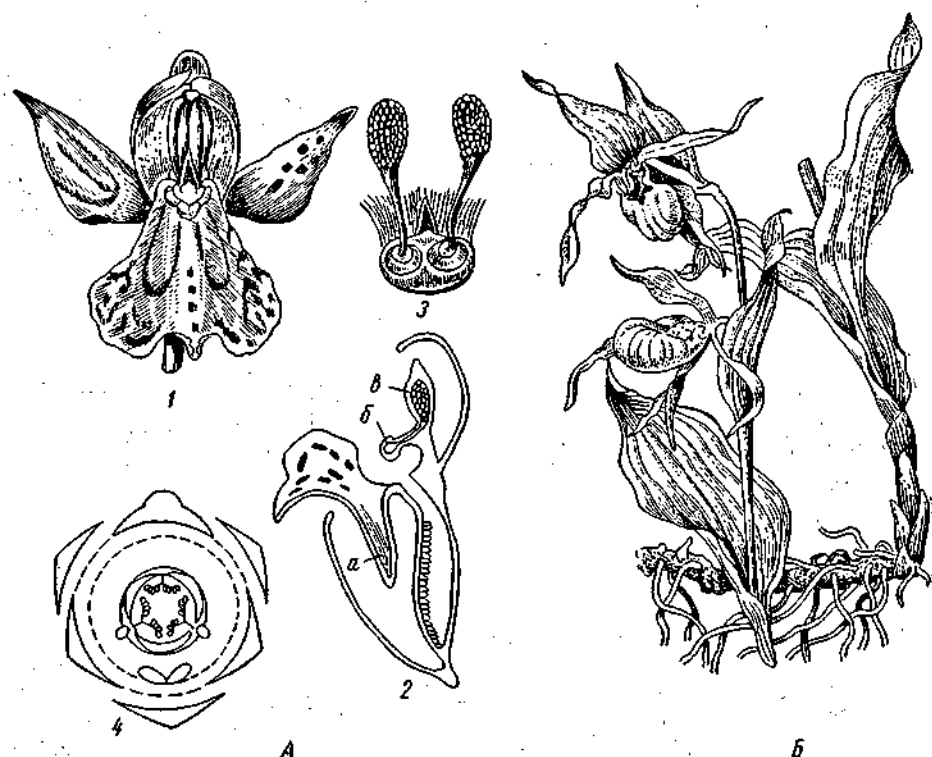


Рис. 185. Орхидные. А — строение цветка ятрышника (*Orchis*); Б — башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus*):

1 — цветок (вид спереди), 2 — продольный разрез цветка, 3 — поллинии с липкими подушечками, 4 — диаграмма цветка; а — шпорец, б — клювик, в — поллиний. Насекомое, сидя на губе околоцветника, вводит хоботок в шпорец, толкая клювик; поллиний приклеивается к головке насекомого и переносится на другой цветок

областях распространен башмачок крупноцветный (*C. macranthum*) с красивым розовым околоцветником.

Ятрышник (*Orchis*) состоит из 35 видов, распространенных на равнинных и горных лугах по всему СССР. Многолетние травянистые растения с корнеклубнями, ланцетными или ланцетнолинейными листьями и колосообразным соцветием. По сырым лугам и лесным опушкам встречается ятрышник шлемоносный (*O. militaris*) со светло-розовыми цветками и маленькими прицветниками, а также ятрышник пятнистый, или кукушкины слезки (*O. maculata*), для которого характерны бурные пятна на листьях.

Белая ночная фиалка, или любка двулистная (*Platanthera bifolia*), несет белые, очень душистые цветки, пахнущие только вечером или ночью. Широко распространена на сыроватых лугах и в лесах европейской части СССР и на Кавказе.

К сапрофитным орхидеям, встречающимся в лесах СССР, относятся виды **ладьяна** (*Corallorhiza*), **надбородника** (*Epipactis*) и

гнездовки (*Neottia*). Эти виды поселяются на перегнойной почве и отчасти паразитируют за счет живущего в их корнях или корневищах микоризного гриба.

Практическое значение растений семейства орхидные сравнительно невелико. Из незрелых плодов ванили (*Vanilla planifolia*) добывается ванилин, служащий душистой приправой к кондитерским изделиям и кушаньям. Многие орхидеи культивируются как исключительные по красоте и разнообразию цветков декоративные растения.

Порядок осокоцветные (Cyperales)

Филогенетически осокоцветные выводятся из лилиецветных. Они развились в процессе приспособления к ветроопылению и непосредственно связаны с семейством ситниковые (Juncaceae). Порядок состоит из одного семейства осоковые, состоящего из 85 родов и около 4000 видов.

Сем. осоковые (Cyperaceae). Многолетние корневищные, реже однолетние травы с трехгранным неполым стеблем, без вздутых узлов (отличие от злаков). Линейные листья расположены на стебле с трех сторон. Они с замкнутыми влагалищами и без язычка (отличие от злаков). Мелкие невзрачные цветки собраны в колосовидные цимозные соцветия, которые, в свою очередь, соединены в головчатые, зонтиковидные, метельчатые или колосовидные сложные соцветия. Цветки однополые или обоеполые. Околоцветника нет или он редуцирован до пленок или щетинок. Тычинок обычно 3. Завязь из 3, реже 2 плодолистиков, верхняя, одногнездная, с одной семязпочкой. Плод — орешек. Семя с эндоспермом. Распространены осоковые по всему земному шару и растут главным образом в северных и болотистых местах.

Осока (*Carex*). Многолетние корневищные травы, образующие нередко плотные кочки. Стебли трехгранные, без узлов. Листья линейные, часто жесткошершавые, с замкнутыми влагалищами и без язычков. Цветки собраны в колосовидные или метельчатые соцветия. Растения однодомные или двудомные. Мужские цветки из 3 тычинок, сидящих в пазухах кроющей чешуи. Женские — из 2—3 плодолистиков, окружены особым видоизменением кроющей чешуи — мешочком. Завязь верхняя, со столбиком о 2—3 рыльцах. Плод — трехгранный орешек (рис. 186). Известно около 2000 видов. В СССР около 400 видов, растущих преимущественно во влажных болотистых местах. Встречаются во всех зонах, обильны в лесной зоне, где часто образуют основную массу травянистого покрова заболоченных лугов и низинных болот. Значительна их роль в травяном покрове степей и пустынь, где они служат хорошими пастбищными растениями. Из них наиболее известны осока песчаная, или вздутая (*C. physodes*), распространенная в песчаных пустынях Средней Азии, и осока пустынная (*C. pachystylis*), приуроченная к глинистым пустыням. Пастбищным растением для оленей служит осока водяная (*C. aquatilis*), распространенная в тундре и лесной зоне. Кормовое значение осок невелико. Сено имеет хорошее качество только при раннем скашивании травостоя. Повсеместно растут в увлажненных местах осока стройная (*C. gracilis*), осока ранняя (*C. praecox*) и др.

Камыш (*Scirpus*). Многолетние, реже однолетние травянистые растения с ветвистыми соцветиями из многоцветковых колосков, растущие по берегам рек, озер, на болотах. Наиболее известен камыш озерный (*S. lacustris*) с цилиндрическим, почти безлистным стеблем до 2,5 м высоты. Растет всегда в воде или непосредственно у берегов, образуя чистые заросли, следующие вглубь водоема за зоной тростника. Используется для плетения матов, циновок, сумок и как строительный материал. Камыш лесной (*S. silvaticus*) имеет высокорослый округлотрехгранный полый стебель и широколинейные листья, растет по берегам рек и в заболоченных местах.

Сыть (*Cyperus*). Однолетники и многолетники с остротрехгранным стеблем. В СССР 14 видов, приуроченных преимущественно к южным районам. Некоторые виды — сорняки орошаемых культур в Средней Азии и Закавказье, как, например, сыть круглая (*C. rotundus*), легко размножающаяся клубневидными утолщениями на корнях. Из корневищных клубеньков чуфы, или земляного миндаля (*C. esculentus*), разводимого в районах южной Европы, получают хорошего качества жирное масло, применяемое в пищу и в парфюмерии; клубеньки применяются и как суррогат миндаля. По берегам водоемов тропической и

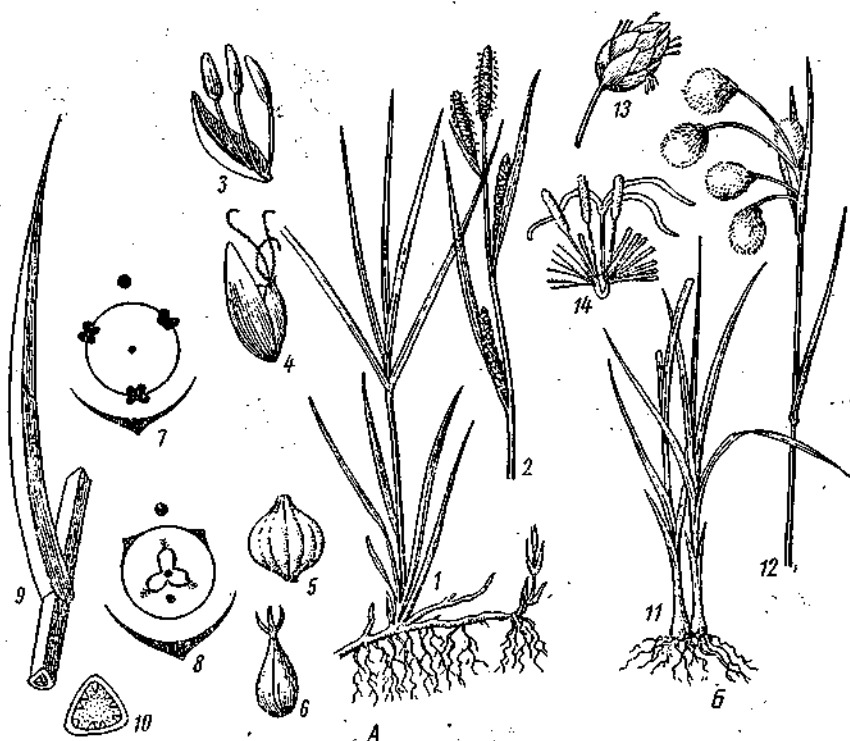


Рис. 186. Осоковые. А — осока (*Carex gracilis*); Б — пушица (*Eriophorum polystachyum*):

1 — нижняя часть растения с ползучим корневищем, 2 — цветущий побег с мужскими колосками наверху и с женскими колосками, расположенными ниже, 3 — мужской цветок, 4 — женский цветок, 5 — мешочек — прицветная пленка, 6 — плод, 7 — диаграмма мужского цветка, 8 — диаграмма женского цветка, 9 — отрезок стебля с листом, 10 — поперечный разрез стебля, 11 — нижняя часть растения, 12 — верхняя часть растения с пушистыми плодами, 13 — колосок, 14 — обоеполый цветок

северной Африки растет папирус (*C. papyrus*), достигающий 5 м высоты и образующий огромные заросли. В древности, до появления пергамента, полосы из его стеблей употреблялись для письма. В настоящее время папирус служит декоративным оранжерейным и комнатным растением.

У пушицы (*Eriophorum*) при плодах имеются щетинки околоцветника, разрастающиеся в крупные белые «пуховки». Встречается на сырых лугах и болотах. Широко распространена пушица узколистная (*E. angustifolium*) и пушица влагалищная (*E. vaginatum*). Кормовая ценность ничтожна.

Практическое значение растений семейства осоковые невелико. Они важны в пустынных и полупустынных районах как пастбищные растения для овец, а также на севере для оленей. Из осоковых культивируется только чуфа.

Порядок злакоцветные (Graminales)

Злакоцветные, как и осоковые, — производные лилиецветных. Эволюция обоих порядков, по-видимому, шла параллельно и связана с переходом к анемофилии. Развитие порядка происходило также в процессе приспособления к условиям континентального климата. Предками злакоцветных следует считать семейства, у которых зародыш прилежит к эндосперму, а не окружен им, как у осоковых. Порядок содержит только одно семейство — злаки с 550 родами и свыше 6700 видами, большинство которых по количеству распространено в тропиках, но массового развития достигают в умеренных широтах, где часто определяют ландшафт, составляя главную массу травостоев степей, прерий и лугов. В СССР дико растут около 1000 видов.

Сем. злаки (Gramineae). Злаки представлены преимущественно травянистыми растениями. Существуют и древовидные злаки, например бамбук.

К о р н и у злаков мочковатые. При прорастании зерновки первым появляется зародышевый корень, причем у большинства злаков зерновка прорастает несколькими корешками, однако некоторые злаки, например просо, прорастают одним корешком. Вслед за появлением зародышевого корня образуется и побег с листочками. В нижней части побега от узлов очень оближенных подземных междоузлий в большом количестве возникают придаточные корни, которые, разрастаясь, принимают мочковатую форму. Эти придаточные корни и выполняют основную функцию корневого питания растения. **С т е б л и** у злаков обычно тонкие, цилиндрические, неветвящиеся. На них различают вздутые узлы — места прикрепления листьев и между ними полые внутри междоузлия. Нижние части междоузлий, покрытые влагалищами листьев, долгое время сохраняют меристематические ткани, за счет которых у злаков происходит вставочный, или интеркалярный, рост стебля. **Л и с т ь я** простые, очередные, расположены в два ряда. Они состоят из длинного цилиндрического влагалища, плотно охватывающего стебель, у большинства не срастающегося своими краями, и длинной линейной или узколинейной пластинки. На месте отгиба пластинки от влагалища имеется маленький поперечный пленчатый вырост, называемый язычком (*ligula*), или реснички. Края влагалища в месте отгиба у некоторых злаков образуют двусторонние линейные выросты — ушк и . Язычок затрудняет проникновение воды во влагалище листа. Форма и величина язычка и ушек часто служат систематическими и сортовыми признаками. При прорастании зерновок первый лист выходит наружу в виде трубчатосвернутого, на вершине твердого и заостренного влагалища, называемого колеоптилем (перышко). Оно способствует прохождению стебелька и первого листочка через почву, а в дальнейшем продольно прорывается и пропускает выходящие листья.

К у щ е н и е м злаков называют образование побегов из подземных стеблевых узлов. Стебли почти у всех злаков ветвятся в нижней части, под землей, у некоторых — над поверхностью земли. В период кущения развивается стебель, вначале с очень короткими междоузлиями и зачаточным колосом. Затем междоузлия будущей соломины начинают удлиняться, и вырастает надземная часть стебля с 5—6 междоузлиями (у кукурузы до 15 и более). В нижней части стебля, находящейся под землей, возникает ряд очень тесно оближенных узлов, называемых в агрономической практике узлом кущения. Каждый из указанных стеблевых узлов дает новый надземный побег и придаточные корни. В свою очередь, образуемые из почек побеги в своей нижней части формируют подобные же узлы кущения. В результате такого ветвления (кущения) на одном растении может появиться до 30 и более стеблей. Обычно в полевых условиях озимые хлеба развивают из узла кущения

5—6 стеблей, а яровые — 1—3. У луговых злаков возникает до 30 и более стеблей. Кустистость и энергия кущения зависят от вида и сорта растения, от крупности зерна, площади питания и приемов агротехники. С жизненностью узла кущения связана жизнеспособность всего растения — кустистость, мощность корневой системы, зимостойкость и засухоустойчивость. Общей кустистостью называют среднее количество стеблей на одно растение. Под продуктивной кустистостью понимают среднее количество достаточно развитых колосовых стеблей на один куст.

У злаков различают два типа побегов: генеративные и вегетативные. Генеративные побеги несут соцветия и образуют плоды

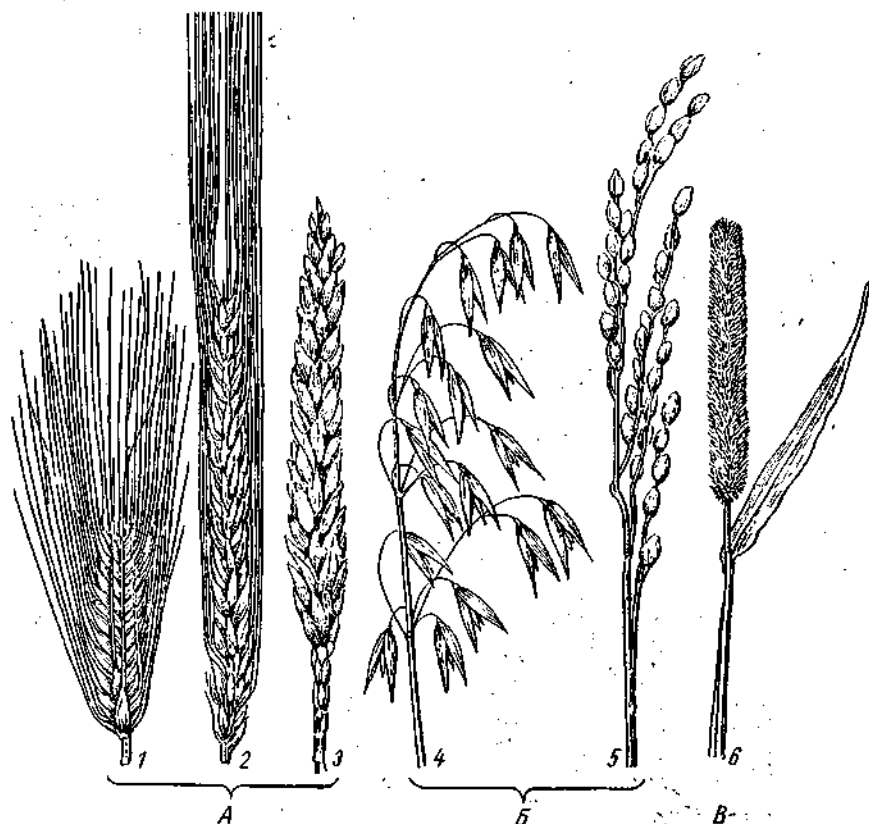


Рис. 187. Соцветия злаков. А — сложный колос; Б — метелка, В — султан:
1 — ячмень многозерный (*Hordeum vulgare*), 2 — ячмень двузерный (*Hordeum distichum*), 3 — пшеница (*Triticum*), 4 — овес (*Avena*), 5 — рис (*Oryza*) 6 — тимофеевка (*Phleum*)

и семена. Они обычно менее облиственны, более грубы. Вегетативные побеги не образуют соцветия, лучше облиственны и более нежны. Вегетативные побеги очень важны у кормовых злаков, так как они улучшают кормовые качества этих трав, а у хлебных злаков при наличии вегетативных побегов растягивается период созревания хлебов, затрудняется уборка и снижается урожай. По характеру кущения многолетние злаки делятся на 4 группы: корневищные, рыхлокустовые, плотнокустовые и корневищнорыхлокустовые.

Корневищные злаки, кроме надземных побегов, образуют из узла кущения более или менее длинные побеги, растущие горизонтально под землей и являющиеся корневищами. Они несут узлы и междоузлия. Листья на корневищах имеют вид беловатых или буроватых чешуек, скоро опадающих. В узлах корневища возникают прида-

точные корни, а вверх вырастают дочерние побеги. Конец корневища загибается кверху и образует надземный стебель, у основания которого формируется новый узел кущения, дающий надземные побеги и новые подземные корневища. Так происходит вегетативное размножение. Корневищные злаки образуют рыхлую дернину, которая легко разрушается при пастбе скота. Примером корневищных злаков могут служить пырей ползучий, костер безостый и др.

Рыхлокустовые злаки несут узлы кущения под поверхностью почвы. Новые побеги из почек узлов отходят под острым углом или дугообразно к надземному веретеновидному побегу и растут вверх, развивая рыхлый по своему строению куст. К рыхлокустовым

злакам относятся наиболее ценные кормовые злаки: тимофеевка луговая, ежа, овсяница луговая и др.

Плотнокустовые злаки развивают узлы кущения над самой поверхностью почвы. Из почек узлов побеги с самого начала растут вертикально, почти параллельно материнскому стеблю, плотно прилегая друг к другу, формируя плотные кусты. Плотнокустовые злаки наиболее устойчивы к пастбе скота, но уступают другим злакам в кормовом отношении. К плотнокустовым относятся белоус, пщучка, типчак, ковыли и др.

Корневищные рыхлокустовые злаки характеризуются тем, что кущение у них происходит одновременно по типу корневищных и рыхлокустовых злаков. К ним относятся лисохвост луговой, овсяница красная и др.

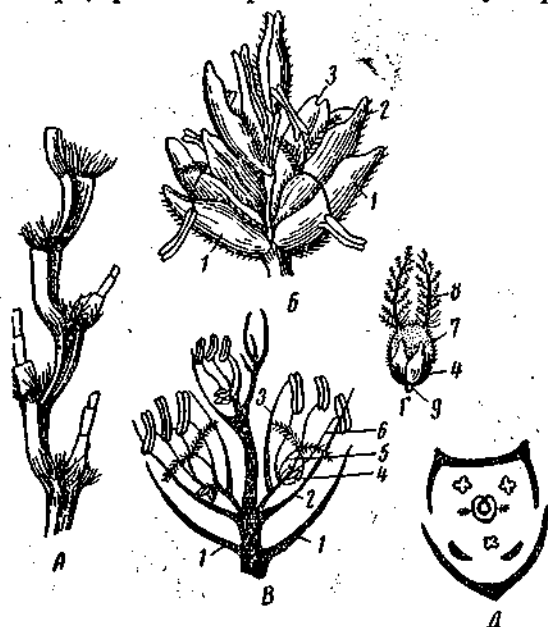


Рис. 188. Строение колоска пшеницы мягкой (*Triticum vulgare*). А — стержень сложного колоса пшеницы, на уступах которого помещаются колоски; Б — отдельный колосок, В — схема колоска, Г — отдельный цветок, Д — диаграмма цветка:

1 — колосковые чешуи, 2 — нижняя цветковая чешуя, 3 — верхняя цветковая чешуя, 4 — лодичкулы, 5 — пестик, 6 — тычинки, 7 — завязь, 8 — рыльце, 9 — плодовая ножка

правило, сложные (рис. 187). Встречаются: сложный колос — соцветие, на оси которого сидят без ножек или с очень короткими ножками колоски (рожь, пшеница и др.); метелка — с хорошо развитыми и повторно ветвящимися ветвями, несущими колоски (овес, просо, костры и др.); колосовидная метелка, или ложный колос, или султан, — метелка с многочисленными, тесно сближенными и короткими ветвями, несущими колоски (тимофеевка, лисохвост).

Части сложных соцветий — колоски (рис. 188) состоят из колосковых чешуй и ряда (от 1 до 10 и более) обоеполых цветков. В основании колосков находятся у большинства 2 (редко 1—3—4) колосковые чешуи — нижняя и противостоящая ей, несколько более крупная верхняя. За ними по оси колоска расположены цветки. У многих злаков на колосковых чешуях имеются ости. Цветки злаков маленькие, невзрачные, зеленые. Околоцветник сильно редуцирован и состоит из цветковой чешуи и околоцветных пленок. Каждый цветок одет двумя цвет-

ковыми чешуями, расположенными одна против другой. Одна, более крупная, нижняя (наружная—цветковая чешуя (прицветник) обхватывает своими краями меньшую, нежную, тонкую, в виде пленочки верхнюю (внутреннюю) цветковую чешую. У многих злаков нижняя цветковая чешуя заканчивается остью, выходящей из ее вершины или из середины, или из нижней части. Внутри между цветковыми чешуями находятся две очень маленькие беловатые пленочки—околоцветные чешуйки или лодикулы (*lodicules*). При цветении лодикулы сильно набухают и способствуют раскрытию цветков. Цветковые чешуи закрывают внутренние части цветка—тычинки и пестик. Тычинок у большинства злаков 3, у риса, тростника и бамбука 6, редко иное количество. Пыльники у злаков крупные, прикрепляются к тычиночной нити серединой, что способствует лучшему раскачиванию их ветром. Пестик один, с двумя длинными перистыми или кистевидными рыльцами. Завязь верхняя, одногнездная. Плод сухой, нераскрывающийся — з е р н о в к а, характеризующаяся срастанием кожистого околоплодника с семенной оболочкой. У бамбука плод — орешек или ягода. У некоторых злаков зерновка покрыта цветочными пленками, в результате чего получается пленчатое зерно, как, например, у овса, ячменя, проса и др. Большинство злаков опыляется перекрестно при помощи ветра. К самоопыляющимся, имеющим часто нераскрывающиеся цветки, из культурных злаков относятся пшеница, ячмень, овес, просо, рис и очень немногие дикорастущие злаки. Семейство злаки подразделяется на три подсемейства: бамбуковидные, просовидные и мятликовидные. Некоторые систематики делят подсемейства на трибы.

Подсем. бамбуковидные (*Bambusoideae*). Подсемейство объединяет 47 родов и более 200 видов. Большинство бамбуковых многолетники с подземным корневищем, немногие однолетники. Растения с деревянистым стеблем, достигающим у некоторых видов 40 м высоты и 30 см толщины. Стебель по строению похож на соломину, также имеет полые междоузлия и выполненные узлы. Стенки стеблей плотные, древесина исключительно прочная. Вершина стебля ветвистая, листья с влагалищами и небольшим черешком. Соцветия метельчатые. В цветках 6 тычинок. Плод — зерновка, орех или ягода. Бамбук отличается быстрым ростом. Прирост стебля за сутки может достигать 50—100 см. Некоторые виды цветут ежегодно, другие один раз в жизни в неопределенное время, причем у многих видов зацветание происходит одновременно у всех экземпляров в данной местности. После цветения все части отмирают. Распространены бамбуки во всех влажных районах тропиков и в субтропиках. Преобладают в Юго-Восточной Азии. В Европе дикорастущих бамбуков нет. Многие бамбуки возделываются и хорошо растут на Черноморском побережье Кавказа и Крыма, где они достигают нормальной величины и дают вполне доброкачественный материал для различного применения. Из него строят летние дома, мосты, делают водопроводы, мебель, удилища и т. п. Молодые побеги употребляют в пищу, из семян, похожих на овес, готовят хлеб. В пищу используются также корневища.

Подсем. просовидные (*Panicoideae*). Род к у к у р у з а, или м а и с (*Zea*) представлен одним видом, известным только в культурном состоянии — *Zea mays*. Родина кукурузы — Центральная и Южная Америка. Кукуруза — одна из важнейших зерновых культур (рис. 189). Значение ее в народном хозяйстве определяется использованием ее как кормовой, пищевой и технической культуры. Зерно кукурузы высокопитательно, богато жиром и крахмалом. Из зерна кукурузы вырабатывают несколько сортов крупы, крахмал, патоку, пиво, спирт, синтетический каучук, сахарный сироп, кукурузные хлопья и другие продукты. Для переработки на муку и крупу зародыши зерна предварительно отделяют. Зародыши содержат около 30% жира, используемого для получения хорошего пищевого масла, лечебных препаратов, витамина Е. Стебли служат сырьем

для изготовления бумаги, целлюлозы, искусственной древесины, изоляционных материалов, искусственных смол и пр. Стержни початков идут на выработку линолеума, клея, пробок, пластмасс, для добывания поташа и пр. Обертки початков используются как упаковочный материал. Из кукурузы выделяется свыше 150 пищевых, кормовых и технических продуктов.

Зерно кукурузы — хороший концентрированный корм для всех видов сельскохозяйственных животных, особенно для свиней и молочного

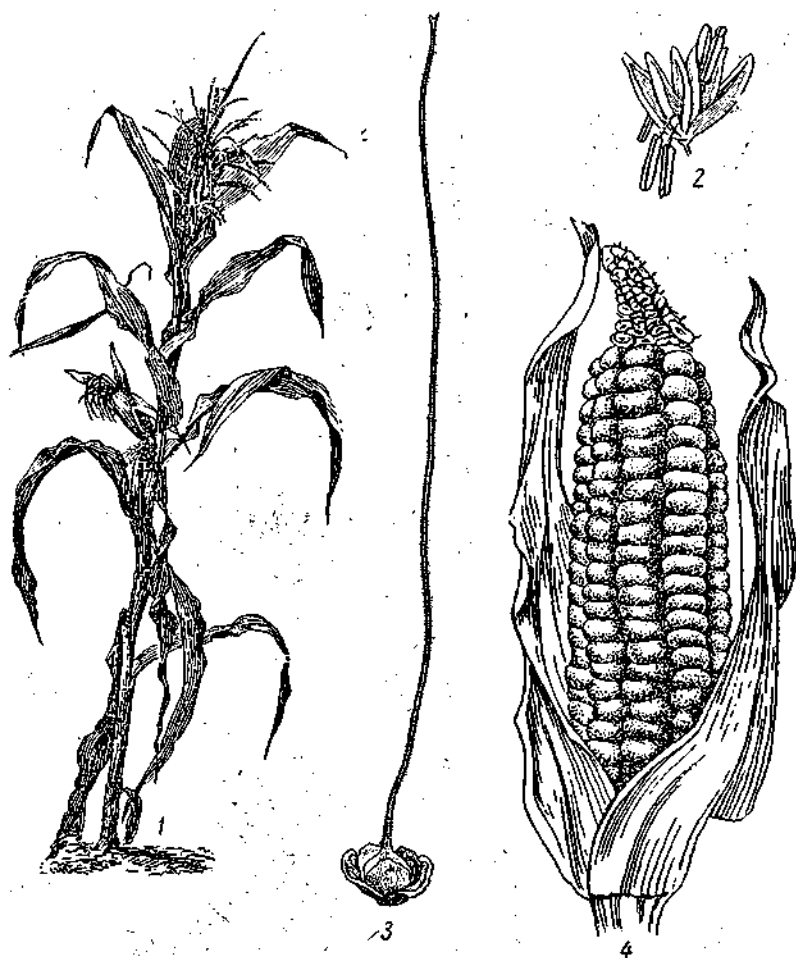


Рис. 189. Кукуруза (*Zea mays*):

1 — общий вид растения, 2 — отдельный мужской колосок, 3 — пестик, 4 — початок в обертке

скота. Кукуруза возделывается как силосная культура, а также на зеленый корм и сено.

Кукуруза — однолетнее растение высотой от 80 см до 6 м. Корневая система мощная, сильно разветвленная, достигающая глубины 250 см. Как и у других злаков, у нее различают зародышевый корень и узловые придаточные корни. Кроме того, из нижних надземных узлов стебля часто возникают воздушные корни, играющие роль опоры и служащие для дополнительного питания. Стебель кукурузы прямой, с выполненной сердцевинной, нередко образует 2—3 надземных побега (пасынки). Листья широколанцетные, реснитчатые по краям, с коротким прозрачным язычком. Количество листьев на одном растении от 8 до 30. Чем

более позднеспелый сорт, тем большее количество листьев формируется на стебле. Кукуруза — однодомное ветроопыляемое растение с однополыми цветками. Мужские цветки в виде метелки расположены на верхушке стебля, женские в виде початка находятся в пазухах листьев. Мужские цветки, состоящие из 3 тычинок, заключены между двумя пленчатыми цветковыми чешуями. Цветки в двухцветковых колосках. Колосковые чешуи широкие, заостренные и опушенные. Колоски собраны в метелку. На боковых ветвях метелки колоски размещены в два вертикальных ряда, а на главной оси — в несколько рядов. **П о ч а т о к** (женское соцветие) покрыт листовыми обертками, состоящими из нескольких слоев видоизмененных листьев. Он несет толстый стержень, на котором вертикальными рядами располагаются колоски с женскими цветками. Женские колоски двухцветковые, но развивают только по одному плодущему цветку. Колосковые чешуи мясистые, слабоопушенные, цветковые чешуи очень маленькие, пленчатые. Пестики цветков имеют очень длинные нитевидные шелковистые столбики, которые перед опылением выходят из обертки наружу, образуя пучок нитей. Каждый столбик заканчивается волосистым клейким двухлопастным рыльцем. Цветение женских соцветий обычно начинается на 4—5 дней позже зацветания метелок.

Плод — зерновка различной окраски: белой, желтой, красной, фиолетовой и пр. Зерновка состоит из сильноразвитого эндосперма и крупного зародыша. По пленчатости, внешнему и внутреннему строению зерна кукурузу разделяют на 8 подвидов. В пределах каждого подвида различают разновидности. Существует много сортов кукурузы. Распространен посев кукурузы гибридными семенами, полученными от скрещивания определенных сортов (межсортной гибрид «Первенец», сортолинейный гибрид «Успех» и т. д.). Гибриды по урожайности и устойчивости против болезней превосходят обычные сорта.

С о р г о (*Sorghum*, или *Andropogon*). Однолетние или многолетние травянистые растения с высоким стеблем, заканчивающимся метелкой. Род сорго объединяет 34 диких и возделываемых вида. В СССР культурное сорго представлено двумя видами: сорго обыкновенное (*S. vulgare*, или *A. sorghum*), включающее большое количество разновидностей и сортов, и суданская трава (*S. sudanense*), возделываемая как однолетняя кормовая культура. Представителем дикого сорго является обременительный многолетний сорняк гумай (*A. halepense*), распространенный в Средней Азии и Закавказье. Сорта сорго (*S. vulgare*) по характеру использования разделяют на три основные группы. Зерновое сорго возделывается на зерно. Среди них джугара (*S. durra*) и гаолян (*S. japonicum*) культивируются на Дальнем Востоке как хлебные растения. Сахарное сорго (*S. saccharatum*) выращивают для получения метелок, используемых для поделки веников и щеток. Сорго отличается засухоустойчивостью.

С а х а р н ы й т р о с т н и к (*Saccharum*). Многолетние корневищные тропические и субтропические растения с сильносахаристыми стеблями. Сахарный тростник культурный (*S. officinarum*) имеет могучий стебель до 6 м высоты и 5 см в диаметре, содержащий в соке до 20% сахара. Дает основную продукцию сахара на мировом рынке. Дикий родич его — дикий сахарный тростник (*S. spontaneum*) растет в СССР по долинам рек Сыр-Дарья и Аму-Дарья, а также в Индии и Иране. Сок содержит 2—4% сахарозы.

П р о с о (*Panicum*) — большой род, содержащий 400 видов, распространенных в тропической и умеренной степной зонах. В СССР 4 вида, из которых 1 культурный, а 3 вида — сорные растения (рис. 190). Просо сорное (*P. spontaneum*) засоряет посевы культурного проса и других сельскохозяйственных растений в Средней Азии, Казахстане, особенно в Монголии. Культурное просо посевное (*P. miliaceum*) — одно-

летнее растение с раскидистым или сжатым метельчатым соцветием. Колоски двучетковые: один тычиночный, другой обоеполый. Колосковых чешуй 3. Цветковые чешуи различной окраски, глянцевитые, во время обмолота не отделяются. Из проса после очистки от цветковых чешуй получается пшено. Просо — одна из важнейших культур. Возделывается в южных и юго-восточных районах СССР и в центральной черноземной полосе.

Щетинник (*Setaria*) — растения со сжатой колосовидной метелкой. В СССР встречается 5 видов, главным образом, сорных растений. Возделывается как хлебное растение чумиза, или гоми, или итальянское просо (*S. italica*) — однолетнее растение с прямой или поникающей



Рис. 190. Злаковые: А — рис (*Oryza sativa*); Б — просо посевное (*Panicum miliaceum*); В — куриное просо (*Echinochloa crus galli*) — сорное растение, Г — щетинник сизый (*Setaria glauca*) — сорное растение;

1 — побеги с метелками, 2 — нижняя часть растения и корни, 3 — колосок, 4 — пленчатая зерновка, 5 — зерновка без пленок, 6 — общий вид растения, 7 — колосок с брюшной стороны

колосовидной метелкой. Культивируется в западной Грузии и на Дальнем Востоке. Употребляется в пищу в виде каши. По всему СССР на полях и в садах распространены сорняки мышей зеленый (*S. viridis*) и мышей сизый (*S. glauca*) — сильнейшие засорители посевов проса. По всему СССР растет также сорняк, имеющий на соцветиях зазубренные щетинки, — щетинник цепкий (*S. verticillata*).

Рис (*Oryza*). Однолетние и многолетние растения с крупными раскидистыми или одногривыми метелками. Колоски одноцветковые, цветки с 6 тычинками; обоеполые. Известно 20 видов, среди которых есть дикорастущие и культурные. Большинство видов растут дико в Африке. Культивируются 2 вида, в СССР — 1.

Рис посевной (*O. sativa*). Однолетние растения с тонким стеблем высотой от 50 до 120 см. Колоски одноцветковые. Колосковых чешуй 2, плотно прилегающих к цветку. Цветочных чешуй 2, наружная чешуя у остистых форм с остью. Зерновка риса вымачивается вместе с колосковыми и цветковыми чешуями. Зерновки, освобожденные от чешуй, дают крупу — рис. Рис культивируется на полях, затопленных водой. Для половины населения земного шара это один из главных продуктов

питания (Китай, Япония, Индия, Индонезия и т. д.). По своему значению он занимает второе место после пшеницы. В СССР рис культивируется на Дальнем Востоке, в Средней Азии, Азербайджане и на Северном Кавказе. Площади под рисом неуклонно расширяются.

Подсем. мятликовидные (Poaeoidea). Тимофеевка, или аржанец (*Phleum*), — многолетние или однолетние растения с цилиндрическим соцветием — колосовидной метелкой (султаном). Колоски двухцветковые. Цветочные чешуи безостые. Рыхлокустовой злак высотой 50—150 см. Произрастает главным образом на лугах и в степях. В СССР 11 видов. Наибольшее кормовое значение имеет тимopheевка луговая (*Ph. pratense*), растущая по суходольным лугам по всему СССР, и тимopheевка степная (*Ph. phleoides*) — хорошее степное пастбищное растение, распространенное в европейской части СССР, в Сибири и Средней Азии.

Лисохвост, или батлачок (*Alopecurus*). Многолетние, реже однолетние рыхлокустовые растения. Внешне сходны с тимopheевкой. Отличаются от нее сравнительно длинными остями на цветковых чешуях, вследствие чего метельчатый колос (султан) лисохвоста пушистый, а также срастанием между собой колосковых чешуи от основания до середины (рис. 191). В СССР 29 видов. Наиболее ценное кормовое растение — лисохвост луговой (*A. pratensis*), растущий на увлажненных и пойменных лугах. Встречается повсюду в СССР.

Полевидца (*Agrostis*). Многолетние растения с мелкими одноцветковыми колосками в рыхлом метельчатом соцветии. По лугам распространена полевидца белая (*A. alba*), а также полевидца обыкновенная (*A. vulgaris*). Оба вида — хорошие кормовые растения.

Ковыль (*Stipa*) — большой род из типичных степных и полупустынных многолетников, образующих иногда так называемые ковыльные степи. Особенно широко распространен на юге европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии и Сибири ковыль Иоанна (*S. ioannis*) — крупное растение с длинной остью и ковыль-волосатик (*S. capillata*), формирующий дернистые густые травостой. По степям и горам Западной Сибири и Средней Азии растет ковыль киргизский (*S. kirghisorum*) с перистой остью. В тех же районах, а также в европейской части СССР и на Кавказе распространен ковыль Лессинга (*S. lessingiana*) — лучшее из ковылей пастбищное растение.

Луговик (*Deschampsia*). Многолетние травы, растущие на сырых лугах. В СССР 13 видов. Луговик дернистый, или щучка (*D. caespitosa*), образует густые дерновины и кочки, ухудшает состояние лугов, способствуя заболачиванию.

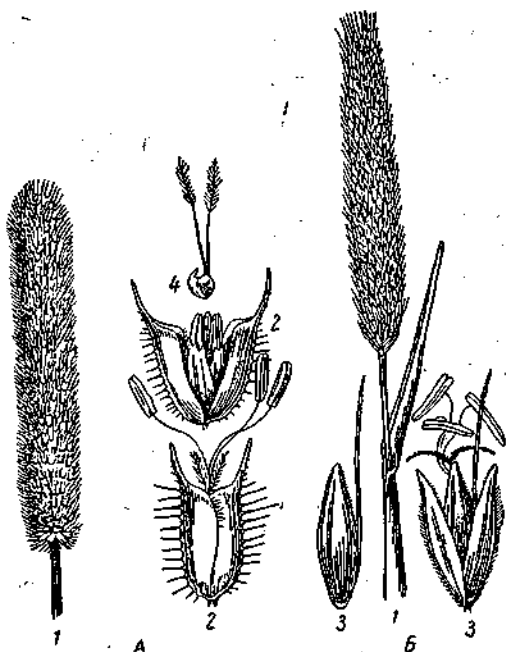


Рис. 191. Кормовые злаки. А — тимopheевка луговая (*Phleum pratense*); Б — лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*):

1 — соцветие султан, 2 — одноцветковые колоски (колосковые чешуи не сросшиеся), 3 — одноцветковые колоски (колосковые чешуи почти до середины сросшиеся, цветковая чешуя с остью), 4 — пестик

Овес (*Avena*). Однолетние растения с раскидистой метелкой. Колоски двух- и трехцветковые. Колосковых чешуй 2. Нижняя цветковая чешуя наверху двузубчатая или двуостистая, на спинке с крепкой коленчатой остью, в нижней части спирально завитой. У некоторых диких овсов нижняя цветковая чешуя вытянута в особый вырост с подково-

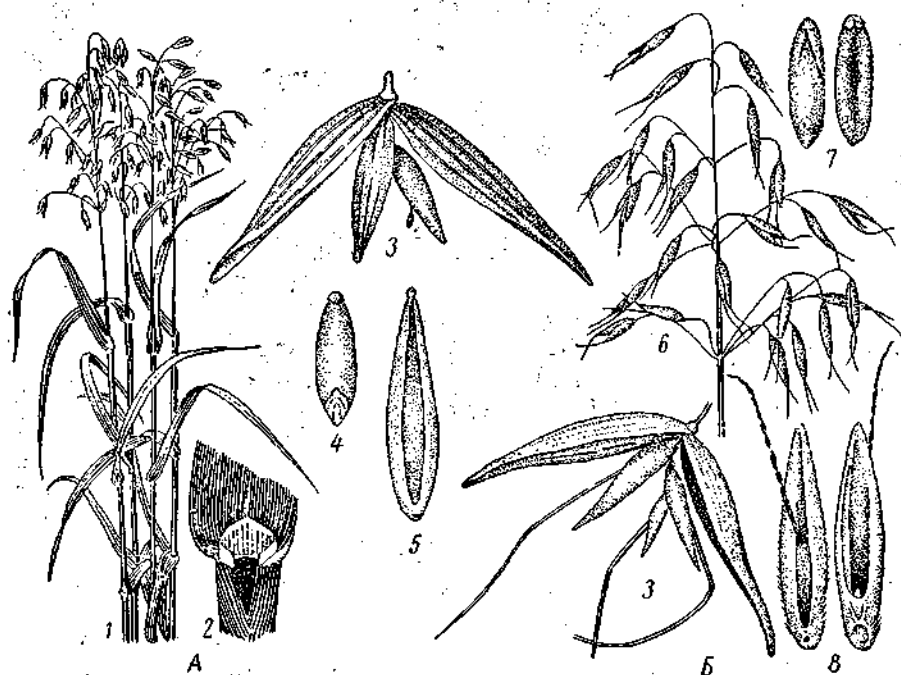


Рис. 192. Овес (*Avena*). А — овес посевной (*A. sativa*); Б — овсюг (*A. fatua*): 1 — побеги овса с метелками, 2 — часть листа, 3 — колосок, 4 — голая зерновка, 5 — пленчатая зерновка, 6 — соцветие, 7 — зерновка без пленок со спинной и брюшной сторон, 8 — пленчатая зерновка со спинной и брюшной сторон (видны сочленения — «подковки»)

образным сочленением, благодаря которому плоды легко отваливаются. В СССР известно 18 видов овсов, большинство которых дикие растения. У культурных овсов ость обычно прямая и не завитая или ее нет совсем, у них также отсутствует подковообразное сочленение, и плоды при созревании не опадают (рис. 192). В культуре в СССР наиболее распространен овес посевной (*A. sativa*). Большая часть культивируемых сортов овса относится к этому виду. Они разделяются на пленчатые и голозерные, безостые и остистые формы. Зерно в цельном виде используется главным образом на корм лошадям. Овсяная мука хорошо усваивается организмом животных, поэтому ее используют при кормлении молодняка. Из зерна изготавливают и продовольственные продукты — крупу, овсяные хлопья «Геркулес», толокно, галеты и т. д. Зерно овса отличается высокой питательностью: 1 кг равен 1 кормовой единице, которая служит единицей измерения общей питательной ценности кормов. В мировом земледелии овес по площади посева занимает 4 место после пшеницы, риса и кукурузы. Из диких овсов наиболее распространен злостный сорняк овсюг (*A. fatua*), встречающийся по всему СССР. Отличается присутствием сочленения во всех цветках и осыпанием зрелых зерновок.

Мятлик (*Poa*). Многолетние (кроме одного вида) растения с метелкой из многоцветковых (от 2 до 20) колосков. Большой род, включающий более чем 100 видов, распространенных повсюду в СССР и играющих нередко большую роль в сложении растительности лугов. Все виды хорошие кормовые травы. Один из лучших кормовых и пастбищных

злаков — мятлик луговой (*P. pratensis*). Это низкорослый корневищно-рыхлокустовой теневыносливый злак, хорошо отрастающий после стравливания, растет на лугах и лесных полянах по всему СССР (рис. 193). В лесной и лесостепной зонах, кроме Восточной Сибири и Дальнего Востока, встречается также близкий к предыдущему мятлик обыкновенный (*P. trivialis*). В степях и пустынях растет маленькое растение с плотными дерновинками — мятлик луковичный, или живородящий (*P. bulbosa*), образующий в метелке выводковые почки — луковички, которыми вид легко размножается. По всему СССР встречается также однолетний мятлик (*P. annua*), пригодный для газонов. На сырых лугах растет мятлик болотный (*P. palustris*).

Овсяница (*Festuca*). Многолетние дерновинные корневищные и рыхлокустовые травы с многоцветковыми колосками в метельчатых соцветиях. Известно около 300 видов, в СССР свыше 50. Распространена от зоны тундры до зоны пустынь, занимая одно из первых мест в траво-

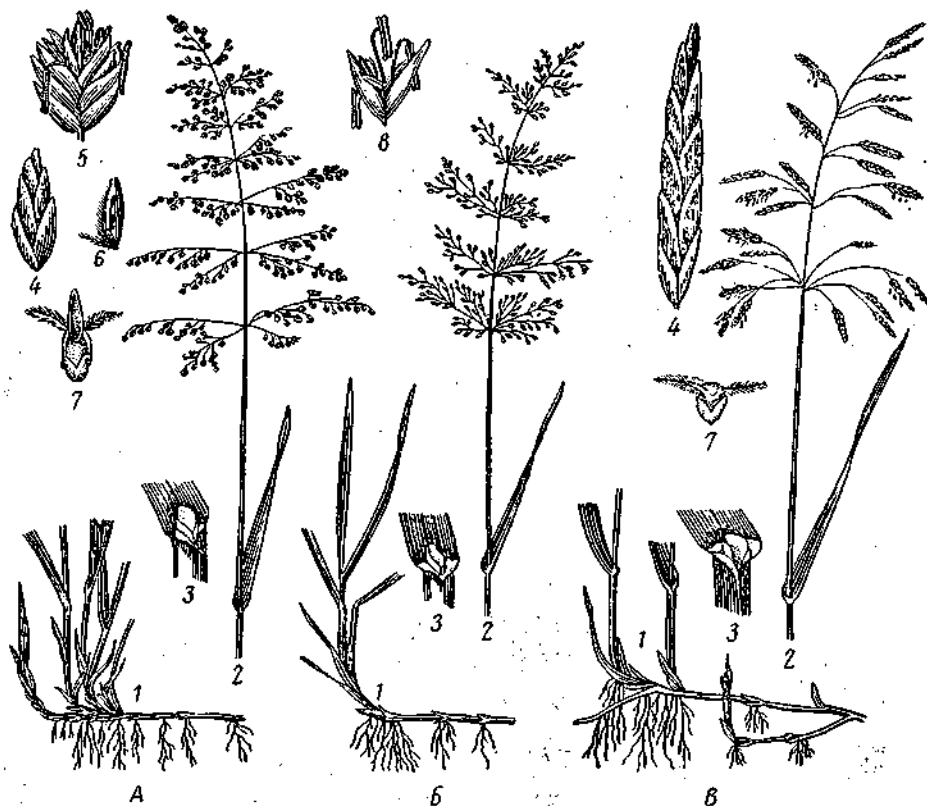


Рис. 193. Метельчатые луговые злаки. А — мятлик луговой (*Poa pratensis*), Б — полевица белая (*Agrostis alba*); В — костер безостый (*Bromus inermis*):

1 — корневище с побегами и придаточными корнями, 2 — метелка, 3 — часть листа с язычком, 4 — колосок до цветения, 5 — колосок в начале цветения, 6 — цветковая чешуя, 7 — пестик, 8 — колосок в цвету

стоях на лугах. Большинство видов ценные кормовые и пастбищные растения. Овсяница луговая (*F. pratensis*) — рыхлокустовой злак, распространенный на заливных лугах и в луговых степях, на полянах, опушках лесов в лесной и лесостепной зонах европейской части СССР и в Сибири. Одна из лучших кормовых трав. Широко культивируется. Овсяница красная (*F. rubra*) — рыхлокустовой злак с ползучими корневищами. Хорошо переносит затопление и стравливание скотом. Для сенокосов малопригодна. Во влажных лесах растет по всему СССР. Овсяница



Рис. 194. Колосовые луговые злаки. А — пырей ползучий (*Agropyron repens*); В — плевел многолетний (*Lolium perenne*); 1 — корневище с побегами и придаточными корнями, 2 — сложный колос, 3 — колосок с цветками, 4 — цветок

бороздчатая, или типчак (*F. sulcata*), — дерновинный злак с шершавыми седоватыми вдоль сложенными листьями. Типичное широкораспространенное в полупустынных и степных зонах пастбищное растение.

Костер (*Bromus*). Многолетние и однолетние растения с крупными метельчатыми соцветиями, образованными крупными многоцветковыми сжатыми с боков колосками. Листья с влагалищами, замкнутыми на большом протяжении. Известно 100 видов, в СССР 44. Встречаются от тундры с вечной мерзлотой до пустынной зоны. Широко распространен и наиболее ценен костер безостый (*B. inermis*) — многолетний длиннокорневищный луговой злак (см. рис. 193), введенный в культуру. Как кормовое растение особенно важен для степной зоны. Повсюду встречается в степных и лесостепных районах, а также введен в культуру костер береговой, или прямой (*B. riparius*, или *B. erectus*), — рыхлокустовой многолетний злак. Злостными сорняками являются костер полевой (*B. arvensis*), костер ржаной (*B. secalinus*), засоряющие озимые хлеба, и костер кровельный (*B. tectorum*), распространенный повсеместно, кроме Севера и Арктики.

Тростник (*Phragmites*). Многолетние растения, иногда неправильно называемые камышом. Крупные злаки с пирамидальной метелкой из многоцветковых колосков. В СССР известны 3 вида. Наиболее широко распространен тростник обыкновенный (*Ph. communis*), расту-

ший повсюду до 70° с. ш. Растение до 9 м высоты, обитающее преимущественно в мелководных частях водоемов (рек, озер и пр.), на болотах и лугах. Образует обширные заросли и участвует в образовании торфяников. В СССР тростниковые заросли занимают около 5 млн. га. В молодом состоянии хорошо поедается скотом, позже сильно грубеет. Используется как строительный материал и для изготовления камышита. Применяется для плетения корзин и циновок, а также в качестве топлива.

Пырей (*Agropyron*). Многолетние травы с ползучим корневищем или же образующие густую дернину. Соцветие — сложный двурядный колос. Наиболее распространен пырей ползучий (*A. repens*) — длиннокорневищный злак, растущий по всему СССР на лугах и как сорное растение полевых культур (рис. 194). Пырей ползучий — хорошее кормовое растение, особенно ценна его укосная масса. С другой стороны, он является злостным сорняком вследствие огромной побегообразовательной способности и большой живучести. Отличное кормовое растение, особенно для засушливых степных районов — житняк гребенчатый (*A. cristatum*) — дерновинный злак с плоскопирамидальным гребенчатым колосом. Растет по всему СССР, преимущественно в степных районах. Введен в культуру.

Рожь (*Secale*). Однолетние и многолетние травы. Соцветие — сложный колос. Колоски одиночные, двух-, трехцветковые. Колосковые чешуи линейношиловидные. Нижняя цветковая чешуя в большинстве случаев снабжена щетинистой остью. Содержит более 10 дикорастущих видов и один культурный. У дикорастущих видов стержень колоса распадается на членики, остающиеся при колосках, у культурного вида стержень колоса на членики не распадается. Дикие виды сосредоточены в странах

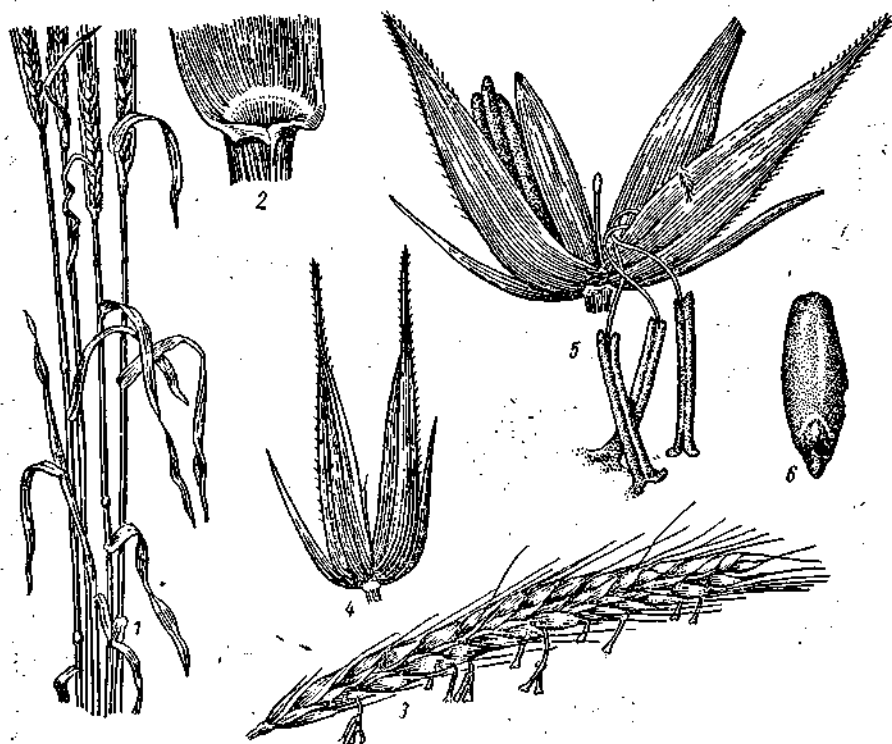


Рис. 195. Рожь (*Secale cereale*):

1 — побеги в период колошения, 2 — часть листа, 3 — соцветие сложный колос, 4 — колосок до цветения, 5 — колосок в период цветения, 6 — плод зерновки

Средиземноморья. В СССР несколько видов произрастают на Кавказе, как, например, рожь Куприянова (*S. kuprijanovi*), а также предок культурной ржи — рожь сорнополевая (*S. segetale*). Один вид — дикая рожь (*S. silvestre*) — произрастает не только на Кавказе, но и на юге европейской части СССР, в Западной Сибири и Средней Азии. Дикорастущие виды ржи практического значения не имеют. Культивируемая рожь посевная (*S. cereale*) принадлежит к числу важнейших продовольственных зерновых культур (рис. 195). Хлеб из ржаной муки — основной продукт питания человека. Ржаное зерно служит концентрированным

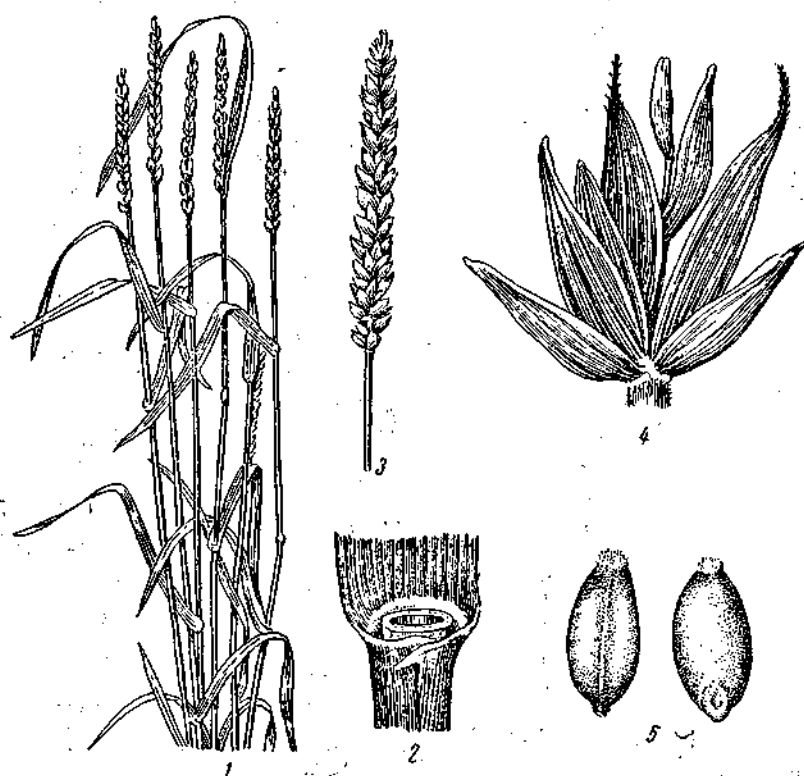


Рис. 196. Пшеница мягкая безостая (*Triticum vulgare*):

1 — верхняя часть растения с соцветиями, 2 — часть листа, 3 — соцветие сложный колос, 4 — колосок, 5 — плод с брюшной и спинной сторон

кормом для сельскохозяйственных животных. 1 кг зерна ржи равен 1,18 кормовой единице. Ржаная мука и отруби идут на откорм свиней и других животных, а также являются техническим сырьем для получения спирта и крахмала. Быстро развивая зеленую массу, озимая рожь дает самый ранний зеленый корм весной. Солома используется на корм и подстилку. Возделывается главным образом как озимая культура. Растения сизо-зеленого цвета от покрывающего их воскового налета. Опыляется ветром. В мировом земледелии занимает 5 место среди зерновых злаков. В СССР возделывается на севере, в лесной зоне, в Поволжье и Сибири.

Пшеница (*Triticum*) объединяет 20 видов яровых и озимых, из которых 4 дикорастущих. Большинство видов произрастают в Закавказье, считающемся родиной пшеницы. Для практических целей, исходя из хозяйственно важных признаков, виды пшеницы делят на настоящие, или голозерные, и ненастоящие, или полбяные. Голозерные пшеницы имеют неломкий колосовой стержень. Колос после созревания

не распадается на отдельные колоски. Зерно при обмолоте освобождается от колосковых и цветковых чешуй (рис. 196). К голозерным пшеницам относятся виды, имеющие наибольшее значение в мировом земледелии — мягкая пшеница (*T. vulgare*) и твердая пшеница (*T. durum*). Ненастоящие, или полбяные, пшеницы имеют ломкий колосовой стержень, распадающийся на колоски с члениками стержня. Зерно при обмолоте остается в колосках и для выделения его требуется специальное обрушивание. К этой группе относится ряд видов: дикая однозернянка (*T. spontaneum*), культурная однозернянка (*T. monococcum*), дикая полба (*T. dicoccoides*), полба, или Эммер (*T. dicoccum*) и др. Как мягкая, так и твердая пшеница содержит ряд разновидностей, характеризующихся остиностью или безостистостью колосьев, опушенностью, окраской колоса, остей, зерновок и т. д. Разновидности содержат огромное количество сортов.

Пшеница мягкая — самый распространенный в культуре вид. Колосья длинные, различной формы, в разрезе округлые, прямоугольные. Колоски двух-, четырех-, пятицветковые, остистые или безостые. Имеются озимые и яровые формы. Зерно короткое, округлое, белой или коричневой окраски, с ясно выраженным хохолком. На поперечном разрезе зерновка имеет мучнистую или полустекловидную (редко стекловидную), консистенцию. Вид делится на разновидности: *lutescens*, *millurum*, *erythrospermum*, *ferrugineum* и др. Разновидности содержат огромное количество сортов. В

СССР культура мягкой пшеницы сосредоточена главным образом в степной и лесостепной зонах, но продвинута и дальше на север. Пшеница твердая — наилучший вид пшеницы по качеству муки. Колосья крупные, плотные, в сечении квадратные. Длина колосковых и наружных цветковых чешуй одинакова. Цветковая чешуя с длинной грубой остью, ость длиннее колоска и направлена вверх параллельно колосу. Колоски многоцветковые, но образуют обычно 2—3 зерна. Зерно крупное, удлиненное, в разрезе угловатое, стекловидное. Хохолок на верхушке зерна слабо выражен. Соломина в верхнем междоузлии обычно выполненная. Твердая пшеница представлена яровыми формами. К разновидностям относятся: *hordeiforme*, *melanopus*, *coerulescens*. Каждая разновидность включает много сортов. Твердая пшеница в СССР возделывается в Сибири, Казахстане, Поволжье, Закавказье, на Кубани. СССР — наиболее крупный производитель твердых пшениц. Значение пшеницы как пищевой, технической и кормовой культуры огромно. Ею питается больше половины населения земного шара. Культура ее известна с доисторических времен. В настоящее время возделывается во всех частях света и среди всех посевов ей принадлежит первое место.

Ячмень (*Hordeum*) состоит из 18 видов, главным образом дикорастущих, распространенных по всему земному шару. Однолетние и многолетние растения с одноцветковыми колосками, сидящими по 3 на



Рис. 197. Ячмень четырехрядный (*Hordeum vulgare*):

1 — нижняя часть растения, 2 — побег в момент колошения, 3 — часть листа, 4 — сложный колос, 5 — шесть колосков, из которых два не развиты (вид сверху)

выступах стержня колоса. Средний колосок с обоеполым плодущим цветком, боковые, на коротких ножках, недоразвиты и бесплодны. Только у культурного ячменя плодоносят все три колоска. Колосковые чешуи у ячменя узкие, шпоровидные, нижняя цветковая чешуя плодущих цветков обычно с длинной остью. Зерновка может быть пленчатой и голой. У ячменя в основании листовой пластинки длинные ушки, охватывающие соломинку. Растения — самоопылители (рис. 197). Во флоре СССР есть однолетние и многолетние дикорастущие ячмени. Из многолетних ячменей как кормовых растений имеют значение ячмень короткоостистый (*H. brevisubulatum*), произрастающий на засоленных лугах по всему СССР. Особенно важен в кормовом отношении ячмень луковичный (*H. bulbosum*) с луковичеобразным утолщением основания побега. Распространен в Крыму, Закавказье, Средней Азии. В тех же районах встречается один однолетний дикорастущий вид — ячмень дикорастущий (*H. spontaneum*). Культура ячменя в мировом земледелии занимает 6-е место. Это одна из универсальных зерновых культур. Существуют различные классификации ячменей. В агрономической практике культурные ячмени (*H. sativum*) принято относить к двум ботаническим видам: обыкновенному, или шестирядному ячменю (*H. vulgare*), и двурядному ячменю (*H. distichum*).

Культурные ячмени произошли от дикорастущих. В СССР они возделываются по всей территории, от северных пределов земледелия до южных границ страны. По валовому сбору и посевным площадям ячменя СССР занимает первое место в мире.

Практическое значение растений семейства злаковые очень велико. Они являются главным источником питания человека и занимают первое место как кормовые растения, обеспечивающие корм для всех видов сельскохозяйственных животных.

Порядок пальмоцветные (Principes, Palmales)

Происхождение порядка не установлено. Несмотря на сходство в строении цветка пальм с цветком лилиецветных, родственные связи между ними доказать трудно. Есть предположение, что пальмоцветные получили свое начало от многоплодниковых. Порядок включает два семейства, из которых наиболее важно семейство пальмовые.

Сем. пальмовые (Palmaceae). Деревья с прямым неветвящимся колонновидным стволом. У некоторых пальм ствол ветвится на вершине, у других есть подземный ствол, на котором расположены листья, выходящие как бы прямо из земли, встречаются также лианы. Листья у многих пальм отличаются крупными размерами. Например, у бразильской рафии (*Raphia taedigera*) черешок листа достигает 5 м, а перистая пластинка 22 м длины и 12 м ширины. Расположение листьев очередное. Листья перисторассеченные или веерообразные, жесткие, с влагалищем, охватывающим стебель, пронизанные проводящими пучками и механическими волокнами. У многих пальм ствол покрыт расщепленными на волокна остатками черешков опавших листьев. Многочисленные мелкие цветки собраны в крупные (до 14 м) пазушные или реже верхушечные соцветия. Растения с верхушечным соцветием монокарпические, после цветения целиком погибают. Соцветия метельчатые, сильно разветвленные, покрыты вначале одним общим покрывалом из плотных кроющих листьев.

Цветки однополые, реже двуполые. Околоцветник правильный, из 6 листочков, расположенных в два круга. Тычинок 3, 6 и более. Пестичные цветки с 3 сросшимися или свободными плодолистиками. Завязь верхняя, одно-, трехгнездная. Плод — костянка или ягода, или орех. Плоды некоторых пальм крупные, достигают 50 см длины при весе 10—25 кг. Опыление насекомыми или ветром. Семейство пальмовые состоит

из 200 родов и 1500 видов, распространенных в тропической, субтропической и отчасти пустынной зонах, где они являются характерным элементом растительного ландшафта. В СССР дикорастущих пальм нет, они только культивируются в наших субтропиках как парковые растения.

Финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*). Высокие деревья с перистыми листьями. Плод — односеменная ягода (финик). Разводится в Африке, Азии и южных областях Северной Америки во множестве, (до 1000) сортов. В СССР финиковая пальма вводится в культуру в юго-западной Туркмении. Богатые сахаром плоды финиковой пальмы во многих местах служат одним из основных продуктов питания местного населения (рис. 198).



Рис. 198. Канарская финиковая пальма (*Phoenix canariensis*)

Кокосовая пальма (*Cocos nucifera*). Деревья с перистыми листьями на верхушках стволов. Тропические растения, широко распространенные по побережьям океанов. Плод — костянка, называемый кокосовым орехом, достигает 8 кг. Дерево образует 20—60 плодов. Плоды идут в пищу. Из мякоти плода, называемой коркой, получается прекрасное пищевое масло, имеющее также техническое значение. Твердый внутриплодник идет на токарные изделия, межплодник, пронизанный волокнами, используется для изготовления циновок и щеток. Стволы употребляются как строительный материал. Листья дают кровлю для жилищ туземцев, а из волокон делают веревки. Молодые листья употребляются как овощ. Из сока пальм получают вино, сладкий сироп, сахар.

В СССР культивируется около 25 видов пальм как декоративные растения на Черноморском побережье Кавказа и на Южном берегу Крыма. Наиболее распространена восточно-азиатская веерная пальма (*Trachycarpus excelsus*) — красивое высокорослое растение с веерообразными листьями на верхушке ствола и хамропс низкий (*Chamaerops humilis*) — низкорослое растение с крупными веерообразными листьями. Хамропс часто выращивается и как комнатное декоративное растение.

Практическое значение растений семейства пальмовые исключительно велико. По значению в жизни человека пальмы уступают только злакам, а по разнообразию использования занимают первое место среди всех семейств растений. Для туземного населения тропических областей Азии, Африки, Южной Америки и бесчисленных островов Океании пальмы дают пищу, кров и предметы домашнего обихода. Все надземные части их так или иначе применяются в быту. Пальмы являются также излюбленными растениями оранжерейной и комнатной культуры.

ЭЛЕМЕНТЫ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ

География растений — часть общей ботаники — изучает растительный покров земного шара, его видовой состав, закономерности распределения видов и сообществ на земной поверхности, взаимозависимость между последними и средой. География растений разделяется на более узкие специализированные отделы, из которых ниже рассматриваются: экология растений, фитогеонология, или наука о растительных сообществах, и флористическая география растений.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Изучение растений и среды как диалектического единства означает изучение растений во всех связях и взаимозависимостях их исторического пути, жизненного цикла и его звеньев, в зависимости друг от друга и от изменяющейся среды. Изучать отношения организма и его среды следует под углом зрения внутренних закономерностей, раскрывающих качественное своеобразие биологической формы движения материи и внутренних источников развития живого. Внутренние противоречия (обмен веществ), служащие источником развития живых форм, проявляются во взаимоотношениях организма с внешней средой.

В условиях тесной связи с практикой экология встала на правильный путь диалектического подхода к явлениям природы. Вместе с распространением среди биологов методологии диалектического материализма начался пересмотр прежних взглядов на содержание экологии и стала разрабатываться теория экологии растений, призванная преобразовать растительность и стать теоретической основой в борьбе за поднятие урожайности. В этом направлении много сделано основателем советской экологии растений акад. Б. А. Келлером.

Изучение закономерностей в отношениях между растениями и средой их обитания составляет содержание экологии растений. Такое изучение необходимо потому, что форма и строение растений, распространение на земле и все проявления их жизни, видовое разнообразие и эволюция зависят от условий существования. С другой стороны, выяснение взаимодействий между культивируемыми растениями и внешними условиями — одна из основных задач в борьбе за урожай. Только знание того, как воздействуют те или иные условия на рост и развитие растений, умелый подбор их дают возможность управлять ростом и развитием растений, получать нужный урожай зерна и вегетативной массы. Агрономы и колхозники-растениеводы по существу являются экологами-практиками.

Значение среды для растений заключается в том, что они находят в ней необходимые условия для роста и развития. Растение существует, живет постольку, поскольку усваивает, ассимилирует, берет из нее воду с минеральными солями, кислород, углекислый газ, тепло солнечного луча. Все полученное растением через сложную цепь качественных изменений превращается в частицу его тела. Внешнее неживое становится внутренним живым. Одновременно с ассимиляцией непрерывно идет диссимиля-

ция — обратный процесс, возвращение во внешнюю среду продуктов жизнедеятельности растений, начиная от выделения кислорода при фотосинтезе, углекислого газа при дыхании и отработанной воды при транспирации и кончая органическими веществами, поступающими в почву при жизни и после смерти растения. Этот обмен веществ — основное условие существования растений. Он неизбежно ведет к постоянному изменению как самого растения, так и среды. Все время растение что-то поглощает из среды и что-то выделяет в нее, изменяясь само и изменяя среду своего обитания. От вида растения зависит, что оно берет из среды и отдает в среду.

Среда обитания состоит из многих элементов. Среди них надо различать необходимые, без которых жизнь зеленого растения становится невозможной. К ним относятся свет, кислород, углекислый газ, тепло, вода и минеральные соли почвенного раствора. Без них или при отсутствии хотя бы одного из них растение не может питаться, расти, жить. Эти элементы среды равнозначны и незаменимы — они составляют условия существования растений.

Не все элементы среды обитания имеют для растения одинаковое значение. К некоторым оно всегда или временами относится безразлично. Например, почти для всех зеленых растений газообразный азот, всегда присутствующий в среде их обитания, — элемент безразличный. Другие, хотя и не необходимые для жизни, но способствующие лучшему росту и развитию растений, или, наоборот, отрицательно сказывающиеся на его жизнедеятельности, также воздействуют на растение, как, например, ветер, разреженность воздуха, рельеф и т. п. Все элементы среды, воздействующие на растения, называются экологическими факторами. В природе экологические факторы всегда действуют на растение совместно. Расчленение среды на экологические факторы важно для выяснения биологической значимости того или иного элемента среды.

Экологические факторы объединяют в следующие группы: климатические (воздух, свет, тепло, вода), эдафические (почвенно-грунтовые) и биотические (растения, животные) и др.

При экологических исследованиях необходимо учитывать не только отдельные факторы, но и комплекс их, взаимную связь между ними и растением. Фактор, взятый вне комплекса, не дает представления об особенностях последнего, пока не будет учтена связь данного фактора с другими. Изменение одного фактора обычно влечет за собой изменение других. Каждый экологический фактор или комплекс взаимосвязанных факторов имеет неодинаковое значение для растений. Различные виды растений, сорта и даже разные особи одного и того же сорта неодинаково реагируют на влияние одного и того же фактора. Более того, растения по-разному реагируют на воздействие последнего в различные возрасты и стадии развития. На протяжении индивидуальной жизни растение неоднократно изменяет требования к условиям существования. Чтобы выжить и пройти все стадийные изменения в определенном комплексе среды, растение должно быть приспособлено ко всем изменениям среды, проходящим в известной последовательности на протяжении его жизненного цикла.

Каждый экологический фактор неодинаково влияет на одно и то же растение в зависимости от сочетания с другими факторами. Например, минеральные удобрения оказывают различное действие на растение при недостатке или достаточном количестве влаги в почве. Не все экологические факторы действуют на растение непосредственно, прямо. К прямым действующим факторам относятся свет, тепло, вода, минеральные соли, воздух и др. Косвенно действующие факторы влияют на растение не непосредственно, а через количественные изменения и распределение прямодействующих факторов. Например, геологическое строение, рельеф, соседство с оврагом непосредственно не влияют на обмен веществ, но, влияя на распределение осадков, тепла,

на влажность и аэрацию почвы, они косвенным путем действуют на растение, которое приспосабливается не к ним, а к комплексу непосредственно действующих факторов. Таким образом, косвенные факторы не менее важны, чем непосредственно действующие факторы.

Рассмотрим климатические факторы.

Свет в жизни растения играет огромную роль. Без света невозможна ассимиляция углерода, невозможна жизнь зеленого растения. Свет воздействует на все жизненные процессы растения. При недостаточном освещении растения растут плохо или гибнут. Являясь фактором первостепенного физиологического значения, свет оказывает и формирующее влияние как на внешние морфологические признаки, так и на внутренние, анатомические. Свет — прямодействующий фактор, но во многих случаях он действует и косвенным образом, например, повышая температуру растения. Внешний облик растений в сильной степени обуславливается силой и направлением света. У растений, выросших в темном месте, стебельки вытянутые, слабые, желтоватого цвета, без зеленой окраски — это лированые. Наоборот, сильный свет задерживает рост побега. Высокие растения с крупными и широкими листьями приурочены к тенистым лесам, а низкорослые растения с мелкими узкими листьями — к солнечным местообитаниям. По отношению к свету различают светолубивые и теневыносливые растения. Одни встречаются только на открытых, ничем не затененных местах, другие — в затененных. Из травянистых растений к световым могут быть отнесены виды, растущие в степях, полупустынях и пустынях, где много света и растительный покров разреженный и низкорослый. На полном свету растут многие одностебельные и многолетники. Некоторые травянистые растения, растущие на полном свету, переносят и затенение. К ним относятся виды, обитающие на опушках и в разреженных лесах. Среди луговых трав есть светолубивые и теневыносливые. К теневым, не переносящим полного освещения, относятся многие травы тенистых лесов, такие, как кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), вороний глаз (*Paris quadrifolia*) и др.

Большинство видов, культивируемых в открытом грунте, — растения светолубивые или выносящие лишь слабое затенение. По степени теневыносливости деревья можно расположить, начиная от видов, требующих много света, до наиболее теневыносливых, в следующем порядке: лиственница, береза, сосна, осина, дуб, липа, ель, тисс. Теневые и светолубивые растения различаются морфологически и анатомически. Так, световые листья толще и грубее теневых, имеют более толстый эпидермис и толстую кутикулу; они часто блестящие, отражают свет или покрыты восковым налетом, или опушены, а их мезофилл резче дифференцирован на столбчатую и губчатую ткани. В листьях световых растений больше механических тканей, гуще сеть жилок и больше устьиц на единицу поверхности листа. У светолубивого дерева крона начинается выше от основания ствола, затемненные ветви рано отмирают, и ствол, как это видно на сосне, растущей в лесу, обычно голый. В лесу теневыносливые растения образуют более сомкнутые насаждения, чем одновозрастные с ними, но менее теневыносливые породы.

Свет играет также огромную роль в процессе прохождения растением световой стадии развития, без чего невозможен переход его к цветению и плодоношению. В этом процессе на растение влияет соотношение между продолжительностью дня и ночи, получившее название фотопериода и зима. Некоторые растения проходят световую стадию в условиях относительно короткого летнего дня и длинной ночи. Это так называемые растения короткого дня. К ним относятся культурные растения: хлопчатник, просо, соя, конопля, сорго, огурец и др. Это преимущественно южные по своему происхождению растения, из областей с относительно длинными ночами в период вегетации. Известно, что чем выше широта местности, тем продолжительнее летний день. Другую группу

составляют растения, проходящие световую стадию в условиях длинного летнего дня и короткой летней ночи. Они называются растениями длинного дня. К длиннодневным растениям относятся рожь, пшеница, ячмень, овес, картофель, свекла, лук и др. Есть и нейтральные виды, у которых световая стадия осуществляется при различных условиях освещения (одуванчик, маргаритка, малина, спаржа и др.). Растения короткого дня, перенесенные в северные широты, не цветут и не плодоносят, а только дают вегетативную массу, или зацветают и плодоносят с запозданием. То же самое происходит при выращивании длиннодневных растений в южных районах. Продолжительность освещения можно удлинить искусственно, применяя электрическое освещение. Для уменьшения продолжительности освещения растения ежедневно на несколько часов закрывают непроницаемыми для света ящиками.

Увеличить количество световой солнечной энергии мы не можем, но рационально использовать свет и управлять им мы должны. В полеводстве более выгодный световой режим и лучшее использование света достигаются правильным районированием культур, созданием посевов определенной густоты в зависимости от биологических особенностей и цели возделывания данной культуры. Например, короткодневное растение табак в более северных широтах на более длительном дне дает большую вегетативную массу. На семена же это растение выгоднее разводить на юге, при более короткой продолжительности освещения. Рядки при рядовых посевах необходимо ориентировать так, чтобы световой и тепловой режимы были оптимальными. В СССР широко применяется электрический свет для удлинения продолжительности освещения, создаются электрокультуры, имеющие огромное значение, особенно на Крайнем Севере.

Температура — важнейший фактор, определяющий рост и развитие растений и их географическое распределение. Она принадлежит к числу необходимых условий существования растений. Начиная от прорастания семян, отдельные физиологические процессы, каждая фаза и стадия развития наступают и протекают в определенных пределах (минимум—максимум) количества и продолжительности тепла, неодинаковых для различных видов растений. В связи с тепловым режимом поверхность земного шара делится на климатические зоны (тропическая, субтропическая, полярная и др.) со свойственной каждой зоне растительностью. При огромном физиологическом значении теплового режима его формирующая роль невелика. Это связано с тем, что температурные условия, являясь фактором прямым, действуют в то же время косвенно, совместно с водными, световыми и другими факторами, из которых прямое действие температуры выделить трудно.

Для растений важно не абсолютное количество тепла, а распределение его во времени, так как они имеют неодинаковую потребность в тепле в различные периоды своей жизни. Последовательность изменения температуры среды, окружающей растение в течение всей его жизни, характеризует его тепловой режим. Каждый вид растения приспособлен к определенному режиму и, если на протяжении всего цикла жизни растения температура изменяется так, что все физиологические процессы обеспечены необходимым количеством и продолжительностью тепла, он успешно растет и развивается.

Для защиты от губительного воздействия низких и высоких температур у растений выработались различные приспособительные свойства и признаки. К физиологическим приспособлениям, понижающим вредное влияние чрезмерно высоких температур, относятся: транспирация, уменьшающая нагревание, поглощение хлорофиллом наиболее горячих лучей, накопление в клетках солей, повышающих температуру свертывания цитоплазмы. Одним из приспособлений, повышающих холодостойкость растения, является процесс закалывания его в осенний период. В работах акад. Н. А. Максимова показано, что холодостойкость растения способ-

ствует уменьшению отдачи воды из клеток в межклетники и усиливает способность цитоплазмы не терять жизнеспособности при обезвоживании. Защитное действие оказывают накапливающиеся во время закалки в клеточном соке сахара, повышающие осмотическое давление его и, следовательно, ослабляющие отдачу воды в межклетники. В то же время сахар предохраняет цитоплазму от свертывания. Внезапное, преждевременное наступление холода губительно только из-за неподготовленности к нему растений.

Знание действия холода и природы холодостойкости позволяет найти способы сохранения культивируемых растений от вредного действия холодов. Воздействуя на среду, можно устранить чрезмерное охлаждение, а воздействуя на сами растения, можно получить морозостойкие сорта. Надежный и широкораспространенный способ улучшения условий зимовки растений — регулировка снежного покрова на полях.

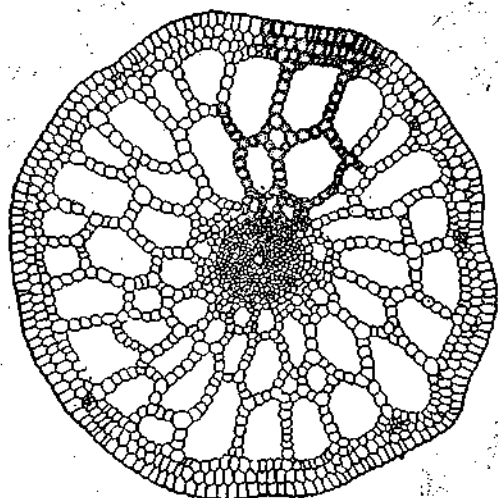


Рис. 199. Воздухоносная ткань — аэренхима в стебле элодеи (*Elodea*)

Улучшение воздушного и минерального питания растений, своевременные сроки посева озимых культур, надлежащая глубина заделки семян способствуют тому, что растения вступают в холодный период сильными, с большим запасом углеводов, с хорошо развитой корневой системой.

Обычно растение внешне не изменяется под воздействием холода или избытка тепла. Дело в том, что здесь особую роль играет свойство цитоплазмы, различное у морозостойких и теплолюбивых растений. Тем не менее тепловой фактор участвует в образовании приземистых и розеточных растений. Так, древесные растения тундры, а также высоко-

горных областей имеют вид приземистых стелющихся кустарников, зимой заносимых снегом, защищающим их от очень низких температур. В горных районах с большими суточными температурными амплитудами растения нередко принимают форму распластанных подушек с плотным расположением многочисленных стеблей. Такое строение позволяет сохранять внутри подушки влагу и равномерную температуру, что защищает растение от вредного влияния резких смен тепла в ночные и дневные часы.

Воздух. Без воздуха жизнь невозможна. Кислород необходим для дыхания, а углекислый газ — для фотосинтеза. Имея исключительное значение для жизненных процессов растения, воздух в то же время как фактор экологический большой роли не играет. Причина заключается в том, что состав его очень однороден и более или менее постоянен. Кислород в воздухе всегда присутствует в достаточном для дыхания количестве, и только в воде и в почве, где его меньше или нет совсем, он важен как экологический фактор. Например, в болотистых почвах виды, приспособленные к ним, развивают в корнях и корневищах особую ткань — аэренхиму, заполненную воздухом, сообщающуюся с атмосферой (рис. 199). У многих растений данной группы увеличена наружная поверхность для лучшего снабжения кислородом подводных органов, у других развиваются особые дыхательные корни.

Углекислый газ используется растением для создания органического вещества. Содержание его в атмосфере подвержено значительным колебаниям. Запасы углекислого газа в атмосфере земли пополняются в процессе

дыхания животных и растений, горения, вулканической деятельности и т.д. Один из важных источников восстановления запасов его в воздухе — так называемое «почвенное дыхание», при котором углекислый газ выделяется в результате жизнедеятельности почвенных микроорганизмов. Этот интенсивный процесс способствует фотосинтезу в нижних слоях атмосферы, особенно травянистых растений лесов, которые обычно имеют устьица на нижней стороне листа, что является приспособлением для лучшего поглощения углекислого газа, выделяемого из почвы.

Губительно действуют на растения вредные примеси к нормальному составу воздуха, которых обычно много в промышленных центрах. Особенно вреден сернистый газ, окисляющийся до сернистой кислоты. Лишайники — показатели чистого воздуха — совершенно не выносят упо-



Рис. 200. Флагообразная форма дерева.

мянутой примеси в воздухе и погибают. Деревья неодинаково реагируют на загрязнение атмосферы. По степени чувствительности, начиная от более чувствительных, они располагаются в таком порядке: пихта, ель, сосна, бук, дуб, клен, липа, ясень, груша, вяз.

Движение воздуха — ветер — важный экологический фактор, влияющий на растения и положительно, и отрицательно. Его действие может быть прямым и косвенным. В месте, где дуют постоянные ветры одного направления, например на берегах морей, крона деревьев приобретает флагообразную форму (рис. 200), стволы их уродливо изгибаются по направлению ветра, ветви развиваются только на подветренной стороне ствола. Все дерево как бы пригнуто или прижато к земле. Прямое положительное влияние ветра осуществляется в виде переноса плодов, семян, спор и пылиды.

Огромное влияние на растение оказывает также косвенное действие ветра. Являясь одним из климатических факторов, ветер в то же время изменяет экологическую среду растения, действуя на температуру и влажность воздуха. Эти изменения, в свою очередь, влияют на транспира-

цию растений. Даже небольшой ветер увеличивает транспирацию в три раза. Усиленная транспирация может вызвать иссушение растений. Сухие ветры (суховей) наносят огромный вред культурным растениям, так как настолько увеличивают транспирацию, что корни даже при достаточном количестве влаги в почве не успевают подавать ее в листья, и растения завядают. Губительное действие ветров устраняется или ослабляется при помощи лесных защитных полос.

Вода — важнейший фактор физиологического и экологического значения. Все жизненные процессы, совершающиеся в растениях, связаны с водой. Живая цитоплазма немыслима без воды. Все тело растения на 50—98% состоит из воды.

Роль воды в организме во многом определяется ее физическими особенностями. Из всех жидкостей она обладает наивысшей удельной теплоемкостью. Вследствие этого, пропитывая все тело растения, вода способствует стабилизации его температуры. Она испаряется при любой температуре, благодаря чему растения могут удалять избыточное тепло, испаряя воду при любых температурных условиях. Вода обладает высокой теплопроводностью и большим поверхностным натяжением, имеющим важное значение для адсорбционных процессов. Таким образом, вода представляет собой важнейшую составную часть живого вещества, в котором происходят процессы обмена. Она не только среда, но и материальный участник реагирующих химических систем. Удовлетворение всех нужд растения в воде — важнейшее условие нормального существования организма, развития всех сторон его жизнедеятельности. Огромное воздействие оказывает вода на распределение растений как в широком географическом масштабе, так и в пределах небольшой территории.

Для растений важно количество и состояние воды как в почве, так и в атмосфере. Они потребляют воду главным образом в капельно-жидком состоянии, но и снег, лед, пар, изморозь, роса имеют большое значение в его жизни. Основная роль в режиме влажности принадлежит дождям. Общее годовое количество атмосферных осадков очень важно, но решающим является распределение их по временам года.

Количество осадков в различных пунктах земной поверхности очень неравномерно. В отдельных тропических районах ежегодно выпадает свыше 10000 мм осадков. С другой стороны, существуют районы, где наблюдается почти полное отсутствие дождей. Например, в Каире за год выпадает 30 мм, а в некоторых местах чилийской пустыни Атакамы — всего 5 мм. В СССР наибольшее количество осадков получает юго-западное Закавказье (до 2400 мм) и лесная полоса европейской части (около 500—600 мм). Наименьшее количество влаги выпадает в тундре и пустынных областях.

Растения поглощают воду из почвы. Количество воды в ней зависит от ее механического состава, распределения корней растений, от различных условий рельефа. Оно меняется также по месяцам и годам. В почве различают воду, доступную корням растений (гравитационная и капиллярная) и физиологически недоступную корням растений (гигроскопическая вода) — мертвый запас воды в почве. Гигроскопическая вода недоступна корням потому, что сосущая сила корня не в состоянии преодолеть силу сцепления, удерживающую эту воду на поверхности частиц почвы. Когда в почве остается только гигроскопическая вода, растение вянет. Нужно отметить, что и физически доступная вода почвы (гравитационная и капиллярная) не всегда может быть использована растением. Такое состояние почвы, когда вода не может быть поглощена растением, называют физиологической сухостью. Это явление наблюдается при низкой температуре почвы и воды, недостатке кислорода в почве, при засоленности и при высокой ее кислотности, т. е. при наличии факторов, ограничивающих сосущую деятельность корней. Физиологически сухие почвы широко распространены в тундре, на болотах и в пустынях.

Кроме почвенной воды, огромное значение в жизни растения имеет влажность воздуха. От количества водяных паров в атмосфере, обуславливающих влажность воздуха, зависит количество испаренной растением и почвой воды. Чем воздух суше, тем сильнее в нем испарение и транспирация. В СССР средняя годовая относительная влажность воздуха на Крайнем Севере достигает 80—90%, в пустынях Средней Азии — от 25 до 50%. При повышении температуры относительная влажность воздуха понижается. На относительную влажность воздуха влияет и растительный покров: она увеличивается в результате транспирации, затенения, затишья. В холодной и умеренной зонах осадки выпадают в значительном количестве в виде снега. При таянии снега весной пополняется запас влаги в почве, что имеет огромное значение. В засушливых районах, где дождей в летнее время выпадает немного, большую роль играет снегозадержание, ту же роль выполняют полезавитные лесные полосы.

На поверхности земли почти нет мест, настолько бедных водой, чтобы жизнь растений была бы там невозможной. С другой стороны, повсеместно (за исключением влажных тропиков) растения испытывают временный недостаток воды — атмосферную или почвенную засуху. По внешнему виду растения легко определить, выросло ли оно в условиях избытка влаги или при недостатке ее.

По отношению к воде растения разделяются на четыре группы: гидрофиты — водные цветковые растения, гигрофиты — растения избыточно увлажненных мест, мезофиты — растения достаточно увлажненных мест и ксерофиты — растения сухих местообитаний и мест с физиологически сухой почвой.

Гидрофиты — водные растения, погруженные в воду целиком или значительной частью. Вода — среда их обитания. Под влиянием водной среды в процессе приспособления к жизни в ней гидрофиты приобрели характерные черты строения, отличающие их от сухопутных растений. Органы этих растений отличаются сильным развитием аэренхимы, способствующей лучшему использованию кислорода воздуха. Механические ткани у водных растений почти не развиваются. Кутикула также не развивается, и поэтому вода может всасываться наружной поверхностью органов. Последнее обстоятельство привело к слабому развитию проводящей системы и корневым волоскам. Поглощающая способность корней небольшая и корни служат главным образом органом, прикрепляющим растения к субстрату. Листья обычно недифференцированы на столбчатую и губчатую ткани. Поверхность подводных листьев часто увеличена их рассеченностью, так как в воде газообмен затруднен. У некоторых представителей имеются несколько типов листьев: подводные, плавающие и надводные. Подводные листья часто лентовидные, или сильнорассеченные, не имеющие устьиц. Плавающие листья несут устьица только на верхней стороне листа. Надводные листья по своему строению близки к листьям сухопутных растений. К гидрофитам относятся: лютики разнолистный и жестколистный (*Ranunculus diversifolius*, *R. circinatus*), уруть муточатая (*Myriophyllum verticillatum*), рогульник плавающий (*Trapa natans*), рдест (*Potamogeton*), наяда (*Najas*), стрелолист (*Sagittaria*) и другие цветковые растения.

Гигрофиты — обитатели суши, не испытывающие недостатка в воде, а потому не имеющие приспособления к защите от излишней транспирации. Они растут в условиях избыточного увлажнения: в поймах рек, на влажных лугах и т.п. Отличаются большими тонкими листьями, слабой кутикулой и устьицами, расположенными на обеих сторонах листа. Ткани органов рыхлые со многими межклетниками. Проводящая система развита слабо, корни поверхностные, малоразветвленные. К гигрофитам относятся многие осоки, пушица (*Eriophorum vaginatum*), камыш (*Scirpus silvaticus*), тростник (*Phragmites communis*) и многие другие, из культурных растений — рис.

Мезофиты произрастают в средних условиях увлажнения (умеренный климат), где дожди выпадают на всем протяжении вегетационного периода. По режиму влажности они занимают промежуточное положение между гигрофитами и ксерофитами. Это обширная группа растений, отличающихся большим разнообразием. К ним относится большинство растений лугов и лесов. Типичными мезофитами являются тимopheвка луговая (*Phleum pratense*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), пырей ползучий (*Agropyron repens*), лисохвост (*Alopecurus pratensis*), из деревьев — липа, орешник, вяз. Культурные полевые плодовые и овощные растения также в большинстве своем являются мезофитами.

Ксерофиты — растения сухих степей и пустынь, произрастающие в условиях сезонного или постоянного недостатка влаги. Для них характерна способность переносить, оставаясь в активном состоянии, сильные и продолжительные засухи, что достигается разнообразными морфолого-анатомическими и физиологическими приспособлениями. Из физиологических признаков особое значение имеет то, что коллоиды их клеток могут желатинизироваться и переживать неблагоприятные периоды. Ксерофиты обладают высокой жароустойчивостью и свойством длительно пребывать в состоянии завядания. Настоящие ксерофиты отличаются замедленной транспирацией в часы зноя, а также высоким осмотическим давлением в клетках корня, иногда превышающим 100 атм, позволяющим всасывать почвенный раствор при его высокой концентрации и при малых количествах влаги. У них есть также целый ряд морфологических и анатомических признаков, отличающих их от других форм растений. По внешнему виду это низкорослые суховатые и жесткие растения серого и серо-зеленого цвета. Листья мелкие, у некоторых растений свертывающиеся и складывающиеся вдоль, устьичной стороной внутрь, иногда игловидные, отчасти или полностью превращенные в колючки. У многих ксерофитов листья редуцируются до едва заметных чешуек. Надземные органы часто опушены, у многих — с восковым налетом. Корневая система мощная. У одних видов она стержневая, глубоко уходящая в землю и достигающая грунтовых вод, у других — поверхностная, широко разветвленная. Общая масса корней, как правило, значительно превышает массу надземных органов. Анатомическое строение тканей и органов имеет следующие особенности. Общая поверхность и относительная толщина листьев уменьшены. Они покрыты толстостенным эпидермисом, иногда многослойным. Наружная стенка эпидермиса нередко толще полости самой клетки. Сильно развита плотная столбчатая ткань, часто многослойная и расположенная как на верхней, так и на нижней стороне листа. Рыхлой ткани мало, межклетники в ней отсутствуют. Механической ткани много, она придает листу твердость и упругость даже при значительной потере тургора. Ксерофиты имеют особое строение устьиц, направленное на уменьшение испарения. Они часто расположены на дне особых углублений на обеих сторонах листа, число их велико и достигает у отдельных видов, например у пробкового дуба (*Quercus suber*), 700—1100 на 1 мм². Описанное строение листьев ксерофитов называют ксероморфной структурой.

Однако неправильно думать, что ксерофиты мало испаряют воду и берегут ее. Пока вода есть в почве и доступна растениям, у ксерофитов транспирация относительно больше, чем у родственных видов мезофитов. По мере того, как содержание воды в листе приближается к опасному минимуму, транспирация уменьшается и листья значительно дольше не вянут по сравнению с листьями мезофитов. Именно в периоды недостатка воды обнаруживается роль ксероморфной структуры тканей и органов. Существенное значение при этом имеет способность цитоплазмы стойко выдерживать сильное обезвоживание и высокое осмотическое давление. Морфологические особенности как бы дополняют физиологические свой-

ства засухоустойчивого растения. Типы ксерофитов разнообразны. Настоящими ксерофитами являются виды полыни (*Artemisia glauca*, *A. campestris*), коровяк (*Verbascum thapsus*), виды ковыля (*Stipa lessingiana*, *S. capillata*) и др.

К другому типу ксерофитов относятся, например, верблюжья колючка (*Alhagi pseudalhagi*), желтая люцерна (*Medicago falcata*), прутяняк простертый (*Kochia prostrata*) и др. У этих растений длинная корневая система, доходящая до грунтовых вод. Возможность использования грунтовых вод позволяет им переносить засушливый период в состоянии значительного обводнения. Они отличаются интенсивной транспирацией, помогающей им избегать перегрева. Жароустойчивость их значительно меньше, чем у настоящих ксерофитов. Их называют полуксерофитами.

Особую группу составляют суккуленты, распространенные главным образом в некоторых пустынях Центральной Америки и Южной Африки. Это сочные мясистые растения с тканями, запасующими в листьях или стеблях влагу (рис. 201). Есть стеблевые суккуленты, имеющие сочный толстый стебель разнообразной формы (кактусы), и листовые — с сочными толстыми листьями (алоэ, очиток). Характерная особенность этих растений — накопление в клетках большого количества воды и экономное расходование ее. Некоторые виды кактусов содержат до 300 кг воды и в пустынях являются источником воды для человека и животных. Кактусы вместо листьев на стеблях имеют колючки. Корневая система поверхностная, горизонтальная, сосущая сила ее незначительна. Цитоплазма клеток не желатинизируется, и засуху они переносят благодаря значительным запасам воды. Суккуленты — сравнительно малораспространенный тип, и они только в некоторых пустынях характеризуют ландшафт. В степных условиях, на открытых участках, произрастают такие суккулентные растения, как очиток (*Sedum acre*), молодило (*Sempervivum ruthenicum*) и т. д.

Особую группу растений, обитающих в засушливом климате, составляют луковичные растения, получившие название эфемероидов. Они не являются ксерофитами и не имеют ксероморфной структуры. Их активная жизнь протекает только ранней весной или осенью, когда в почве достаточно влаги. Засушливый летний период растения проводят в стадии покоящихся лукович. Весной в сухих степях и полупустынях цветут гиацинт (*Hyacinthella leucorhaea*), виды тюльпана (*Tulipa*), гусиного лука (*Gagea*), безвременника (*Colchicum*), лука (*Allium*) и др. Летом листья их полностью отмирают и никаких луковичных в степи не видно.

В тех же засушливых районах встречаются растения, называемые эфемерами, также не являющиеся ксерофитами. Эфемеры — од-

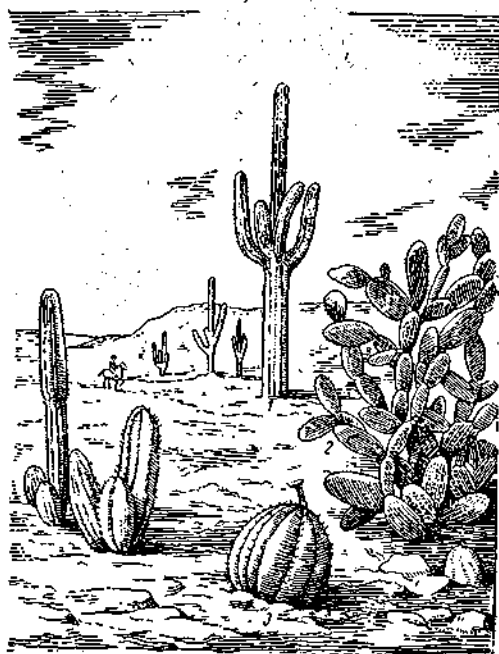


Рис. 201. Суккуленты — кактусы:

1 — древовидные переусы (*Cereus*), 2 — опунция (*Opuntia*), 3 — шарообразные эхинокактусы (*Echinocactus*)

однолетние растения с очень коротким периодом вегетации, успевающие пройти весь свой цикл развития ранней весной, когда в почве достаточно влаги. В наших южных степях обычны однолетние эфемеры: веснянка весенняя (*Erophila verna*), резуховидка Таля (*Arabis thaliana*), крупка весенняя (*Draba verna*), виды бурачка (*Alyssum*), виды проломника (*Androsace*) и др. Однолетние эфемеры — маленькие растения, при недостаточном весеннем увлажнении имеющие иногда длину 1—2 см.

Эдафические факторы. Растение и почва постоянно взаимосвязаны. С одной стороны, почва необходима растению для прикрепления к ней и для получения из нее воды и минеральных солей, с другой стороны, жизнедеятельность растений — важнейший фактор почвообразовательного процесса. Физиологическое и экологическое значение почвы для растений огромно и зависит от многих факторов, характеризующих тот или иной тип почвы. К ним относятся физические (механический состав, влагоемкость, водопроницаемость, капиллярность, структура, окраска и др.) и химические (валовой состав, гумус, солевой режим, реакция и др.) свойства почвы. Все свойства почвы взаимосвязаны и тесно сочетаются между собой. Всегда и во всех почвах основное значение имеют тепловой, водный, воздушный и солевой режимы. От сочетания этих режимов в основном зависит качество почвы и ее плодородие. Для того чтобы выяснить значение особенностей почвы для различных растений, необходимо изучить почвенно-экологические типы растений. Известно, что одни растения связаны с определенными почвами, другие растут на различных почвах. Определенные виды произрастают на черноземах, другие — на засоленных или песчаных почвах. Приуроченность растений к определенной почве позволяет по отдельным растениям и растительным сообществам узнавать характер почвы без длительных почвенных исследований. Такие растения получили название **индикаторов почвы**.

На степень богатства почв питательными веществами указывают две группы растений: **эуотрофные** и **олиготрофные**. Эуотрофные растения характеризуют богатые почвы. К ним относятся многие виды черноземных степей, широколиственных лесов и тучных лугов: ковыль узколистый (*Stipa stenophylla*), типчак (*Festuca sulcata*), шалфей луговой (*Salvia pratensis*), сныть (*Aegopodium podagraria*), пролеска (*Scilla sibirica*) и многие другие. Олиготрофные виды довольствуются почвами, бедными питательными веществами, и растут на тощих оподзоленных суходолах, на верховых болотах и пр. Примерами их могут служить белоус (*Nardus stricta*), вереск (*Calluna vulgaris*), росянка (*Drosera rotundifolia*) и др.

Есть виды, которые могут служить показателями богатства почв соединениями азота (нитратами). Их называют **нитрофильными** растениями. К ним относится крапива, всегда сопровождающая обитание человека и растущая по мусорным местам. Присутствие крапивы в лесу указывает на место прежнего жилья человека.

Большое значение для растений имеет реакция среды, которая может быть кислой, щелочной или нейтральной. Подавляющая часть растений произрастает на почвах с нейтральной или слабощелочной реакцией, но многие предпочитают кислые и щелочные почвы. Показателями кислых почв на лугах могут служить щучка луговая, в лесах — вереск, брусника, на полях — торица, щавелек. На щелочных почвах встречается пролеска многолетняя (*Mercurialis perennis*). Реакция почвы в значительной мере определяется наличием или отсутствием в ней кальция. Отношение к кальцию разных растений неодинаково. Различают растения **кальцефильные** («любящие» кальций), **кальцефобные** (избегающие кальций) и безразлично к нему относящиеся. К кальцефильным относятся большинство степных растений: качим метельчатый (*Gypsophila paniculata*), астра ромашковидная (*Aster amelloides*), виды шалфея (*Salvia stepposa*, *S. nutans*, *S. aethiopis*), многие виды астрагала (*Astragalus*) и

особенно растения меловых склонов по высоким берегам рек: виды тимьяна (*Thymus*), иссопа (*Hyssopus*), качим высочайший (*Gypsophila altissima*) и т. д. Многие виды получили название меловых, например, *Thymus cretaceus*, *Silene cretacea*, *Linaria cretacea*, *Festuca cretacea*. Индикатором бедных кальцием почв является мох сфагнум.

В сухом и жарком климате степей и полупустынь на юго-востоке европейской части СССР, в южной Сибири, Казахстане и Средней Азии широко распространены засоленные почвы. Растения засоленных почв получили название г а л о ф и т о в. Это довольно разнообразная в видовом отношении группа растений с высоким осмотическим давлением, обеспечивающим всасывание почвенного раствора, содержащего значительные количества хлористого кальция, сернокислого натрия и соли магния. Сами галофиты накапливают в себе много этих солей и могут служить сырьем для получения соды, поташа (солянка содоносная — *Salsola soda*, курай — *Salsola ruthenica*) и др. Наиболее типичные галофиты — растения солончаков. Они служат хорошими индикаторами засоленных почв. К ним относятся солерос европейский (*Salicornia europaea*), астра солончаковая (*Aster tripolium*), кермек Гмелина (*Limonium gmelinii*) и др.

Интересен тип растений, приспособленных к сыпучим подвижным пескам и называемых п с а м м о ф и т а м и. Наиболее выражена флора псаммофитов в песчаных пустынях Средней Азии, Казахстана и в Прикаспийской низменности. Растениям постоянно угрожает погребение под песком или оголение корневой системы. Способностью образовывать придаточные корни на погребенных песком стволах и побегах, а также на обнаженных корнях обладают белый саксаул (*Haloxylon persicum*), многие виды джугзгуна (*Calligonum*), песчаная акация (*Ammodendron conollyi*) и др. Многие псаммофиты получили свои видовые названия, как песчаные, например, астрагал песчаный (*Astragalus arenarius*), полынь песчаная (*Artemisia arenaria*), осока песчаная (*Carex arenaria*) и т. д.

Биотические факторы. Любое растение окружено другими живыми организмами. Все они находятся в сложных взаимных отношениях друг с другом и со средой обитания. Одни организмы являются пищей для других, иные убежищем или опорой для них, одни перехватывают пищу от соседей, другие увеличивают пищевые ресурсы и т. д. Влияние одних растений на другие, а также влияние животных и человека на растения составляют биотические факторы, играющие большую роль. Почва как питательный субстрат для высших растений подготавливается деятельностью множества микроорганизмов, без которых не существует и почва. Микрофлора почвы состоит из огромного числа бактерий, грибов и водорослей. Под их влиянием растительные остатки разлагаются и превращаются в химические соединения, легко доступные растениям, или связывается атмосферный азот, способствующий обогащению почвы. Грибы образуют с растениями различные микоризы. Достаточно сказать, что регулирование отношений между растениями и микрофлорой — основа рационального земледелия и растениеводства.

Большое влияние оказывают растения друг на друга. Достаточно сравнить сосны, выросшие в лесу и вне леса, чтобы увидеть различные признаки, указывающие на приспособление первой к открытому местобитанию и второй — к лесной среде, где сосна окружена деревьями. Связи между растениями и их влияние друг на друга могут быть весьма разнообразными. Знание этих связей и взаимовлияний особенно важно при смешанных посевах культурных растений. Влияние человека на растения и растительность очень велико. Человек в короткий срок преобразует и изменяет целые растительные ландшафты, уничтожает растительные сообщества и создает новые, культурные. Творческая роль человека осуществляется как в изменении природы самого организма, так и в преобразовании природных условий.

Комплексное влияние факторов среды на растение. На жизненный цикл растений воздействует комплекс факторов среды, обуславливающих друг друга и связанных между собой. Вычленив действие одного фактора и определить меру воздействия его на растения не всегда возможно.

При экологическом изучении растений пользуются специальными методами. Основной метод — наблюдение за ростом и развитием в различные периоды жизни в разнообразных местообитаниях, природных или искусственно созданных (эксперимент). Для сравнительного изучения отношения видов растения к среде применяется метод *э к о л о г и ч е с к и х* *р я д о в*, впервые предложенный Б. А. Кейлером и ставший основным методом исследования в экологии растений. Примером экологического ряда местообитаний по признаку влажности может служить склон. Верхняя его часть наиболее сухая, при продвижении вниз по склону влажность увеличивается. Наблюдая распределение видов на склоне и определяя нижние и верхние границы вида на нем, выясняют амплитуду вариации влажности, при которой в данных условиях существует изучаемый вид.

Для выяснения экологических закономерностей во времени служит метод *ф е н о л о г и ч е с к и х* *н а б л ю д е н и й*. Он состоит в учете периодических явлений в жизни растений под влиянием среды. Периодичность роста и развития растения обусловлена изменением и чередованием климатического режима в течение года (весна, лето, осень, зима). При фенологических наблюдениях отмечают даты наступления и окончания фаз, каждая из которых сопровождается внешними признаками. Весь ход развития растения изображают в виде *ф е н о л о г и ч е с к о г о* *с п е к т р а* и сопоставляют с кривыми, изображающими последовательное изменение климатических факторов (рис. 202). Важное значение для сельского и лесного хозяйства имеет сравнительное изучение растений в географических посевах. В СССР существует целая сеть географических посевов, организованных Всесоюзным институтом растениеводства, позволяющих сравнивать сорта культурных растений в разнообразных климатических условиях.

Жизненные формы растений. Растения, сходные по приспособлениям и отношениям не к одному какому-либо фактору (тепло, влага и т.д.), а ко всему комплексу факторов среды, объединяют в *ж и з н е н н у ю* *ф о р м у*. Жизненная форма — это внешний облик растения (морфологический тип), возникший исторически в связи с постоянно окружающими его условиями. Жизненная форма — понятие эколого-морфологическое. Современное определение жизненной формы у высших растений дано И. Г. Серебряковым, «...как своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений, включая их надземные и подземные органы — подземные побеги и корневые системы, возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям».

Систематика растений имеет дело с видами, родами, семействами и т.д. Объединение растений в систематические единицы указывает на их родство и филогенетическое единство. Принадлежность же растений к одной жизненной форме свидетельствует о сходных условиях существования, одинаковых путях и способах приспособления к жизненной среде. Задача систематизации жизненных форм еще не разрешена. Из существующих классификаций жизненных форм наибольшим признанием пользуется система датского ботаника Раункиера. В основу его системы положена приспособленность растений к перенесению неблагоприятных климатических условий, степень защищенности наиболее нежных тканей в точках роста. Основных биологических типов пять.

Фаерофиты — растения с неотмирающими стеблями, у которых почки возобновления в неблагоприятный период находятся высоко

над поверхностью земли (деревья, кустарники, стеблевые суккуленты).

Хамефиты — кустарнички с побегами, не отмирающими или частично отмирающими на зиму. Почки возобновления находятся над поверхностью земли сравнительно невысоко, где вообще теплее, а зимой они могут быть защищены снежным покровом (вереск, брусника, черника и т.д.). Характерны для холодных поясов.

Гемикриптофиты — многолетние травянистые растения, у которых зимой надземная часть полностью отмирает. Почки возобновления находятся на уровне земли и защищены остатками отмерших частей растений, а зимой снегом (луговые злаки и другие растения).

Криптофиты — многолетние травянистые растения, у которых зимой полностью отмирают надземные органы, а почки возобновления находятся на подземных органах — клубнях, корневищах, луковицах.

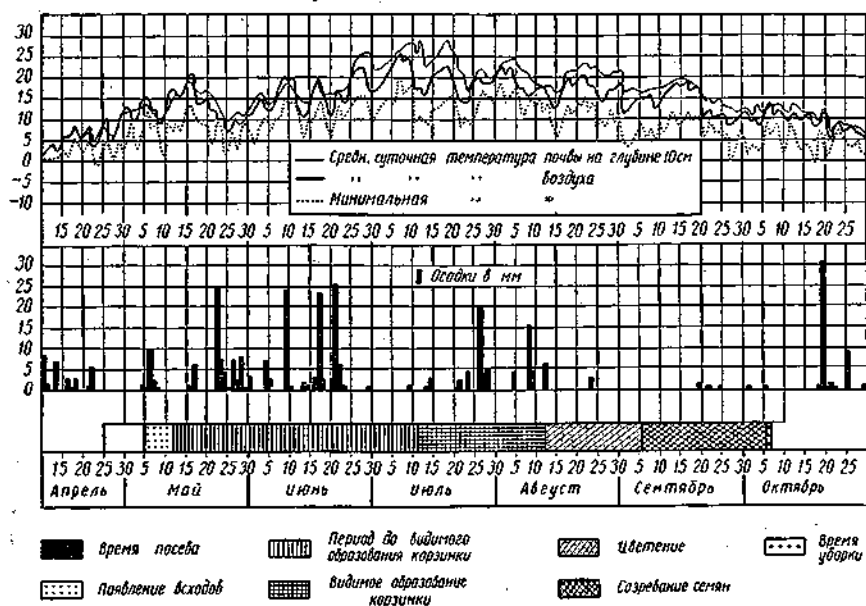


Рис. 202. Фенологический спектр подсолнечника на Воронежской ботанической опытной станции им. акад. Б. А. Келлера

Терофиты — исключительно однолетние растения с отмирающими на зиму всеми надземными и подземными органами; перезимовывают только их семена.

Экологические типы принято различать и в пределах вида.

Экотипам называют самостоятельные вариации в пределах вида, которые возникли как наследственные формы под воздействием комплекса факторов среды определенного местообитания. Систематическая единица — вид — может занимать обширную территорию и находиться под влиянием самых различных условий местообитания. Эти условия накладывают отпечаток на растения, и приспособление к ним создает экотип со свойственными ему наследственными признаками. Экотипы различаются по высоте, облиственности, длине вегетационного периода, устойчивости к засухе, морозам, болезням, по химическим особенностям и т.д. В природе для одних и тех же видов установлены такие экотипы, как луговой, степной, альпийский, раннеспелый, позднеспелый и т.д. Так, у ежи сборной (*Dactylis glomerata*) выделяют экотип пойменный и экотип пастбищный, отличающиеся своими признаками. Практическое значение экотипов велико, так как позволяет растениеводам отбирать для культуры такие типы, которые окажутся наиболее приспособленными для нового района или для сходного местообитания.

Интродукция растений. Исключительно большую роль играет целенаправленная деятельность человека при введении в культуру новых для данного района растений и приспособлении их к новым условиям среды обитания. Перенесение растения в новые условия и попытка его культуры в нужном для человека месте — самый надежный способ решения вопроса о возможности его акклиматизации.

Интродукцией растений принято называть перенос растения из района его естественного местообитания в другой в целях его выращивания там. Если новый район, куда переносится растение, обладает подобными экологическими условиями и не сильно отличается по своим естественноисторическим условиям от родины переносимого растения, говорят о **натурализации растений**. Под **акклиматизацией** подразумевают перенесение и приспособление растений к произрастанию и плодоношению в районе, новом для него в естественно-историческом отношении. Не всякая попытка акклиматизации удачна. Степень пластичности организмов неодинакова, а потому далеко не всякое растение может акклиматизироваться. Акклиматизированными могут считаться только те растения, у которых под воздействием новых условий жизни изменилась наследственная природа, благодаря чему они активно приспособились к существованию в этих условиях, размножаются и дают жизненное потомство. Большое значение для успешной акклиматизации имеет подбор экотипов по их отношению к зимнему покою, засухе, болезням и т.д.

В СССР есть немало примеров успешной акклиматизации растений (акклиматизация на Кавказе цитрусовых, чая, тунга, происходящих из Юго-Восточной Азии). Сады и парки в основном состоят из акклиматизированных растений субтропической зоны. Мичуринские сорта винограда культивируются в Московской области и севернее ее.

Большая работа по акклиматизации ведется в научных учреждениях: Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, во Всесоюзном институте растениеводства, ботанических садах, в совхозах и колхозах.

ПОНЯТИЕ О РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Наука о растительных сообществах (фитоценология) выделилась из географии растений. Она изучает закономерности образования и жизнедеятельность сообществ, их строение, развитие, классификацию и распределение на земной поверхности. В природе отдельные растения и виды произрастают не изолированно, вне связи друг с другом, а в закономерных сочетаниях — фитоценозах, в свою очередь, слагающих растительный покров. Совместное произрастание особей имеет решающее значение для сохранения вида и его распространения.

На определенном участке комплексы видов подбираются в процессе длительного исторического развития, причем в каждом отдельном случае создаются вполне определенные, постоянно повторяющиеся сочетания растительных видов. Эти комбинации растений отличаются не только своим видовым составом, но и своим внешним видом, своей физиономичностью, в силу чего давно уже установлены такие понятия, как лес, степь, луг, болото и т.п. Все подобные объединения достаточно постоянны и повторяются в сходных экологических условиях. Всем известно, например, что луга встречаются в поймах многих рек. Эта повторяемость указывает на то, что это не случайное собрание видов на данной территории, а закономерный, исторически сложившийся комплекс видов, сжившихся между собой, с условиями существования и обладающих определенным флористическим (видовым) составом и определенной физиономией. Такое сочетание растительных видов называется **расти-**

тельным сообществом, или фитоценозом. В природе между видами происходит борьба за свет, влагу, источники пищи и т.д., поэтому в сообществе наблюдаются виды с различными экологическими потребностями. Часто виды фитоценоза представлены особями различной высоты, и поэтому надземные и подземные части их образуют надземные и подземные ярусы. Например, верхний надземный ярус фитоценоза занимают высокорослые светолюбивые растения, средние ярусы — виды среднего роста, нижние ярусы составляют теневые низкорослые виды. Число ярусов различно. Корневые системы разных видов также формируют различные ярусы. У одних видов корни стержневые, глубоко уходящие в почву, у других они занимают верхний ее горизонт, третьи виды распространяются в свободных промежутках. Находясь в разных ярусах, виды меньше конкурируют между собой. Примером многоярусного сообщества может служить лиственный лес. Ярусы деревьев, как правило, можно объединить в верхние два яруса леса, затем идет один-два горизонта кустарникового подлеска, один-два яруса трав и, наконец, ярус мхов или грибов и ярус бактерий.

Жизнь сообщества протекает при постоянном влиянии растений друг на друга, на среду обитания и среды обитания на них. Каждое сообщество связано с определенным местообитанием (степные, лесные, болотные сообщества). Сложившиеся сообщества, с одной стороны, очень устойчивы, с другой стороны, находятся в постоянном движении и развитии. Устойчивость заключается в том, что они повторяются в различных пунктах почти в том же составе и восстанавливаются во всех своих признаках после нарушения или уничтожения. Например, после распашки степи образовавшаяся залежь постепенно возвращается к исходному типу степи.

Однако устойчивость сообществ относительна, так как им присущи движение и развитие. Медленно изменяясь и сохраняя условное постоянство, сложившиеся растительные сообщества в процессе исторического развития проходят одну стадию за другой и в конце концов переходят в другие фитоценозы. Экономическое значение сообществ определяется промышленной и сельскохозяйственной ценностью лесных площадей, целинных земель, кормовых угодий, торфяников и т.п.

Растительное сообщество — единица растительного покрова. Оно не представляет собой понятия систематического значения (как в систематике — род, вид и т.д.), это растительные объединения как крупного, так и малого объема. Лес вообще — крупное растительное сообщество (фитоценоз), распределяющееся на ряд более мелких подразделений. Лес может быть хвойным и лиственным, а хвойные леса подразделяются на еловые, сосновые и т.д. Все они физиономически хорошо различимы и являются растительными сообществами различных рангов. Таким образом, термин «сообщество» не имеет таксономического значения и его следует понимать лишь в общем смысле.

Для того чтобы учесть и освоить все разнообразие растительных сообществ, разработана определенная система. Основная классификационная единица в фитоценологии — растительная ассоциация. Это наиболее мелкая, хорошо улавливаемая физиономическая единица растительного покрова. Ассоциацией называют совокупность участков растительности, имеющих одинаковую физиономичность, структуру, видовой состав и расположенных в сходных условиях местообитания. Для примера рассмотрим заливной луг. На нем достаточно отчетливо видны различные физиономически однородные участки. Один — пестрый с обилием цветущих бобовых растений и овсяницей красной, другой — более однородный с господством ковра безостого, третий — ярко-зеленый с преобладанием осок и т.д. Все это отдельные ассоциации, получающие свое название от наиболее важных по доминированию и обилию видов. В нашем примере — бобово-овсянищевая, костровая и осоковая ассоциации. Подобные же

участки с бобовыми и овсяницей, костром, осокой и т.п. можно наблюдать и на других лугах в сходных условиях существования.

Почти у каждого сообщества на протяжении года происходит смена фаз. Начиная с весны и до осени травянистый покров дает ряд сменяющихся красочных картин, так как одни виды, отцветая, сменяются другими. Физиономические сезонные изменения фитоценоза называются фенологическими аспектами.

Участки ассоциаций в одних случаях ограничиваются отчетливо, в других случаях границы их неясны. Ассоциации объединяются в более крупные таксономические единицы — в группы ассоциаций, близкие группы ассоциаций — в формации, группы формаций — в классы формаций и, наконец, последние в типы растительности. Тип растительности — наиболее крупное подразделение растительного покрова земного шара.

Различают четыре главных типа растительности.

Древесно-кустарниковый тип объединяет влажные и листопадные тропические леса, влажные субтропические леса (лавровые), жестколистные леса и кустарники, летнезеленые листопадные и хвойные леса.

Травянистый тип состоит из наземных или водных травянистых сообществ. Сюда входят травянистые покровы степей, лугов, болот и пр.

Пустынный тип объединяет растительность пустынь сухого и холодного климатов. Сюда относятся растительные сообщества тундры, каменистых, засоленных, песчаных пустынь и пр.

«Блуждающий» тип представлен сообществами видов низших растений, не прикрепленных к субстрату, планктоном и пр.

Понятие о растительности и флоре. Нужно различать два понятия — флора и растительность. Под термином *флора* понимают совокупность видов (и составляемых ими родов, семейств и т.д.), населяющих данную территорию, под термином *растительность* — совокупность растительных сообществ на данной территории. Говоря о флоре того или иного района, следует иметь в виду все систематические виды растений, встречающиеся в нем. Растительность же района — это закономерные растительные сочетания (сообщества), такие, как лес, луг, степь, болото и т.д., составляющие в целом растительный покров района.

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

Растительные виды — не условные понятия, удобные для классификации растений; они реально существуют в природе. Каждый вид занимает определенную площадь поверхности земли. Площадь (область), на которой размещены растения вида, называется его *ареалом*. Но ареал — это территория земной поверхности, занимаемая не только тем или иным видом, но и родом, семейством или другой систематической единицей. Понятие ареал относится и к растительным сообществам, которые тоже имеют свои ареалы. Естественно, что особи вида не покрывают сплошь весь ареал, а встречаются в его пределах на сходных местообитаниях.

Размер, форма и характер границ ареалов зависят от природы растительного организма и от всех экологических факторов, влияющих на растения: климата, почвы, рельефа, животных, других видов растений, человека, истории страны и др. По величине ареалы могут быть крайне различными — от поверхности почти всей суши до одного ограниченного участка на ней (рис. 203). Крайними вариантами по величине ареала являются две группы растений — космополиты и эндемики.

Космополитами называются такие виды, которые имеют огромный ареал и широко распространены в сходных условиях существования на всех континентах земли. Подобных видов немного. Наибольшее число космополитов среди водных растений, что объясняется, в первую

очередь, большой однородностью водной среды. К ним относятся тростник (*Phragmites communis*), частуха (*Alisma plantago-aquatica*). Космополитами являются некоторые сорные растения: осот огородный (*Sonchus oleraceus*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*) и др.

Эндемичными видами (эндемиками) называются такие виды, которые занимают незначительную территорию в пределах какой-либо одной области и в других местах не встречаются. В качестве примеров можно указать на эльдарскую сосну (*Pinus eldarica*), растущую в Грузии на площади около 50 га, каспийский лотос (*Nelumbo caspicum*), встречающийся только в дельте Волги, каучуконос тау-сагыз (*Scorzonera tau-*

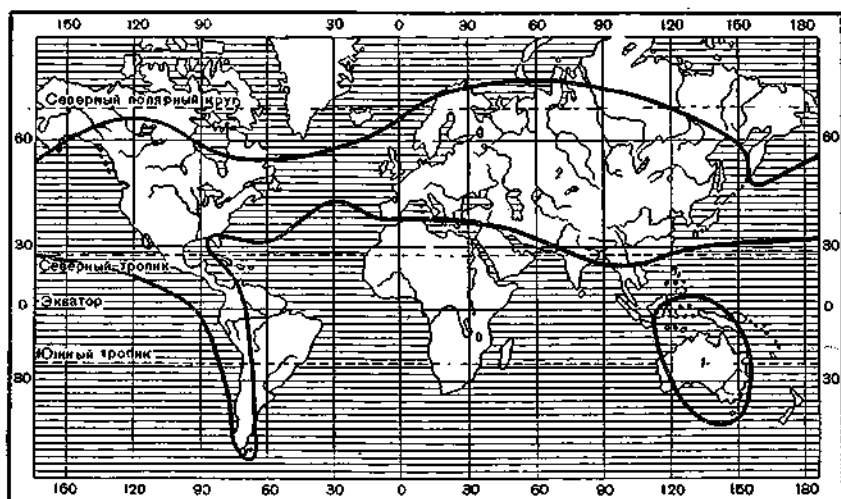


Рис. 203. Ареалы:

1 — ареал рода эвкалипт, 2 — ареал рода смородина

saghyz), обитающий лишь в горах Каратау и на Туркменском хребте и т.д. По происхождению эндемизм может быть прогрессивным и регрессивным. В первом случае вид встречается на небольшой площади только потому, что он недавно возник и не успел распространиться. Во втором случае растение сокращает свой ареал вследствие изменения климатических и других условий, и вид вымирает. Если площадь ареала на протяжении очень длительного времени сокращается до небольших пределов, говорят о реликтовом эндемизме, а вид в этом случае является реликтом. К реликтам относятся такие растения, которые в прошлые периоды (меловой, третичный, четвертичный и т.д.) имели большое распространение, а затем вследствие изменения климатических и других условий начали вымирать, и ареал их сократился. Некоторые реликты сохранили незначительный ареал и являются эндемиками, как, например, гинкго (*Ginkgo biloba*), остатки которого в диком состоянии встречаются лишь в юго-западных районах Китая, секвойя, когда-то широко распространенная на земном шаре, а сейчас сохранившаяся только в Калифорнии. Однако есть реликты, которые значительно распространены и не являются эндемиками (черника, брусника, багульник).

Существует несколько типов ареалов. По форме и по характеру границ различают сплошные, несплошные и ленточные ареалы. Сплошные ареалы свойственны большинству видов растений. Они представлены одной целостной площадью обитания вида, когда промежутки между отдельными местонахождениями допускают обмен зачатками растений. Формирование ареала происходит при этом путем расселения (миграции).

Предполагается, что вид возникает в определенном пункте и затем распространяется в разные стороны, занимая определенную площадь. Образование ареала возможно и путем возникновения вида в разных местах будущего ареала. При этом площадь первоначального ареала может уменьшиться или увеличиться. Форма ареала определяется прежде всего климатическими границами и почвенными факторами.

Н е с п л о ш н ы е, или р а з ъ е д и н е н н ы е, ареалы состоят из нескольких частей или отдельных участков, удаленных друг от друга. Например, грецкий орех в диком виде распространен на Дальнем Востоке, в Средней Азии и других местах, арктическая толокнянка, виды камнеломок и горечавок встречаются в горах Европы, на Кавказе и других горах, а в промежуточных равнинных местах отсутствуют. Разъединенные ареалы обусловлены причинами исторического характера. Один сплошной ареал мог разделиться на части вследствие изменения климатических условий в некоторых его частях и отмирания вида там. Разъединение могло быть вызвано опусканием суши под уровень морей и океанов, а также расхождением континентов и участков суши.

Л е н т о ч н ы е ареалы — особый тип ареала, где территория, занятая видом, вытянута в виде узких лент. Такие ареалы обычны для растений, приуроченных к поймам рек или к скалистым берегам. Вдоль пойм по песчаным наносам встречается, например, подбел неостоящий (*Petasites spurius*), по террасам рек — смолевка мелкоцветная (*Silene parviflora*) и др.

Попытке о флористических областях. Весь земной шар разделен на шесть флористических областей. Каждая область включает флору общего исторического происхождения и отражает особенности растительного покрова. Разделение произведено на основе современного распределения семейств, родов и видов на континентах. Флористические области содержат в своем составе ареалы целых семейств, родов и много эндемичных видов.

Г о л а р к т и ч е с к а я о б л а с т ь. Флора этой области происходит от северной флоры третичного периода. Это наибольшая по своим размерам огромная внетропическая область всего Северного полушария. В нее входит вся Европа и Азия (без Индостана и Индокитая), Северная Америка (без южной части Калифорнии и Мексики), северная половина Африки до южных границ Сахары. В ее флоре отсутствуют тропические семейства. В прошлом континенты Северного полушария были соединены вместе и третичная флора была более однородной, чем теперь. В процессе исторического развития вместе с разъединением континентов Северного полушария, изменением климата и других факторов среды обитания растения одной третичной флоры (предшественники современных растений) дали резкое различие флор в различных частях голарктической области, разделяющейся в настоящее время на 10 подобластей.

П а л е о т р о п и ч е с к а я о б л а с т ь расположена в тропиках и субтропиках Старого Света и занимает большую часть Африки (за исключением ее юго-западной части и Сахары), остров Мадагаскар, юго-западную часть Аравии, Индостан, Индокитай, южную часть Китая, Филиппинские острова, Малайский архипелаг, Новую Гвинею, Новую Зеландию и острова Тихого океана своей широтной зоны. В геологическом прошлом указанные территории суши были в едином массиве, на что указывают родственные связи между современными, а также ископаемыми растениями. Область характеризуется общетропическими растениями, а также своими эндемичными родами и видами из семейств пальмы (*Palmae*) орхидные (*Orchidaceae*), миртовые (*Myraceae*), бегониевые (*Begoniaceae*) и др.

Н е о т р о п и ч е с к а я о б л а с т ь расположена в тропиках Нового Света. Она занимает большую часть Мексики, Центральную Америку, Антильские острова, южную оконечность Флориды и всю Южную Америку.

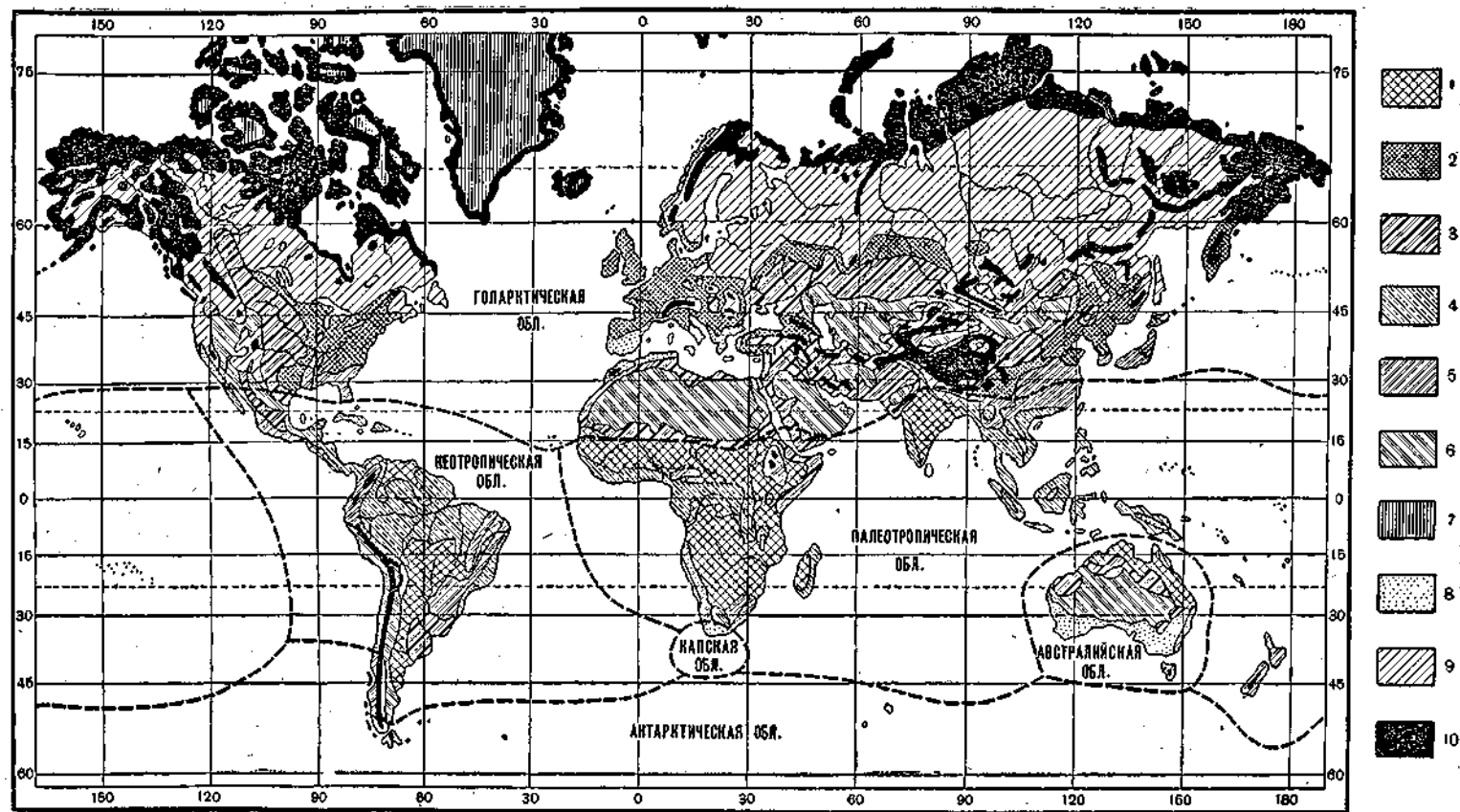


Рис. 204. Карта флористических областей и растительности мира

1 — зимнезеленые леса и тропические «луга», 2 — летнезеленые лиственные леса, 3 — степи, 4 — влажные тропические леса, 5 — субтропические и горные влажные леса, 6 — полупустыни и пустыни, 7 — ледники, 8 — жестколистные леса, 9 — хвойные леса, 10 — тундры и альпийские луга

ку до 40° ю.ш., а также ряд островов Тихого океана, примыкающих к американскому матерiku. Неотропическая область выделяется богатством эндемичных семейств и родов (кактусы, американские пальмы, канны, орхидеи и т. д.).

Австралийская область занимает Австралию и остров Тасманию. Географическая изоляция австралийского материка мешает смешиванию ее флоры с флорой смежных материков. Со времени образования в меловом периоде поддерживается высокий эндемизм ее флоры. По оригинальности флоры и обилию эндемичных видов Австралийская флористическая область не имеет себе равных на земле. Эндемичны, например, целые семейства: цефалотовые (*Cephalotaceae*), каузариевые (*Causarpaceae*) и роды: эвкалипт (*Eucalyptus*), акация (*Acacia*) и т. д.

Капская область находится на юге Африки. Климат сходен со средиземноморским. Здесь свыше 12000 видов растений, главным образом травянистых многолетников и кустарников с жесткими листьями. Многие виды и роды эндемичны, например, пеларгония (*Pelargonium*), протея (*Protea*), бессмертник (*Helichrysum*), арбуз (*Citrullus*) и др.

Антарктическая область занимает юго-западную часть Южной Америки (южнее 35° ю.ш.), Огненную Землю, острова и материк Антарктики. Современная флора антарктических островов и южной оконечности Америки обнаруживает явную связь с вымершей растительностью Антарктиды, давшей целиком современную антарктическую флору. Территория описываемой области в верхнем мелу была тесно связана с материком Антарктиды. Флористически эта область бедна, но содержит много эндемичных видов: из 1600 видов 1200 (75%) — эндемики. Наиболее богата видами Огненная Земля.

Кроме указанных флористических областей, выделяется еще Океаническая область с характерными растениями морей и океанов. Океаническая область различается по своему флористическому составу и подразделяется на северную, тропическую и южную океанические подобласти.

Все приведенные флористические области являются самыми крупными единицами географического районирования растений и подразделяются на более мелкие подобласти, провинции и районы (рис. 204).

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СССР

Растительность СССР обширна и разнообразна. Около половины всех известных на земном шаре семейств представлены во флоре СССР, включающей свыше 17 тыс. видов только высших растений. Наибольшее разнообразие видов сосредоточено на Кавказе (свыше 6500), наименьшее — в арктической области (менее 500). Общей закономерностью растительности СССР является расположение ее в виде больших полос или зон. Такая зональность хорошо выражена на равнинах европейской части, Западной Сибири и Средней Азии, если взять их вместе. Постепенная смена растительности происходит при движении с севера на юг — широтная зональность, а в горах от их подножия к вершинам наблюдается вертикальная зональность. Растительные зоны подразделяются на основе климатических зон. Климат и в прошлом принимал деятельное участие в формировании среды обитания растений, в образовании почв и т. д. Кроме того, зонообразующее воздействие климата накладывалось на области с неодинаковым геологическим прошлым, с которым связаны различия в высоте над уровнем моря, характер рельефа, горные породы и т. п., влияющие на флору растительной зоны. Климатические условия на огромных территориях СССР меняются не только с севера на юг, но и с запада на восток. Причина такого изменения — постепенный переход от морского климата Западной Европы с ее изрезанными берегами к резко континент-

тальному климату центральной части Азии. По указанным причинам, хотя и можно выделить для каждой зоны свой особенный, для них характерный и распространенный тип растительности, в них нет полной однородности.

Вся территория СССР относится к голарктической флористической области. По направлению с севера на юг она распределяется на зоны: арктическую, лесную, степную и пустынную. Между степной и лесной зонами наблюдается промежуточная лесостепная зона, между степной и пустынной — полупустынная. Каждая зона в свою очередь подразделяется на подзоны и провинции.

Арктическая зона занимает огромные пространства в северной части Европы, Азии и на ближайших к ним островах. Климатические условия этой зоны очень суровы. Средняя годовая температура ниже 0°C. Летние температуры не поднимаются выше 14°C. Осадков выпадает мало, в среднем 250 мм, но вследствие отсутствия стока и слабого испарения в почве создается избыточное увлажнение. Относительная влажность воздуха держится около 80%. Вся область имеет слой многолетней мерзлоты, земля оттаивает летом на глубину 0,25—2 м. Снежный период продолжается в среднем 280 дней в году. Метели и ветры часты, поэтому снежный покров неравномерен. Суровый климат ограничивает состав видов, и только хорошо приспособленные растения могут обитать в этой зоне. Зональным типом растительности является тундра. Климат в пределах тундры неоднороден, и растительный покров ее подразделяют на следующие подзоны: арктических тундр, лишайниково-моховых и кустарниковых тундр. В пределах подзон различают типы тундр: моховую, лишайниковую, пятнистую, полигональную и др. Каждая из них характеризуется своим растительным покровом. Видовой состав тундровой зоны незначительный. В Арктике насчитывается около 500 видов высших растений. Характерной чертой тундровой растительности является ее безлесье и несомкнутость растительного покрова. Под влиянием суровых условий и отбора сформировались характерные особенности тундровых растений, отличающихся незначительным приростом и небольшой высотой. Многие растут дерновинками или образуют подушки. Все травы — многолетники, луковичные отсутствуют. Многие виды зимуют с зелеными листьями и легко выносят промерзание цветков.

Наиболее характерными обитателями тундры являются мхи, лишайники, различные маленькие вечнозеленые и летнезеленые кустарники. Кустарниковая и полукустарниковая растительность представлена в тундре багульниковом (*Ledum palustre*), карликовой березой (*Betula nana*), арктическими видами ивы (*Salix*), куропаточьей травой (*Dryas octopetala*), голубикой, водяникой, брусникой, морошкой и др. Среди травянистых растений характерны подушечные формы проломника (*Androsace helvetica*), смолевки бесстебельной (*Silene acaulis*), минуэртии арктической и крупноплодной (*Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*). Из однодольных растений встречаются осоки (*Carex*), белоус (*Nardus stricta*), вейник (*Calamagrostis*), мялик (*Poa alpina*, *P. alpigena*) и др.

В самой южной части кустарниковой тундры появляются лесные куртинки, а еще южнее начинается лесотундра — территория, где встречаются участки леса и участки тундры. Характерное для лесотундры редколесье хорошо выражено в азиатской части СССР. Оно состоит из ели сибирской (*Picea obovata*), осины (*Populus tremula*) и др. Переход от лесотундры к тундре совершается постепенно.

Лесная зона. Зональным типом растительности является лес. Кроме леса, в лесной зоне встречаются луга и болота. Это область умеренного климата с суровыми зимами и сравнительно теплым летом. Средняя годовая температура в среднем колеблется между 2 и 5°C. Осадков выпадает от 500 до 700 мм в год. Общую характеристику климата дать трудно вследствие большого протяжения ее с севера на юг и с запада на восток.

Лесная зона занимает большую часть территории СССР (52,5%) и 1/6 часть всех лесов на земной поверхности. По характеру растительности лесная зона неоднородна, в ней выделяют четыре области: Европейско-азиатскую хвойнолесную (таежную), Северо-тихоокеанскую лесолуговую, Дальневосточную хвойношироколиственнолесную и Европейскую широколиственнолесную.

Европейско-азиатская хвойнолесная (таежная) область простирается от северо-западных границ СССР до побережья Охотского моря. В пределах этой области хвойных лесов растительность неоднородна и изменяется, как при движении с севера на юг, так и с запада на восток. Для широтной подзоны северной тайги характерен разреженный древостой из сравнительно невысоких деревьев. Под древесным пологом развит ярус низкорослых кустарников (берез карликовой, тощей и др.). Почвы покрыты мхами и лишайниками. Для средней тайги свойствен густой древостой из средних и высоких деревьев. Кустарники почти отсутствуют. В травянисто-кустарниковом ярусе встречаются черника, брусника, линнея северная (*Linnaea borealis*), кислица, грушанки, плауны и др. Развита моховой покров из зеленых мхов.

В южной тайге хорошо развит травянистый покров, а напочвенный слабее, чем в средней тайге. От западных границ СССР на восток, до реки Енисея, включая Енисейский край и западные Саяны, протянулись леса, состоящие из темнохвойных пород. В западной половине европейской части СССР они состоят преимущественно из ели европейской (*Picea excelsa*), а в восточной половине и в Сибири из ели сибирской (*P. obovata*), пихты сибирской, сосны сибирской. Сосняки приурочены к бедным песчаным почвам. Леса из лиственных пород (березы, осины, серой ольхи) значительно распространены на месте бывших здесь ранее хвойных лесов. На юго-западе территории европейской части широко распространены широколиственнохвойные леса (ель или сосна с дубом, липой, остролистным кленом и пр.). В восточно-сибирской части таежной области, простирающейся от Енисея до Охотского моря, где находятся наиболее континентальные районы Сибири, господствуют леса из лиственных даурской и сибирской. В бассейнах Ангары и Лены на песчаных и суглинистых почвах встречаются сосновые и лиственнично-сосновые леса. У верхней границы леса северо-восточной Сибири развиты заросли кедрового стланика, образующие также подлесок в лиственных лесах у их верхней границы. Дальневосточная часть таежной области, которая занимает районы, прилегающие с севера к Амуру, часть Сихотэ-Алиня, среднюю и южную части Сахалина и Южно-Курильские острова, состоит в основном из саянской ели с примесью белокорой и сахалинской пихты (*Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*). На Курильских островах и Сахалине имеются также рощи ели Глена (*Picea glehnii*). В таежной области встречаются обширные массивы сфагновых болот. Растительный покров местами сильно изменен в результате хозяйственной деятельности человека. На месте сведенных лесов на юге области значительные площади занимают суходольные луга.

Северо-тихоокеанская лесолуговая область охватывает Камчатку, Командорские острова, северные и средние Курильские острова. Растительность представлена березовым редколесьем с высоким травянистым покровом и высокотравными лугами. Березняки состоят из каменной березы (*Betula ermani*), в их травяном покрове преобладают высокие зонтичные (*Angelica ursina*, *Heracleum duclae*, *Coelopleurum gmelinii*), таволга камчатская (*Filipendula kamtschatica*) и др.

Дальневосточная хвойношироколиственнолесная область охватывает южное Приамурье и Приморье и занята широколиственными дубовыми лесами из монгольского дуба с примесью черной, или даурской, березы (*Betula dahurica*) с подлеском из лещины разнолистной (*Corylus heterophylla*) и леспедецы (*Lespedeza bicolor*). По северным склонам к дубу примешиваются липа амурская, липа маньч-

журская, клен мелколистный (*Acer mono*) и др. В поймах рек растут широколиственные леса с господством ильма (*Ulmus propinqua*), ясени маньчжурского, ореха маньчжурского (*Juglans manschurica* и др.

На юге Приморья распространены пихтовошироколиственные леса со сложной ярусностью. Верхний полог древесного яруса составляют кедр корейский (*Pinus korajensis*), цельнолистная пихта (*Abies holophylla*), липа (*Tilia manschurica*), желтая береза (*Betula costata*), дуб монгольский, ильм, ясень маньчжурский, орех маньчжурский и др. В лесах встречаются древесные лианы: виноград амурский, актинидия, лимонник. В травянистом покрове — папоротники, осоки и др.; моховой покров отсутствует.

Европейская широколиственнолесная область занимает юго-запад лесной зоны в европейской части СССР, Карпаты и Прикарпатье, часть Волино-Подольской возвышенности, большую часть Полесья и идет далее на восток вплоть до Волги. Господствующими типами леса являются широколиственные дубовые леса, на юго-западе области — буковые. В Полесье на песчаных почвах распространены дубово-сосновые леса с сосной обыкновенной и дубом черешчатым. На бедных песчаных почвах встречаются чистые сосновые леса. На Русской равнине леса состоят главным образом из дуба черешчатого (*Quercus robur*), а в Прикарпатье, кроме того, из дуба скального (*Q. petraea*). В древесном ярусе встречается также ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), липа мелколистная (*Tilia cordata*), клен остролистный (*Acer platanoides*), ильм, граб обыкновенный. В подлеске много лещины обыкновенной, бересклета, черемухи и др.

Основная масса лесного фонда СССР сосредоточена в таежной части Сибири, на Дальнем Востоке и на севере и северо-востоке европейской части СССР. Основным источником древесины являются леса Европейско-азиатской таежной области. В ней же находятся и основные запасы торфа. Большое значение как источник древесины имеют также дальневосточные леса и леса Европейской широколиственнолесной области, дающие очень ценную древесину. Огромно водоохранное и почвозащитное значение этих лесов. Обширные пойменные и суходольные луга, занимающие большие пространства в лесной зоне, используются как кормовая база для животноводства. Значительные части леса распаханы и засеяны под сельскохозяйственные культуры.

Степная зона. Южнее лесной зоны расположена степная зона. Она занимает около $\frac{1}{6}$ площади СССР. Степью называют травянистый тип ксерофильной растительности с более или менее сомкнутым травостоем. С продвижением к югу изменяются климат и почва. Степи приурочены к черноземам и каштановым почвам. Климат континентальный, засушливый, с жарким летом и холодной зимой. Средняя температура года 3—7,5°C. Осадков выпадает в год 300—500 мм, в летние месяцы 160—180 мм. Часты весенние и летние ветры. Степная зона простирается от нижнего течения Дуная до Алтая и Даурии включительно. Кроме того, в южную часть Забайкалья заходят в виде двух больших языков степи из Монголии, а на юге Сибири имеются несколько изолированных степных островов.

Северная часть степной зоны является переходной от лесной зоны к степной — это лесостепь, или подзона луговых степей, южнее следует подзона типичных степей, и еще южнее — подзона пустынных степей.

Для подзоны луговых степей, или лесостепи, характерны остепненные луга, луговые степи и массивы леса. В остепненных лугах преобладает мезофильное разнотравье: прострелы (*Pulsatilla patens*, *P. multifida*), лютик многоцветковый, таволга шестилепестная, клевер горный, подмаренник настоящий, из корневищных злаков — мятлик узколистный, вейник наземный, полевица Сырейщикова и т. д. Остепненные луга приурочены к выщелоченным черноземам, а луговые степи связаны с мощными или тучными черноземами. Для них очень характерны степные дерновин-

ные злаки: ковыли перистый (*Stipa pennata*), узколистный (*S. stenophylla*), отчасти волосатик (*S. capillata*), типчак (*Festuca sulcata*), тонконог стройный (*Koeleria gracilis*), овсец опушенный (*Helictotrichon pubescens*) и др.

Для лесостепной подзоны характерны степные кустарники: вишня степная, миндаль низкий, спирея, дереза, в европейской части СССР также терн и ракитник русский. Кроме того, на возвышенных водоразделах с выщелоченными почвами встречаются массивы дубовых лесов, а в лесостепи Западной Сибири — березовые и осино-березовые колки, которые обычно приурочены к западинам.

Южнее лесостепи простирается подзона типичных южных степей. Леса в пределах зоны растут на весьма ограниченной площади, только по долинам рек и балкам. В причерноморско-казахстанской части подзоны типичных степей, приуроченных к обыкновенным и южным черноземам и темнокаштановым почвам, господствуют ксерофильные ковыли (украинский, Лессинга, волосатик и др.), типчак, на песках — овсяница Беккера (*F. beckeri*), овсец пустынный (*H. desertorum*), житняки гребневидный и пустынный (*Agropyron pectiniforme*, *A. desertorum*) и др. Богатое разнотравье лесостепи здесь заметно беднеет в направлении с севера на юг.

Подзона пустынных степей является переходной от степной зоны к пустынной. Она характеризуется господством ксерофильных дерновинных злаков (ковыли Лессинга, сарептский, житняки пустынный и сибирский, типчак) и ксерофильных полукустарников (полыни таврическая, белая, Лерха и другие, пиретрум тысячелистниковый, прутняк и т. д.). Для данной подзоны обычно пятнистое сложение растительного покрова, связанное с быстрой сменой форм рельефа и с различной засоленностью почв. К пятнам солонцов, как правило, приурочены растительные сообщества пустынного типа с преобладанием полукустарниковых полыней и солянок. В составе растительности степей известную роль играют эфемероиды (мятлик луковичный, тюльпаны, птицемлечник, гиацинтик и др.) и эфемеры (виды муртука, бурачка, вероники и др.).

Растительный покров степей видоизменен человеком. В настоящее время степи почти целиком распаханы. Обширные пространства целинных и залежных земель в Сибири, Казахстане, на Алтае, Дальнем Востоке и Нижней Волге обработаны, и с них получают сотни миллионов пудов зерна. В европейской части СССР целинные степи сохранились только кое-где на склонах коренных берегов речных долин, в заповедниках и в пустынной зоне Прикаспия. Степная зона — житница СССР. На ее полях возделываются все главнейшие сельскохозяйственные культуры. Пустынные степи используются как пастбища для сельскохозяйственных животных, преимущественно для овец.

Зона пустынь. Занимает обширные пространства на юге СССР и составляет 1/3 всей территории Союза. Она простирается от берегов Каспийского моря на восток до подножия Тянь-Шаня, а через Джунгарские ворота и Илийский гребень соединяется с пустынями западного Китая. В состав ее входит Восточное Закавказье, равнины западного и северного Прикаспия и вся Туранская низменность.

Климат пустынь резкоконтинентальный. Осадков выпадает от 80 до 200 мм в год. Максимальная температура летом доходит до 40—50°C, зимой максимальная до —33°C. Годовая относительная влажность воздуха 52—61%. Влага испаряется больше, чем ее поступает в виде дождя и снега. Недостаток влажности в почве и в воздухе, постоянная сухость — свойство пустынь. Климатические особенности сформировали особый тип пустынных жизненных форм растений. Типичные почвы пустынь — различные типы сероземов (суглинистые, песчаные, солонцеватые) и светлорусых почв. Общая сухость климата приводит к образованию песчаных или глинистых пустынь.

В пределах СССР в пустынной зоне можно выделить 3 подзоны: северные остепненные, типичные и южные пустыни. Северная подзона пустынь тянется вдоль южной границы степей. Она сочетает в себе признаки степи и пустыни, в том числе такие признаки пустынь, как разреженность травостоя, обилие эфемеров, появление видов с ярко выраженной ксероморфной структурой и т.д. Здесь господствуют полыни (*Artemisia lercheana*, *A. gracilescens*, *A. semiarida*) с примесью степных, дерновинных злаков — типчака, ковыля сарептского, житняка пустынного. Подзона характеризуется большой микрокомплексностью.

Подзона типичных пустынь занимает среднюю часть пустынной области. Она распространена по всей длине области пустынь от северного Прикаспия до границы с Китаем. В ней господствуют полынные и солянковые ассоциации. В первых — преимущественно полынь серая, во вторых — солянка лиственницелистная, солянка кустарниковая, ежовники (солончаковый, безлистный и др.). Эфемеров и эфемероидов сравнительно мало. Степные растения не встречаются.

Подзона южных пустынь занимает южную часть Средней Азии и пустыни Восточного Закавказья. На большей части территории проходят песчаные пустыни Каракум и Кызылкум. Для пустынных песков наиболее характерны саксаульники с господством белого саксаула (*Haloxylon persicum*). На пониженных участках встречаются черносаксаульники с господством черного саксаула (*H. aphyllum*). Есть и смешанные саксаульники. Травянистый покров составлен эфемерами и эфемероидами. Среди них основную роль играет осока вздутая (*Carex physodes*). Здесь же однолетние злаки, крестоцветные и многолетние луковичные растения. Из кустарников встречаются джугзун (*Calligonum*), эфедра (*Ephedra*), солянка (*Salsola richteri*) и др. На глинистых, суглинистых и каменистых почвах развиты сообщества южных долинных пустынь с господством белотравной полыни (*Artemisia herba alba*) и некоторых других видов. Из эфемероидов наибольшую роль играют луковичный мятлик (*Poa bulbosa*) и пустынная осока (*Carex pachystilis*). На щебнистых почвах к полыням примешиваются виды колючелистника (*Acanthophyllum*), астрагала (*Astragalus*) и др. На засоленных почвах распространены солянковые пустыни с преобладанием солянок (*Salsola gemmascens*) и др. Солянковые пустыни бедны по флористическому составу, травостой очень изрежен. На крайнем юге зоны пустынь кустарнички исчезают и начинают господствовать однолетники и эфемероиды, среди которых большую роль играет злак мортук (*Eremopyron orientale*) и др. Весной поверхность почвы густо покрыта растениями и напоминает луг. К концу апреля под палящими лучами солнца вся растительность выгорает, и до глубокой осени пустыня сохраняет безжизненный вид. Природный растительный покров пустынной зоны — основная кормовая база для отгонного животноводства среднеазиатских и закавказских республик, где зимой и весной скот выпасается на пустынных равнинах. Значительные территории пустынь освоены под земледелие. В настоящее время в СССР ведутся работы огромного масштаба по обводнению и освоению пустыни. В северных и центральных областях Казахстана освоены миллионы гектаров целинных земель. В южных областях все шире развивается орошаемое земледелие, которое дает возможность выращивать высокие урожаи хлопчатника, риса, сахарной свеклы, кукурузы и многих других культур. Огромные площади заняты также плодовыми садами, виноградниками и овощными культурами. Каракумский канал, питающийся водами Аму-Дарьи, оросил уже много тысяч гектаров земли, а при пуске третьей очереди его строительства воды Аму-Дарьи, направленные в Каспийское море, станут орошать еще миллионы гектаров плодородных земель, на которых можно будет выращивать ценные культуры. На юго-западе Туркмении способны расти многие субтропические культуры (маслины, инжир, грават, миндаль).

Растительность горных систем. В каждой из рассмотренных зон, кроме типичной, зональной растительности, имеются горные системы, растительность которых отличается от растительного покрова их равнинной части.

Горные районы Средней Азии характеризуются сухим континентальным типом поясности. Здесь широко распространены горные степные формации, нередко сочетающиеся с зарослями колючих ксерофильных кустарников и со слабо развитыми альпийскими мезофильными лугами. У подножия гор лежит пояс полынных и поливно-злаковых полупустынь, не отличающихся от равнинных. Следующий, второй, пояс занят ковыльными и ковыльноптипчаковыми степями. Часто встречаются ковыли: *Stipa capillata*, *S. sareptana*, *S. splendens*, *S. lessingiana*, типчак (*Festuca sulcata*), бородач (*Andropogon ischaemum*), астрагалы, вероника волосистая и др. Кое-где произрастают редкостойные фисташковые леса и рощи. Третий пояс представлен своеобразными редкостойными широколиственными лесами. Сюда относятся леса из грецкого ореха (*Juglans regia*, *J. fallax*), яблоневые леса (*Malus silvestris*), леса из клена туркестанского (*Acer turkestanicum*). В этих лесах встречается дикий виноград (*Vitis silvestris*). Выше орехово-яблоневых лесов простирается полоса хвойных елово-пихтовых лесов с елью сибирской (*Picea obovata*), елью тьяншанской (*P. tianschanica*), елью Шренка (*P. schrenkiana*), сибирской пихтой (*Abies sibirica*) и др. В состав леса входят арчовники, разбросанные веждо рощами, переходящими в можжевеловые леса, состоящие из ряда видов можжевельника (арчи).

Выше пояса с древесной и кустарниковой растительностью расположены высокогорные дерновинно-злаковые степи и луга субальпийской зоны, за которыми следуют альпийские мелкотравные луга и заросли кобрезии (*Cobresia capilliformis*).

Субальпийская растительность сплошь покрывает поверхность земли, травостой достигает 60—70 см. Преобладают виды разнотравья обычно с яркими цветками: змееголовник алтайский (*Dracosephalum altaense*) купальница джунгарская (*Trollius dschungaricus*), первоцвет холодный (*Primula algida*) и т.д. Злаков немного и они едва заметны среди красочных двудольных.

Альпийская растительность занимает большую площадь, нежели субальпийская. Она характеризуется низким травостоем, достигающим 25—30 см высоты, в составе которого значительное участие принимают злаки, образующие фон, по которому разбросаны группы разнотравья. Среди разнотравья обычны фиалка алтайская (*Viola altaica*), мытники (*Pedicularis violascens*, *P. songorica*), горечавки (*Gentiana algida*, *G. kaufmanniana*) и др. Встречаются также высокогорные полупустынные формации. Нижний пояс гор с разнотравно-сухими степями используется для богарного земледелия. Промышленное значение имеют леса, составленные плодовыми деревьями (яблони, груши, сливы, вишни, миндаль, грецкий орех, виноград). Высокогорные степи и луга — прекрасные пастбища.

К а в к а з — одна из самых богатых по флоре частей СССР. Цветковых растений здесь насчитывается около 6500 видов, из которых 20% свойственны только Кавказу. Геологическое прошлое и сложность физико-географических условий Кавказа породили большое разнообразие его растительного покрова. Северо-западная часть напоминает Средиземноморскую область, Главный Кавказский хребет, западное Закавказье и горы Малого Кавказа могут быть отнесены к Европейской широколиственнолесной области, а восточное и южное Закавказье — к азиатской пустынной области. Северный Кавказ, или Предкавказье, в основном покрыт степями. Степи западного Предкавказья как бы продолжают степную зону европейской части СССР. Восточная часть Предкавказья занята сухими степями ковыльного типа, постепенно переходящими по мере про-

движения к Каспийскому морю в полынную и полынно-солончаковую полупустыню.

Низкогорья Северного Кавказа заняты лесостепью. Среднегорный пояс северного склона Большого Кавказа занят дубовыми (дуб скальный — *Quercus petraea*), буковыми (*Fagus orientalis*), сосновыми (сосна крючковатая — *Pinus hamata*) лесами и на западе, в бассейне Кубани — темнохвойными лесами из пихты (*Abies nordmanniana*) и ели (*Picea orientalis*). Значительные пространства в среднегорном поясе Кавказа занимают буковые леса. Выше пояса буковых лесов, в западной части, распространены темнохвойные леса, в которых господствует пихта, и только в восточных районах указанных лесов преобладает ель. Верхний предел леса образован низкостебельными пихтовыми лесами или густым буковым криволесием. Часто выше их встречаются участки березового криволесья из видов *Betula verrucosa*, *B. litwinowii*, восточнее произрастают береза (*B. raddeana*) и насаждения высокогорного клена (*Acer trautvetteri*). В субальпийском поясе широко распространены заросли вечнозеленого рододендрона (*Rhododendron caucasicum*) и стланикового можжевельника (*Juniperus depressa*). Субальпийская полоса, богатая высокотравьем, переходит в собственно альпийскую зону с более низким и густым покровом трав. Состав субальпийских и альпийских лугов очень богат. В Закавказье, в нижнем и среднем горных поясах, занимают большие пространства дубовые леса из грузинского дуба (*Quercus iberica*) и кавказского граба (*Carpinus orientalis*) с подлеском из желтоцветной азалии (*Rhododendron luteum*). В предгорьях западного Закавказья и в Колхидской низменности развиты леса из дуба Гартвиса (*Q. hartwissiana*) и дуба имеретинского (*Q. imeretina*) с участием граба кавказского и дзельквы (*Zelcova crenata*). По опушкам лесов деревья обвиты лианами: сассапарилем (*Smilax excelsa*), диким виноградом, колхидским плющом (*Hedera colchica*), видами ломоноса (*Clematis*) и др. В Колхидской низменности распространены также своеобразные смешанные широколиственные леса, в состав которых входят листопадные и вечнозеленые растения. Из древесных пород встречаются каштан (*Castanea sativa*), восточный бук (*Fagus orientalis*), дуб Гартвиса, кавказский граб и часто ольха (*Alnus barbata*). Подлесок состоит из вечнозеленых кустарников: самшита (*Buxus colchica*), рододендрона понтийского (*Rhododendron ponticum*), лавровишни (*Laurocerasus*), падуба колхидского (*Ilex colchica*) и некоторых листопадных кустарников. В состав нижнего пояса Талышских гор входят железное дерево (*Parrotia persica*), дуб каштановистый (*Q. castaneifolia*) и др.

В восточном и южном Закавказье и на огромной Прикаспийской низменности широко представлена полупустынная растительность. Развиты полынные и солянковые пустыни южного типа, переходящие при повышении рельефа в сухие степи. В предгорьях распространены бородачевники (*Andropogon ischaetum*). Низкогорные и среднегорные пояса заняты дерновинно-злаковыми степями, напоминающими степи юга европейской части. На каменистых склонах растут нагорные ксерофиты из колючих трагакантовых астрагалов, тимьянников и можжевельников (*Juniperus foetidissima*, *J. polycarpus*). Последние образуют редколесья.

Высокогорья заняты субальпийскими и альпийскими лугами. Кавказ очень интересен в теоретическом отношении. Кроме видового разнообразия здесь много реликтовых растений, сохранившихся с третичных времен. Растительный покров имеет также огромную практическую ценность. Безлесные степи Северного Кавказа полностью распаханы. В этом районе возделываются ценные твердые пшеницы. В устье Кубани возделывается рис, а к востоку от него простираются необозримые плодовые сады. В западном Закавказье широко распространена культура чайного дерева, цитрусовых, хурмы, тунгового дерева, бамбуков, пальм и многих других субтропических растений. В восточном Закавказье большие площади используются под культуру хлопчатника.

Южное Закавказье, включая Армению, богато плодовыми культурами (персик, абрикос, миндаль, яблоня, груша), виноградом, хлопчатником и др. В целях охраны растительного покрова на Кавказе организован ряд заповедников.

К р ы м. Растительность Крыма богата и своеобразна. Флора содержит свыше 2000 видов высших растений, среди которых много реликтов третичного периода. Северная часть Крыма занята степью, освоенной земледелием и сохранившейся лишь по склонам холмов и близ дорог. Встречаются ковыли Лессинга, узколистый (*Stipa stenophylla*), житняк (*Agropyron cristatum*), бобовник (*Amygdalus nana*), катран (*Crambe tatarica*), перикати-поле (*Gypsophila paniculata*) и др.

Горная часть начинается южной лесостепью. Участки со степными видами чередуются с зарослями грабинника и низкорослого дуба, а также дубняками (*Quercus lanuginosa*, *Q. robur*) с примесью ясеня (*Fraxinus*), граба (*Carpinus*), полевого клена (*Acer campestre*), скумпии (*Cotinus coggygria*), кизила (*Cornus mas*), бирючины (*Ligustrum vulgare*) и разнообразным травянистым покровом. Дубовые леса занимают нижнюю полосу главной гряды. Над ними расположены буково-грабовые леса, а местами сосновые из сосны крымской (*Pinus pallasiana*) и красноствольной (*P. hamata*). Лес простирается до верхнего плато, которое называется яйлой. Яйла представляет собой нагорно-ксерофитную степь, в которой преобладают типчакowo-разнотравные ассоциации. Яйла безлесна; на каменистых местах встречаются характерные крымские виды: крымский эдельвейс (*Cerastium biebersteinii*), волосистый проломник (*Androsace villosa*), горные васильки (*Centaurea fuscimarginata*), крымская железница (*Sideritis taurica*) и другие ксерофиты.

На южном склоне главной гряды, со стороны Черного моря, Крымские горы крутыми отвесами спускаются к самому берегу. Здесь можно различить четыре пояса растительности. Первый пояс состоит из ксерофитных светлых можжевельново-дубовых лесов и кустарниковых зарослей. Встречаются можжевельник высокий (*Juniperus excelsa*), дуб пушистый (*Q. pubescens*), фисташка дикая (*Pistacia mutica*), иглицы (*Ruscus ponticus*, *R. hyrcanus*, *R. hypoglossum*), держи-дерево (*Paliurus aculeatus*) и др. Второй пояс занят крымской сосной (*Pinus pallasiana*), дубом (*Q. sessiliflora*) и др. Третий пояс составлен буковыми лесами и красноствольной сосной (*Fagus silvatica* и *Pinus hamata*). Четвертый пояс — можжевельново-стланиковый и каменистых горных лугов.

Южный берег Крыма богат растительностью средиземноморского характера. В нижней и средней частях он превращен в культурные парки со многими акклиматизированными иноземными субтропическими растениями (олеандры, лавры, лавровишни, кипарисы, кедр, секвойи, пальмы, эвкалипты, розы, глицинии и др.). В Крыму возделываются в широких масштабах виноград, табак и плодовые сады (яблони, груши, миндаль, абрикосы, персики, инжир, маслины, гранат, хурма и др.).

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

Автогамия 129
 Автоспоры 157*
 Аденозинтрифосфат 21
 Адонизин 221
 Адсорбция 37
 Аклиматизация 320
 Аконитин 222
 Алейроновые зерна 30*
 Алкалоиды 32
 Амигдалин 32
 Амилоид 38
 Амилопласты 22
 Амьтоз 41
 Амфигастрии 192
 Амфимиксис 135
 Анастомозы 86
 Анафаза 42*
 Андроец 117, 127*
 Анемохория 142
 Анизотрофия 199
 Антеридий 115, 161*, 191
 Антибиотики 34
 Антиподы 122*, 123
 Антофеин 33
 Антохлор 33
 Антоциан 33
 Антракноз 189
 Антропохория 142
 Апланоспоры 158
 Апогамия 135
 Апомиксис 135
 Апомисория 135
 Апотеций 178, 181, 189*
 Апофиза 195
 Аппозиция 38
 Ареал 322, 323*
 Археогоний 115, 191
 Археспорий 110*, 123
 Архикард 178
 Аск 177
 Аскогон 177, 177*, 178
 Аскоспора 173, 178
 Аспекты 322
 Ассимиляторы 192
 Ассимиляция 24, 31
 Ассоциация 321
 Атрофия 254
 Ауксины 27
 Аукоспора 163
 Ахроматиновые нити 42
 Аэренхима 49

Базидий 182*
 Базидиоспоры 173, 182*, 184*

Бактериофаг 170
 Бациллы 167
 Белки 30
 Бентос 152, 163
 Бетулин 250
 Бинарная номенклатура 147
 Боб 140, 141*
 Брожение 168
 Брюшной шов 121, 140

Байя 204
 Вакуоля 16*, 31
 Ванилин 287
 Вегетативные гибриды 114
 Венчик 118
 Ветвление стебля 74, 75*
 Виброны 167
 Вид 148
 Вирусы 169
 Витамины 34
 Вместилище выделений 59*
 Внешняя среда 7
 Волоски 47*, 58
 Волчки 74
 Волутии 167
 Вторичное ядро зародышевого мешка 122*, 123
 Выводковые почки 192
 Выстиляющий слой 119*

Галофиты 317
 Галлы 32
 Гамета 115, 152, 156*
 Гаметагоний 115, 158
 Гаметофит 115, 191, 199, 203, 204, 215
 Гейтеногамия 129
 Гемикриптофиты 319
 Гемцеллюлоза 38
 Гербициды 28
 Гесперидин 32
 Гетероауксин 27
 Гетерогамия 115, 152
 Гетеростилия 130
 Гетерофилия 100, 101*
 Гетероцисты 154*
 Гигрофиты 313
 Гидатоды 58*
 Гидролазы 27
 Гидролиз 27
 Гидрофиты 313
 Гидрохория 142
 Гименальный слой 178
 Гимений 182, 183
 Гименофор 183
 Гинецей 120*
 Гиностемий 286

* Звездочкой указаны страницы, где имеются термины в подписях к рисункам.

Гинофор 233
 Гипангий 226
 Гиподерма 111
 Гипокотиль 67, 97, 139 *
 Гипотека 163
 Гистоны 21
 Гифы 172
 Глазки 74, 253
 Гликоген 154, 167, 172
 Глобонд 30
 Глюкоза 28
 Глюкозиды 31
 Гниение 168
 Годичные кольца 92
 Головка 124 *, 125
 Гонидии 190
 Гормогонии 154
 Гормоны роста 27
 Грани 22
 Грибница 172
 Гуммоз 41
 Гутта 33
 Гуттация 58

Двойное оплодотворение 132*, 133, 215
 Двусемянка 247
 Декстрины 38
 Деление клетки 41, 42 *, 43*
 Дезоксирибонуклеиновая кислота 21
 Дерматоген 41, 42 *
 Диаграмма цветка 126, 127 *
 Диада 123
 Диастаз 28
 Диатомы 163
 Дикарионы 177 *, 178, 182
 Дактиостела 82 * 204
 Дисахариды 28
 Дисперсная среда 18
 Дисперсная фаза 18
 Дассимиляция 31
 Дихазий 126
 Дихогамия 129
 Древесина 52, 91
 Древесинные волокна 51, 92
 Дрожжи 178*
 Друза 34 *
 Дубильные вещества 32
 Дыхание 30
 Дыхательная полость 105

Жгуты 150
 Живяца 59
 Жилкование 100
 Жирные масла 29
 Жиры 29

Заболонь 94
 Завиток 126 *
 Завязь 120 *, 132 *, 215
 Зародыш 132, 134 *, 135, 137
 Зародышевая муфта 117
 Зародышевый мешок 122 *, 198 *, 199
 Заросток 202*, 203, 204, 211
 Зерновка 136*, 137, 141, 293
 Зигогамия 173
 Зигота 115, 152, 156 *
 Зона всасывания 63
 Зона роста 63
 Зонтик 124 *
 Зооспора 114, 151, 158 *, 172

Зооспорангий 114, 159 *
 Зоохория 142

Идиобласты 108
 Извилины 126 *
 Изидии 190
 Изогамета 157 *
 Изогамия 115, 152
 Изомеразы 27
 Индузий 202 *, 204
 Интегумент 122, 132 *
 Интеркинетическая фаза 42
 Интина 119*, 120
 Интродукция растений 320
 Инулин 29
 Интуссусцепция 38

Каллоза 55
 Каллюс 113
 Камбий 45, 56, 66, 90 *, 93*
 Камбиформ 94
 Камедетечение 41
 Камедь 41
 Канифоль 59
 Капиллярный 170
 Кариокинез 41
 Кариолимфа 20
 Карвоплазма 21
 Каротин 22
 Каротиноиды 25
 Карпогон 166 *
 Карпоспора 166 *
 Карпофор 247
 Каучук 33
 Кисть 124 *
 Класс 148
 Классификация растений 146
 Клейковина 137
 Клейстокарпий 178, 179 *
 Клеточный сок 16, 31
 Клетчатка 28, 37
 Клубеньки 70*
 Клубни 69, 79*
 Коагуляция 19, 20
 Кокаин 32
 Кокки 167
 Колеоптиль 138
 Колеориза 138
 Колленхима 50*
 Коллоиды 19
 Колония 154
 Колонка 176, 195
 Колос 124*
 Колосковые чешуи 292
 Колосовидная метелка 292
 Колхицин 285
 Колючка 81*, 101, 103*
 Конидиеносец 173, 179*
 Конидия 173, 179*
 Конус нарастания 73, 83, 98*
 Контюгация 152, 160*
 Копулировка 113*
 Копуляция 157*
 Кора 64, 84, 94
 Корзинка 124*, 125
 Корка 46, 48, 49*, 95
 Корневая поросль 74
 Корневая шейка 97
 Корневище 79*, 80
 Корневой чехлик 62, 63*
 Корневые волоски 63*

Корнеплод 67
 Коробочка 140, 141*
 Корпус 45
 Космополиты 322
 Костянка 141, 142*
 Крахмал 28
 Крахмалоносное влагалище 84*
 Криптофиты 319
 Кристаллы 33
 Кристы 26*
 Кроющие листья 124
 Крылатка 141
 Крылья 231*
 Крышечка 195
 Ксантофилл 22
 Ксеногамия 129
 Ксерофиты 314
 Ксилема 52, 56*, 65, 86, 109
 Кумарин 32
 Кустарники 83
 Кустистость 290
 Кутикула 40, 46*
 Кутины 40, 46
 Кущение 76*, 77, 290

Ламинария 163
 Латекс 242
 Лейкопласты 22*
 Лепестки 117*
 Лес 327
 Лиазы 27
 Лиганы 82
 Либриформ 51, 92
 Лигазы 27
 Лигнин 40
 Лизосомы 26
 Лимонная кислота 32
 Линька корня 68
 Липаза 29
 Липоиды 18
 Листовая мозаика 101, 102*
 Листовая пазуха 98
 Листовая пластинка 97, 98*
 Листовка 140
 Листовое влагалище 98*
 Листовой рубец 104
 Листовой след 73*, 86
 Листовой цикл 78
 Листопад 103
 Листорасположение 77*
 Листья 98*
 — дорзовентральные 108
 — изолатеральные 108
 Лихенин 190
 Лодиккулы 292
 Лодочка 231*
 Ложная ягода 146*
 Ложный колос 292
 Луб 52
 Лубяные волокна 51, 90*
 Луг 327
 Луковица 79*, 80
 Лупулин 277

Макроспора 198*
 Макроспорангий 198*
 Макроспорофилл 208*
 Мальтоза 28
 Мацерация 37
 Мегаспора 200
 Мегаспорангий 199, 205*, 206, 211

Мегаспоролистники 206
 Мегаспорофиллы 208*, 216
 Междоузлие 73*
 Межклетник 44
 Межклеточное вещество 37
 Межфибрилярное вещество 38
 Мезокарпий 139
 Мезоплазма 19
 Мезофилл 107, 108*
 Мезофиты 314
 Мейоз 41, 43*
 Ментор 114
 Меристема 44, 45*
 Метаксилема 65, 82
 Метаморфоз 60, 69, 78, 79*, 101
 Метафаза 42*
 Метафлюэма 65, 82
 Метахроматин 172
 Метелка 125*, 292
 Миграция 323
 Микориза 71*, 184
 Микропиле 138*
 Микроспора 198*, 199, 210
 Микроспорангий 198*, 205*, 210
 Микроспорофилл 207, 208*, 210
 Микрофиллия 198
 Миксоплазма 42
 Митоз 41, 42*
 Митохондрии 25
 Мицелий 172
 Мицеллы 19, 38
 Млечные трубки 33
 Многокостянка 142
 Многолистовка 142
 Многосемянка 142*
 Мозолистое тело 55*
 Моносахариды 28
 Моноспора 166
 Монохазий 126*
 Морфий 33

Надсемядольное колено 139*
 Натурализация растений 320
 Нектар 58, 131
 Нектарники 58, 131, 132*
 Никотин 33, 255
 Нисходящий ток 52
 Нуклеиновая кислота 18, 21
 Нуклеопротеиды 21
 Нуцеллус 122, 132*

Обертка 125
 Обкладка 110
 Обмен веществ 7
 Одревеснение 40
 Ондия 172, 177
 Околоплодник 139
 Околоцветник 117
 Оксидазы 27
 Оксиредуктазы 27
 Октанты 135
 Окулировка 113*, 114
 Онтогенез 9, 116
 Оогамия 115, 152, 173
 Оогониаты 150
 Оогоний 115, 150, 161*
 Ооспора 161, 175
 Опий 259
 Опробковение 40
 Опыление 128
 Организмы автотрофные 10
 — гетеротрофные 10

Органоиды 16
Органы 60
— аналогичные 60
— гомологичные 60
Орех 141
Ортостиха 78
Ослизненное 41
Осмоз 35
Осмотическое давление 35
Отдаленная гибридизация 133
Отдел 148

Паразиты 172
Парафизы 181, 183, 194
Паренхима 49
Паренхиматический массив 116
Партеногенез 135
Партеногонидия 157
Партенокарпия 140
Парус 231*
Пенициллин 34, 180
Периблема 44, 45*
Перидерма 46, 48*, 67, 95
Перидий 170, 188
Перикарпий 139
Периплазмодий 119
Перисперм 134
Перыстом 195
Перитеций 178, 181*
Перихеций 193
Перицикл 64*, 65, 85
Пероксидаза 27
Пестик 117*, 120*
Пигменты 22, 33
Пикнида 187*
Пиреноиды 151
Плазма 17
Плазмодесмы 17, 39*
Плазмодий 170, 171*
Плазмалемма 19
Плазмодиз 36*
Планктон 152
Пластиды 16, 22*
Планта 121, 204
Плейохазий 126
Плерома 44, 45*
Плодовое тело 170, 178, 183
Плод 139, 141*, 142*, 143*, 214
Плодолистик 120, 216
Плюска 250
Побег 73, 78*
Подвесок 134*, 135
Подвид 149
Подвой 113*
Подсемидольное колено 97, 139*
Поклонение бесполое 115
— половое 115
Покровы семяпочки 122*
Поллиний 286
Поллиний 286, 287*
Полисахариды 28
Полиспермия 133
Полиэмбриония 135
Полукустарники 83
Померанец 141
Пора 39*
Порядок 148
Початок 124*, 295
Почечные чешуйки 74
Почка 73*, 74, 136*, 138
Почкование 172, 178*
Предросток 195

Прививка 113*
Привой 113*
Прилистники 98*
Прицветники 116, 124
Пробка 40, 48*
Проводящие пучки 55, 56*, 57*, 86
Проводящая система 92, 109
Прокамбий 45*, 56
Промеристема 44, 45*
Прорастание семян 138
Протеаза 27
Протеиды 18, 21
Протерандрия 129
Протогиния 130
Протоксилема 65, 82
Протонема 191, 194*
Протопласт 16
Протостела 84, 85*, 197
Протофлоэма 65, 82
Профаза 42*
Исаммофиты 317
Пульсирующие вакуоли 156
Пустыня 330
Пыльница 119*
Пыльца 119*, 120
Пыльцевход 122*
Пыльцевые гнезда 119*
Пятна Каспари 64

Развитие 116
Размножение 111, 114, 151
Разновидность 149
Разнолистность 100, 101*
Разноспоровость 204
Разностолбчатость 130
Растения автостерильные 129
— автофертильные 129
— анемофильные 130
Растения индикаторы почвы 316
— кальцефильные 316
— кальцефобные 316
— монокарпические 128
— нитрофильные 316
— олиготрофные 316
— поликарпические 128
— энтомофильные 130
— аутоотрофные 316
Растительная ассоциация 321
Растительное сообщество 321
Растительность 322
Рафиды 34*
Регенерация 111
Реликты 323
Рибонуклеиновая кислота 18, 21
Рибосомы 19
Ризоиды 159, 192, 202*
Ризофоры 199
Ридинол 243
Род 148
Рост 74, 116
Рубчик 137, 138*
Рыльце 120*

Самооплодотворение 129
Самоопыление 128
Сантония 268
Сапонин 32, 271
Сапрофиты 172
Сахароза 28
Сборная семянка 141*

Связник 119
 Семейство 148
 Семенная кожура 138
 Семя 136*, 138*
 Семязвод 138
 Семядоля 137, 138*
 Семянка 141*
 Семяножка 122*
 Семяпочка 122*
 Сердцевина 84*, 85, 90*
 Сердцевинные лучи 66, 85, 92*, 93*
 Серезка 125*
 Сидераты 71
 Симбиоз 71, 189, 270
 Сидангии 206
 Синергиды 122*, 123
 Система искусственная 146
 — морфологическая 147
 — эволюционная 146, 148
 Ситовидная пластинка 54
 Ситовидная трубка 54, 55*
 Сифостела 84, 85*
 Скафидий 164*, 165
 Скипидар 59
 Склереиды 51, 52*
 Склереихма 50, 51*
 Склероции 172, 181*
 Слоевиде 150
 Сложная костянка 142*
 Сложный зонтик 125*
 Сложный колос 125*, 292
 Смоляные каналы 110*
 Соломина 83
 Соплодие 142*
 Соредии 189*, 190
 Сорт 149
 Сорус 202*, 204
 Сосудисто-волокнистые пучки 56, 87*
 Сосущая сила 36
 Соцветие 123, 124*, 125*
 Сперматозонды 115
 Спермаций 166, 188
 Спермий 119*, 120, 211
 Спермогоний 187
 Спинной шов 140
 Спириллы 167
 Спора 114, 167, 172
 Спорангиеносцы 175*
 Спорангий 114, 195
 Спорогоний 192, 193*, 194*
 Спорокарпий 205*
 Споролестники 199
 Спороносный колосок 199, 200*, 202
 Спорофиллы 199, 202
 Спорофит 115, 191, 198*, 199, 203, 204, 215
 Стаминодии 118, 240
 Стель 84
 Стель 329
 Стеригмы 183, 184*
 Стимуляторы роста 27
 Столбик 120*
 Столоны 79*
 Стрелитомия 34, 179
 Стробил 202, 216
 Строма 22
 Стручок 140, 141*
 Стручочек 140, 141*
 Суберин 40
 Суккуленты 81, 315*
 Султан 292
 Сумка 177, 180*
 Сумкоспоры 180*
 Сферокристаллы 34*

Таксоны 148
 Таллом 150, 193*
 Тавниды 32
 Ташетум 119
 Твердый луб 94
 Телетоспора 187*, 188
 Телофаза 42*
 Теория эуантовая (стробилиарная) 216
 Терофиты 319
 Тетрада 123
 Тетраспора 166
 Тиллы 54, 93
 Ткань 44
 Тонопласт 19
 Торус 39*
 Точка роста 63, 73
 Транспирационный коэффициент 107
 Транспирация 107
 Трансплантация 113
 Трансферазы 27
 Трахей 52
 Трехеиды 52, 53*
 Трихоглия 166, 177*, 178
 Тундра 327
 Туника 45
 Тургор 36*
 Тыквина 141, 142*
 Тычинка 117*, 119*

Углеводы 28
 Узел 73*
 Узел кущения 76*, 77, 290
 Уредоспоры 291*, 292, 187*, 188
 Урна 195
 Успки 81, 103*
 Устье 105
 Усы 79*, 82
 Ушки 98*

Фанерофиты 318
 Феллема 95
 Феллоген 48*, 95
 Феллодерма 48*, 95
 Фенологический спектр 318
 Фенофаза 318
 Ферменты 26
 Фибриллы 38
 Фиброзный слой 119*
 Физиологическая сухость 312
 Фикоциан 151, 154, 165
 Фикоксиритин 151, 154, 165
 Филлодий 101
 Филлокладий 81*
 Филогенез 9, 143
 Фитогормоны 27
 Фитовициды 34
 Фитовлактон 163
 Фитоценоз 321
 Флора 322
 Флоэма 52, 57*, 65, 85, 109
 Формула цветка 126
 Фотоперриодизм 308
 Фотосинтез 24
 Фрагмобазидия 182*, 183
 Фруктоза 28
 Фузарии 188
 Фукоксантин 151, 163
 Фуникулус 122

Халаза 122*
 Хамефиты 319

Хинин 32
Хламидоспоры 172, 177, 185
Хлороз 23
Хлоропласты 22*, 23*
Хлорофилл 22
Хлорофилловые зерна 20*, 22
Холобазидия 182*, 183
Хондриосомы 16*, 25
Хроматин 21
Хроматофор 151
Хромопласты 22*, 25
Хромосомы 41, 43

Цветение 128
Цветоложе 116, 117*
Цветоножка 116, 132*
Целлюлоза 37
Центральный цилиндр 45*, 64, 84*
Цианид 242
Циста 162, 174
Цистолит 34
Цитварное семя 269
Цитокинез 42
Цитоплазма 16*, 17

Чашелистики 117*
Чашечка 117
Черенки 112
Черешок 97, 98*
Чечевичка 96*

Шейка (корнеплода) 67
Шипка 208, 210

Щиток 124*

Эволюция 149
Экзина 119*, 120

Экзодерма 64*
Экзокарпий 139
Экологические факторы 307
Экотип 319
Эктодесмы 40
Элатеры 193, 200*, 203
Эндемизм 323
Эндемики 323
Эндодерма 64*, 84*
Эндокарпий 139
Эндоплазматическая сеть 19
Эндосперм 133, 134*, 207, 211
Энзимы 26
Эпибласт 137
Эпиблема 63
Эпидермис 46*, 104
Эпикотиль 139*
Эпитека 163
Эпителлий 59
Эпитема 58*
Эпифрагма 195
Эргастические вещества 28
Эрготин 181
Эфедрин 214
Эфемероиды 315
Эфемеры 315
Эфирные масла 59
Эцидий 187*, 188
Эцидиоспора 187*, 188

Яблоко 141, 142*
Ягода 141, 142*
Ядро 16*, 20*
Ядровая древесина 94
Ядрышко 16*, 21
Язычок 98*
Яйла 384
Яйцевой аппарат 123
Яйцеклетка 115, 122*, 123
Ярус 321

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Abies* 212, 328, 329, 332, 333
Abutilon avicennae 238
Acacia 230, 326
Acanthophyllum 331
Acer 329, 332, 333, 334
Aconitum 222
Acroptilon 270
Adonis 221*
Aegopodium podagraria 248, 316
Aesculus hippocastanum 75
Aethusa cynapium 59*
Agaricaceae 184
Agathis 211
Agrimonia 143
Agropyron 300*, 301, 314, 330, 334
Agrostemma 272*
Agrostis 297, 299*
Ailanthus altissima 102
Alchtmilla 126
Alectorolophus 256
Aleurites 243
Algae 151
Alhagi pseudoalhagi 315
Alisma 282*, 323
Alismataceae 281
Allium 283, 285*, 315
Alnus 250, 333
Alopecurus 297*, 314
Althaea 239
Aloe 236
Alyssum 316
Amanita 185
Amaranthus retroflexus 33
Ammobium 267
Ammodendron conolyi 317
Amygdalus 230, 334
Anabasis 274
Anacardiales 243
Andropogon 295, 332, 333
Androsace 316, 327, 334
Anemone 222
Anethum graveolens 247*, 248
Angelica 248, 328
Angiospermae 191, 214
Anthemis 287
Anthirrhinum 256
Anthocerotales 192
Anthriscus silvestris 248
Apium graveolens 248
Aquilegia 22, 223*
Arabidopsis thaliana 316
Arachis 233
Araucaria 211
Araucariaceae 211
Archangelica officinalis 248
Archimycetes 174
Arctium 269
Aristolochia 89
Aristolochiaceae 130
Armeniaca 229
Armilaria mallea 185
Artemisia 268*, 315, 317, 331
Articulatae 191, 201
Arum 124
Asclepias 140
Asarum europaeum 58
Ascomycetes 174, 177
Asparagus 285
Aspergillus 179*
Aster 316, 317
Asteroxylon 196*
Astragalus 236, 316, 317, 331
Atriplex 274
Atropa 254
Aurantioidae 244
Avena 291*, 298*
Azotobacter 168

Bacteria 167
Bambusa 128
Bambusoideae 293
Barbarea vulgaris 262
Basidiomycetes 174, 182
Batrachospermum 166
Beckmannia 80
Begonia 58
Begoniaceae 324
Bellis perennis 267
Bennettitales 206, 208
Berberis vulgaris 101, 187
Bergenia 225
Beta 273*
Betula 249*, 250, 327, 328, 329, 333
Betulaceae 249
Bidens 143, 265*
Boehmeria 278
Boletus 184
Botrydium 161, 162*
Bowenia 206
Brassica 260*
Bromus 299*, 300
Bryales 193
Bryonia 263
Bryopsida 191
Butomaceae 282
Butomus umbellatus 282*
Buxus colchica 333

Cactus 81*
Caesalpinioideae 230, 231*
Calamagrostis 327
Calamariaceae 201, 203
Calendula officinalis 267
Callithamnion 167
Calla 124
Calligonum 317, 331
Callistephus 267
Calluna vulgaris 316
Calltha 142
Camelina 260* 261
Campanula 72
Cannabis 276*
Caprifoliaceae 130
Capsella bursa pastoris 260*, 262
Capsicum annuum 255
Caragana 236
Cardamine 129
Carduus 269
Carex 288, 289*, 317, 327, 331
Carpinus 333, 334
Carposci 178, 179
Carthamus tinctorius 101
Carum carvi 248
Caryophyllaceae 271
Castanea 251, 333
Caucalis daucoides 248
Causarinnaceae 326
Cedrus 212
Centaurea 270, 334
Centrospermae 271
Cephalotaceae 326
Cerapadus 230
Cerastium 272, 334
Cerasus 229*
Ceratonis siligua 231
Ceratizamia 206
Chamaerops humilis 305
Chara 161*
Charales 155, 160
Chelidonium 259*
Chenopodiaceae 273
Chenopodium 274
Chlamydomonas 156*
Chlamydospermatophytineae 206, 213
Chlorella 157*, 158
Chlorococcum 157*
Chlorophyceae 154, 155
Chondrilla 135
Chondrus 166*
Chroococcus 154*, 155
Chrysanthemum 267
Chrysomonas 151*
Cichorium 270
Cicuta virosa 248*, 249
Cinnamomum camphora 58
Cirsium 269*, 270
Citrullus 262, 326
Citrus 244*
Cladonia 189*, 190
Cladophora 158
Claviceps purpurea 181*
Clematis 333
Cobresia 332
Cochlearia armoracia 34
Cocos nucifera 305
Coelopleurum gmelinii 328
Colchicum 285, 315
Coluria 60
Compositae 263
Compositales 263

Coniferales 209
Coniferophytineae 206, 209
Conium maculatum 249
Conjugatae 155, 160
Convallaria 284*, 285
Convolvulaceae 252
Convolvulus 252*
Corallorhiza 287
Corchorus 51
Cordaitales 209
Coriandrum sativum 248
Cormophyta 150, 191
Cornus mas 334
Corydalis 259
Corylus 249*, 250, 328
Cotinus coggygia 334
Cotoneaster 229
Crambe tatarica 334
Crataegus 229
Crepis tectorum 131
Crocus 80
Cruciferae 259
Cucumis 262, 263*
Cucurbita 263, 264*
Cucurbitaceae 262
Cucurbitales 262
Cupressaceae 213
Cupressus 213*
Cuscuta 252
Cyanophyceae 154
Cycadales 206
Cycadofilicales 206
Cycadophytineae 206
Cycas 206
Cydonia 229
Cynodon dactylon 80
Cynoglossum 143
Cyperaceae 288
Cyperales 288
Cyperus 288
Cypripedium 287*

Dactylis glomerata 314, 319
Dahlbergia 236
Dahlia 267
Datura stramonium 254*
Daucus 247*
Delesseria 166*, 167
Delphinium 222, 223*
Dentaria 112
D. schampsia 297
Dianthus 271, 272*
Diatomeae 154, 162
Dicotyledoneae 220
Dictamnus 244
Dionaea muscipula 102
Digitaria 255*, 256
Dioon 206
Discomycetales 179, 181
Dracaena 286
Draba verna 316
Dracocephalum 257, 332
Drosera rotundifolia 102, 316
Dryas 327
Dryopteris filix mas 202*, 204

Ebenaceae 94
Ecballium elaterium 263

Echinochloa crus galli 296*
Ectocarpus 164
Elaeagnus 47
Elodea 283
Ephedra 81, 213, 331
Ephedraceae 213
Ephedrales 213
Epipactis 287
Equisetaceae 201
Equisetineae 201
Equisetum 200*, 201
Eremopyron orientale 331
Ericaceae 72
Erigeron 135, 267
Eriophorum 289*, 313
Erodium 240
Erophila verna 316
Erysimum cheiranthoides 262
Erysiphaceae 180
Erysiphe graminis 180
Eucalyptus 326
Euchlorophyceae 155
Eucomia ulmoides 33
Euglena 151*
Euphorbia 242*
Euphorbiaceae 242
Euphorbiales 241
Euphrasia 256
Evernia prunastri 190
Evonymus verrucosus 33

Fagaceae 250
Fagales 249
Fagopyrum 278*
Fagus 250, 333, 334
Falcaria rivini 248, 330, 332
Festuca 299, 316, 317
Ficaria 222
Ficus 275*
Filicales 203
Filicineae 203
Filipendula kamschatica 328
Flagellatae 150
Fomes 184
Fragaria 227*
Fraxinus 329, 334
Fritillaria 285
Fucus 165
Fuligo 170
Fumaria 259
Fungi 171
Fungi imperfecti 174

Gagea 285, 315
Galanthus nivalis 80
Galeopsis 257
Gasteromycetales 183, 185
Genista tinctoria 236
Gentiana 332
Geraniaceae 240
Geraniales 239
Geranium 239*, 240
Geum rivale 126
Gladiolus 80
Ginkgo 209, 323
Ginkgoales 209
Glaucium 259
Glechoma hederacea 111
Gléditschia 231

Gloccinia 118
Glycine 232*, 233
Glycyrrhiza 235
Gnetaceae 214
Gnetales 213, 214
Gnetum 214
Gossypium 237, 238*
Gramineae 290
Graminales 290
Graphis scripta 189
Grossularia 225*
Gymnoasci 178
Gymnospermae 191, 205
Gypsophila 272, 316, 317, 334

Haematoxylon campeschianum 94
Haloxylon 62, 274, 317, 331
Hedera colchica 333
Helianthus 266*
Helichrysum 267, 326
Helictotrichon 330
Helleborus 118
Helobiae 281
Helvella 182
Hepatica 222
Hepaticae 192
Heracleum dulce 328
Hesperis matronales 262
Heterocontae 154, 161
Hevea brasiliensis 242
Hibiscus cannabinus 238
Hieraceum 135
Hippophaë 74
Holobasidiomycetes 183
Hordeum 291*, 303*
Hornea 196*
Humulus 277
Hyacinthella leucophaea 315
Hydrangea 225
Hydrocharis morsus ranae 283
Hydrocharitaceae 282
Hydropteridales 203, 205
Hyeniineae 201
Hymenomycetales 183
Hyacinthus 112
Hyoscyamus niger 254*
Hypericum perforatum 59*
Hyssopus 317

Ilex colchica 333
Indigofera tinctoria 236
Inula 267
Ipomoea batatas 252
Iris 56, 64*
Isocontae 155
Isatis tinctoria 260*
Isoëtineae 198, 201

Jucca 286
Juglans 329, 332
Juncaceae 283
Juncus 283
Jungermaniales 192
Juniperus 213, 333, 334

Kleinia nerifolia 46*
Kochia prostrata 315
Roeleria gracilis 330

Labiatae 256
Lactarius 185
Lactuca 271
Lagenaria vulgaris 263
Lallemancia 258
Laminaria digitata 165
Lamium 257*
Lappula 143
Larix 212
Lathrea 256
Lathyrus 232
Laurocerasus 230, 338
Laurus nobilis 58
Lavandula vera 257
Ledum palustre 327
Leguminosae 230
Leguminosales 230
Lens 232
Leonurus cardiaca 257
Lepidium 262
Lepidodendraceae 201
Lepidodendrineae 198, 201
Lespedeza bicolor 328
Leucanthemum 265*, 267
Lichenes 189*
Liguliflorae 270
Ligustrum vulgare 334
Liliaceae 283
Liliiflorae 283
Lilium 283, 284*
Limonium gmelinii 317
Linaceae 240
Linaria 256, 317
Linnaea borealis 328
Linum 240, 241*
Lolium perenne 300*
Lonicera tatarica 121
Lotus 235
Luffa 283
Lupinus 234*
Lycoperdon 185
Lycopersicum esculentum 253*, 254
Lycopodiaceae 198
Lycopodiales 198
Lycopodiaceae 198*
Lycopodium 198*
Lycopsidea 191, 198

Maclura 94
Macrozamia 206
Magnolia 220*
Magnoliaceae 220
Majanthemum 286
Malus 228*, 332
Malva 237*, 239
Malvaceae 237
Malvales 237
Marattiaceae 203
Marchantia 192, 193*
Marchantiales 192
Matricaria 267
Matthiola annua 262
Medicago 235, 236*, 315
Melampyrum 256
Melilotus 235
Mentha 257
Merulius lacrymans 184
Mercurialis perennis 316
Mespilus 229
Microcycas 206

Mimosa 230
Mimosoideae 230, 231*
Minuartia 327
Monocotyledoneae 281
Moraceae 275
Morchella 182
Morus 275
Mucor 176*, 177
Musci 192, 193
Myosotis 126
Myriophyllum verticillatum 31
Myrtaceae 324
Myxomycetes 170

Najas 313
Narcissus odoratus 80
Nardus stricta 316, 327
Nelumbium 223
Nelumbo caspicum 323
Nemalion 166*
Neottia 288
Nepentes rajah 102
Nepeta cataria var. *citriodora*
Nerium oleander 78
Nicotiana 255
Nostoc 154*, 155
Nuphar 223
Nymphaeaceae 223
Nymphaea 223

Ocimum basilicum 60
Odonites 256
Olea europaea 139
Olpidium brassicae 174
Onobrychis 235, 236*
Onopordon acanthium 101
Oogoniatae 150
Oomycetes 174, 175
Ophioglossaceae 203
Orchidaceae 286, 324
Orchidales 286
Orchis 287*
Origanum vulgare 257
Ornithopus 235
Orobanchaceae 258
Orobanche 258*
Oryza 291*, 296*
Oscillatoria 154*, 155
Oxalis acetosella 308

Padus 299*, 230
Paeonia 222
Palaequium gutta 33
Paliurus aculeatus 334
Palmaceae 304
Palmae 324
Palmales 304
Panicoideae 293
Panicum 295, 296*
Papaver 258, 259*
Papaveraceae 258
Papilionatae 230, 231*
Paris 285*, 286, 308
Parmelia 189*
Parrotia persica 333
Partenocissus quinquefolia 246

- Pastinaca sativa* 248
Pediastrum 157*, 158
Pedicularis 256, 332
Pelargonium 240, 326
Penicillium 179*
Perilla 258
Perisporiales 179, 180
Persea gratissima 139
Persica 230
Petasites spurius 324
Petroselinum sativum 248
Peziza 182
Phaeophyceae 154, 163
Phaseolus 233
Phellodendron amurense 245
Philadelphus 225
Phleum 291*, 297*, 314
Phoenix 305*
Phragmites 300, 313, 323
Phragmobasidiomycetes 183, 185
Phycomycetes 174
Physalis 255
Phytophthora 175
Picea 212*, 327, 328, 332, 333
Pimpinella anisum 248
Pinaceae 212
Pinnularia 163
Pinus 210* 212, 323, 329, 333, 334
Pirus 228*
Pistacia mutica 334
Pisum 231, 232*
Plantaginaceae 130
Plasmodiophora brassicae 170, 171*
Plasmopara viticola 175
Platanthera bifolia 287
Plectascales 179
Poa 298, 299* 327, 331
Poaeoideae 297
Polycarpicae 216, 220
Polygonaceae 278
Polygonales 278
Polygonatum 285
Polygonum 279
Polyporaceae 183
Polyporus 184*
Polysiphonia 166*, 167
Polytrichum commune 194*
Pomoideae 226, 228
Poncirus trifoliata 244
Populus 280, 327
Portulaca 111
Potamogeton 313
Potentilla 227
Primofilicinae 203
Primula 332
Principes 304
Protascales 178
Protea 326
Protococcales 155, 157
Protozoa 150
Prunoideae 226, 229
Prunus 229
Psalliotia campestris 184*, 185
Psilophytineae 196
Psilopsida 191, 196
Psilotineae 196, 197
Psilotum 197
Pteridium aquilinum 204
Pteridospermae 206
Pterocarpus 236
Pteropsida 191, 203
Puccinia 187*
Pulmonaria 126, 329
Pulsatilla 222
Pyrenomycetales 179, 180
Pyrethrum 267
Pyrolaceae 72
Pyronema confluens 177*

Quercus 251*, 329, 333, 334

Ranunculaceae 221
Ranunculus 221*, 222, 313
Raphanus 260*, 261
Raphia taedigera 102, 304
Rhamnales 245
Rheum 279
Rhizobium 168
Rhodante 267
Rhododendron 333
Rhodophyceae 154, 165
Rhoeadales 258
Rhynia 196*
Ribes 224, 225*
Ricinus communis 243*
Robinia pseudoacacia 100
Rocella 190
Rosa 227
Rosaceae 225
Rosales 224
Rosmarinus officinalis 257
Rosoideae 226
Rubus 226, 227*
Rumex 279*
Ruscus 81, 334
Ruta graveolens 224
Rutaceae 243

Saccharomyces 178*, 179
Saccharum 295
Sagittaria 282, 313
Salicaceae 280
Salicales 280
Salicornia europaea 317
Salix 280*, 327
Salsoia 274, 317, 331
Salvia 257*, 316
Salvinia natans 205*
Sambucus 109
Sanguisorba officinalis 227
Saponaria 271
Saxifraga 224*
Saxifragaceae 224
Scheuchzeria palustris 283
Schizandra chinensis 220
Scilla 285, 316
Scirpus 288, 313
Scleranthus 272
Sclerotinia 182
Scorzonera 270, 323
Scrophulariaceae 255
Secale 301*
Sedum 315
Selaginella 198*, 199
Selaginellaceae 199
Selaginellales 198, 199
Sempervivum ruthenicum 315
Senecio 269

Sequoia gigantea 213
Setaria 296*
Sideritis taurica 334
 Sigillariaceae 201
Silene 271, 317, 324, 327
Sinapis 260*
 Siphonales 155, 159
Sisymbrium 262
Smilax excelsa 333
 Solanaceae 252
Solanum 29, 253*
Solidago virga aurea 265*
Sonchus 269*, 270, 323
Sorbaria 226
Sorbus 229
Spartium junceum 81
Sorghum 295
Spergula 272
Sphaerothera mors uvae 180
 Sphagnaceae 195
 Sphagnales 193, 195
Sphagnum 194*, 195
 Sphenophyllineae 201
 Sphenopsida 191, 201
Spinacia oleracea 274
Spiraea 226
 Spiraeoideae 226
Spirogyra 160*
Stachys 257
Statice Gmelinii 143
Stellaria 271
Stipa 297, 315, 316, 330, 332, 334
Stratiotes aloides 283
Struthiopteris filicastrum 204
Synchytrium 174
Syringa 75

Tagetes 267
Tanacetum 269
Taraxacum 265*, 270, 323
 Taxaceae 211
 Taxodiaceae 212
Taxus 211
Thalictrum 222
 Thallophyta 150
Thermopsis lanceolata 235
Thlaspi arvense 260*, 261
Thuja 213
Thymus 257, 317
Tilia cordata 329
Tilletia tritici 186*
Tmesipteris 197
Trachycarpus excelsa 305
Trapa natans 313
Tribulus 143
Trichia 170
 Tricoccales 241
Trifolium 234*, 235, 314
Triglochin 283

Triticum 291*, 302
Trollius 221, 332
 Tubuliflorae 251, 266
Tulipa 283, 315
Tussilago 268*, 269

Ulmus propinqua 329
 Ulothrichales 155, 158
Ulothrix 158*
Ulva 158
 Umbelliferae 246
 Umbelliflorae 246
 Uredinales 187
Urocystis occulta 186
Urtica 277*, 323
 Urticaceae 277
 Urticales 275
Usnea barbata 189
 Ustilaginales 185
Ustilago 186*
Utricularia vulgaris 102

Vaccaria 272
Vaccinium 72
Vallisneria spiralis 283
Vaucheria 159*
Verbascum 256, 315
Verbena 124
Veronica 255*, 256
Vicia 234
Victoria 223
Viola 332
Viscum 75
 Vitaceae 245
Vitis 245*, 246, 332
 Volvocales 155
Volvox 156*

Welwitschia mirabilis 214, 215*
 Welwitschiaceae 214
 Welwitschiales 213, 214
Wistaria sinensis 82

Xanthium spinosum 101
Xeranthemum 267

Zamia 206
Zea mays 293, 294*
Zelkova crenata 333
Zinnia elegans 267
 Zygomycetes 174, 176

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Введение	5

Часть первая

Анатомия и морфология

Растительная клетка, ее строение и функции	15
Ткани растительных организмов	44
Органы растений	60
Корень	61
Стебель	72
Лист	97
Размножение растений	111
Цветок	116

Часть вторая

Систематика растений и элементы ботанической географии

Систематика растений	145
Низшие растения (Tallophyta)	150
Жгутиковые (Flagellatae)	150
Водоросли (Algae)	151
Отдел синезеленые, или циановые, водоросли (Cyanophyceae)	154
Отдел зеленые водоросли (Chlorophyceae)	155
Класс равножгутиковые (Isocontae)	155
Порядок вольвоксовые (Volvocales)	155
Порядок протококковые (Protococcales)	157
Порядок улотриковые (Ulothrichales)	158
Порядок сифоновые (Siphonales)	159
Класс сцеплянки (Conjugatae)	160
Класс харовые (Charales)	160
Отдел разножгутиковые водоросли (Heterocontae)	161
Отдел диатомовые водоросли (Diatomeae)	162
Отдел бурые водоросли (Phaeophyceae)	163
Отдел красные водоросли (Rhodophyceae)	165
Отдел бактерии (Bacteria)	167
Отдел миксомицеты, или слизистые грибы (Mycomycetes)	170
Отдел грибы (Fungi)	171
Класс архимицеты (Archimycetes)	174
Класс фикомицеты (Phycomycetes)	174
Подкласс оомицеты (Oomycetes)	175
Подкласс зигомицеты (Zygomycetes)	176
Класс аскомицеты, или сумчатые грибы (Ascomycetes)	177
Подкласс голюсомчатые (Gymnoasci)	178
Подкласс плодосумчатые (Carpoasci)	179

Порядок плектасковые (Plectascales)	179
Порядок периспориевые (Perisporiales)	180
Порядок пиреномицеты (Pyrenomycetales)	180
Порядок дискомицеты (Discomycetales)	181
Класс базидиомицеты (Basidiomycetes)	182
Подкласс холобазидиомицеты (Holobasidiomycetes)	183
Порядок гименомицеты (Hymenomycetales)	185
Порядок гастеромицеты (Gasteromycetales)	185
Подкласс фрагмобазидиомицеты (Phragmobasidiomycetes)	185
Порядок головневые (Ustilaginales)	185
Порядок ржавчинные (Uredinales)	187
Несовершенные грибы (Fungi imperfecti)	188
Отдел лишайники (Lichenes)	189
Высшие растения (Cormophyta)	191
Отдел мохообразные (Bryopsida)	191
Класс печеночники (Hepaticae)	192
Класс листовые мхи (Musci)	193
Порядок зеленые мхи (Bryales)	193
Порядок сфагновые, или белые, мхи (Sphagnales)	195
Распространение и экология мхов	196
Отдел псилофитообразные (Psilopsida)	196
Класс псилофиты (Psilophytineae)	196
Класс псилоты (Psilotineae)	197
Отдел плаунообразные (Lycopsidea)	198
Класс плауновидные (Lycopodiineae)	198
Порядок плауновые (Lycopodiales)	198
Порядок селлагинелловые (Selaginellales)	199
Класс чешуедревовидные (Lepidodendrineae)	201
Класс полушишниковидные (Isoetinae)	201
Отдел клянолистообразные (Sphenopsida), или членистые (Articulatae)	201
Класс хвощевидные (Equisetinae)	201
Отдел папоротникообразные (Pteropsida)	203
Класс настоящие папоротники (Filicinae)	203
Порядок папоротники (Filicales)	203
Порядок водные, или разноспоровые, папоротники (Hydropteridales)	205
Отдел голосеменные (Gymnospermae)	205
Класс саговниковидные (Cycadophytineae)	206
Порядок семенные папоротники (Cycadofilicales)	206
Порядок саговники (Cadales)	206
Порядок беннеттиты (Bennettitales)	208
Класс шишконосные (Coniferophytineae)	209
Порядок кордаиты (Cordaitales)	209
Порядок гинкговые (Ginkgoales)	209
Порядок хвойные (Coniferales)	209
Класс покровосеменные (Chlamydospermatophytineae)	213
Порядок эфедровые (Ephedrales)	213
Порядок гнетовые (Gnetales)	214
Порядок вельвичиевые (Welwitschiales)	214
Отдел покрытосеменные (Angiospermae)	214
Класс двудольные (Dicotyledoneae)	220
Порядок многоплодниковые (Polycarpicae)	220
Порядок розоцветные (Rosales)	224
Порядок бобовоцветные (Leguminosales)	230
Порядок мальвоцветные (Malvales)	237
Порядок гераниецветные (Geraniales)	239
Порядок трехорешковые (Tricoccales), или молочаецветные (Euphorhiales)	241

Порядок сумахоцветные (Anacardiales)	243
Порядок крушиноцветные (Rhamnales)	245
Порядок зонтикоцветные (Umbelliflorae)	246
Порядок букоцветные (Fagales)	249
Порядок трубкоцветные (Tubiflorae)	251
Порядок макоцветные (Rhoeadales)	258
Порядок тыквенные (Cucurbitales)	262
Порядок сложноцветные (Compositales)	263
Порядок центросеменные (Centrospermae)	271
Порядок крапивоцветные (Urticales)	275
Порядок гречихоцветные (Polygonales)	278
Порядок ивоцветные (Salicales)	280
Класс однодольные (Monocotyledoneae)	281
Порядок болотникоцветные (Helobiae)	281
Порядок лилиецветные (Liliiflorae)	283
Порядок орхидноцветные (Orchidales)	286
Порядок осокоцветные (Cyperales)	288
Порядок злакоцветные (Graminales)	290
Порядок пальмоцветные (Principes, Palmales)	304
Элементы ботанической географии	306
Экология растений	306
Понятие о растительных сообществах	320
Флористическая география растений	322
Растительность СССР	326
Указатель терминов	335
Указатель латинских названий	341

**Виктор
Филиппович
Лейсле**

БОТАНИКА

Редактор И. Соколова

Художник А. Яковлев

Технические редакторы Л. Ежова и Т. Гарина

Корректоры А. Видревич

и В. Клименко

Т—10897. Сдано в набор 15/V—

65 г. Подп. к печати 26/X—

65 г. Формат $70 \times 108 \frac{1}{16}$. Объем

22 печ. л., 30,8 усл. печ. л.,

29,39 уч.-изд. л. Изд. № Е/47 а.

Тираж 22 000 экз. Цена 98 коп.

Сводный тематический план

1965 г. учебников и учебных

пособий для вузов и техни-

кумов. Позиция № 340.

Москва, И-51, Неглинная ул.,

д. 29/14, Издательство

«Высшая школа»

Зак. 402.